

mini Manuel

de

biologie animale

Cours + QCM

Anne-Marie Bautz

Professeur à l'Université Henri Poincaré-Nancy 1

Alain Bautz

Maître de conférences à l'Université Henri Poincaré-Nancy 1

avec la collaboration de

Dominique Chardard

Maître de conférences à l'Université Henri Poincaré-Nancy 1

2^e édition

DUNOD

Une précédente version de cet ouvrage a été publiée chez le même éditeur dans la collection « Sciences Sup ».

Les illustrations de cet ouvrage ont été réalisées par Anne-Marie Bautz.

| | | |
|---|---|--|
| <p>Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.</p> |  <p>DANGER LE PHOTOCOPIAGE TUE LE LIVRE</p> | <p>d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour</p> |
| <p>Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements</p> | | <p>les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).</p> |

© Dunod, Paris, 2010
ISBN 978-2-10-054841-5

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

Comment utiliser le Mini-Manuel ?

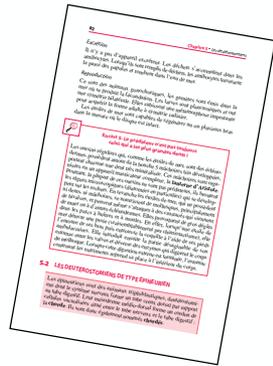
La page d'entrée de chapitre



Elle donne le plan du cours, ainsi qu'un rappel des objectifs pédagogiques du chapitre.

Le cours

Le cours, concis et structuré, expose les notions importantes du programme.



Les rubriques



Une erreur à éviter



Un peu de méthode



Un exemple pour comprendre



Les points clés à retenir



Les exercices, QCM ou QROC

Ils sont proposés en fin de chapitre, avec leur solution, pour se tester tout au long de l'année.

Table des matières

| | | |
|----------|---|-----------|
| | Quoi ? Comment ? Pourquoi ? | 1 |
| 1 | Qu'est-ce qu'un animal ? | 3 |
| | 1.1 Définition scientifique du mot animal | 3 |
| | 1.2 Les fonctions vitales chez les animaux | 4 |
| | 1.3 Définition des principaux plans d'organisation | 6 |
| | Présence ou absence de tissus | 6 |
| | Nombre de feuilletts embryonnaires | 6 |
| | Devenir du blastopore embryonnaire | 9 |
| | Présence et nature des cavités corporelles | 9 |
| | 1.4 Comment classer les animaux ? | 11 |
| | Points clefs | 15 |
| | QCM/QROC | 15 |
| | Solutions | 16 |
| 2 | Les animaux à organisation simple | 17 |
| | 2.1 L'organisation de type parazoaire | 17 |
| | Les placozoaires | 17 |
| | Les spongiaires (exemple : les éponges calcaires) | 18 |
| | 2.2 L'organisation diploblastique | 21 |
| | Les cnidaires | 22 |
| | Les cténares (ou cténophores) | 26 |
| | Points clefs | 28 |
| | QCM/QROC | 29 |
| | Solutions | 30 |

| | | |
|----------|--|-----------|
| 3 | Les protostomiens sans coelome | 31 |
| | 3.1 L'organisation de type acœlomate | 31 |
| | Les plathelminthes (vers plats) | 32 |
| | Les némertes ou némertiens | 42 |
| | 3.2 L'organisation de type pseudocœlomate | 44 |
| | Les nématodes | 44 |
| | Les rotifères | 46 |
| | Points clefs | 48 |
| | QCM/QROC | 49 |
| | Solutions | 50 |
| 4 | Les protostomiens coelomates | 51 |
| | 4.1 Les protostomiens à coelome non métamérisé | 52 |
| | Coelome non métamérisé bien développé | 52 |
| | Coelome non métamérisé réduit, cas des mollusques | 54 |
| | 4.2 Les protostomiens à coelome métamérisé, cas des annélides | 62 |
| | Les annélides polychètes (exemple : <i>Nereis</i>) | 62 |
| | Les oligochètes | 66 |
| | Les achètes ou sangsues ou hirudinées | 68 |
| | 4.3 Les protostomiens dont le coelome fusionne avec le blastocœle | 70 |
| | Caractères généraux des arthropodes | 70 |
| | Les araignées et les scorpions | 77 |
| | Les myriapodes | 79 |
| | Les crustacés | 79 |
| | Les insectes | 79 |
| | Points clefs | 85 |
| | QCM/QROC | 86 |
| | Solutions | 87 |

| | | |
|----------|---|------------|
| 5 | Les deutérostomiens | 89 |
| | 5.1 Les deutérostomiens de type épithélioneurien | 89 |
| | 5.2 Les deutérostomiens de type épineurien | 94 |
| | Caractères généraux des chordés | 95 |
| | Les urochordés ou tuniciers | 95 |
| | Les céphalochordés | 98 |
| | Les crâniates | 100 |
| | Points clefs | 102 |
| | QCM/QROC | 103 |
| | Solutions | 104 |
| 6 | Organisation générale des vertébrés | 105 |
| | 6.1 Différenciation de l'ectoblaste | 105 |
| | L'épiderme | 105 |
| | Le système nerveux | 106 |
| | Les principaux organes sensoriels | 109 |
| | 6.2 Différenciation du mésoblaste | 119 |
| | Le squelette | 121 |
| | L'appareil uro-génital | 127 |
| | L'appareil circulatoire | 132 |
| | 6.3 Différenciation de l'endoblaste | 133 |
| | Le pharynx | 133 |
| | Le tube digestif | 134 |
| | Points clefs | 135 |
| | QCM/QROC | 136 |
| | Solutions | 138 |
| 7 | Organisation des principaux types de vertébrés | 139 |
| | 7.1 L'organisation des pétromyzontidés | 139 |
| | Morphologie externe | 139 |
| | Anatomie interne | 141 |
| | 7.2 L'organisation des chondrichthyens | 143 |
| | Morphologie externe | 143 |
| | Anatomie interne | 145 |

| | |
|---|------------|
| 7.3 L'organisation des téléostéens | 150 |
| Morphologie externe | 150 |
| Anatomie interne | 152 |
| 7.4 L'organisation des batraciens | 157 |
| Morphologie externe | 157 |
| Anatomie interne | 157 |
| 7.5 L'organisation de type reptilien | 165 |
| Morphologie externe | 167 |
| Anatomie interne | 167 |
| 7.6 L'organisation des oiseaux | 173 |
| Morphologie externe | 173 |
| Anatomie interne | 173 |
| 7.7 L'organisation des mammifères | 180 |
| Morphologie externe | 180 |
| Anatomie interne | 182 |
| Points clefs | 190 |
| QCM/QROC | 191 |
| Solutions | 193 |
| | |
| Glossaire | 195 |
| | |
| Index | 203 |



Quoi ? Comment ? Pourquoi ?

Avec l'essor des nouvelles disciplines biologiques (écologie, génétique, biologie moléculaire, immunologie...) la part de la biologie animale a beaucoup diminué dans les programmes d'enseignement des Sciences de la Vie. Il est pourtant nécessaire de posséder quelques notions de base en biologie animale avant de se spécialiser dans les autres disciplines.

Ce mini-manuel a donc pour but de présenter les connaissances actuelles sur les différents groupes animaux, de façon concise mais malgré tout précise, en évitant les généralisations hâtives qui aboutissent souvent à des conceptions erronées.

La description des différents plans d'organisation constitue l'essentiel de l'ouvrage, mais nous avons pensé qu'il était intéressant d'expliquer l'organisation des adultes par les modalités de la mise en place, au cours du développement, des tissus et organes à partir des feuillettes embryonnaires. Pour pouvoir mieux comparer le devenir de ces feuillettes dans les différents groupes, nous avons utilisé un code de couleur pour les schémas : l'ectoderme et ses dérivés sont en noir ou en gris foncé, l'endoderme et ses dérivés en gris clair, le mésoderme et ses dérivés en rouge ou en rose (sauf au niveau de certains appareils urinaires et génitaux).

Afin de rendre le texte un peu plus dynamique l'anatomie a été traitée, chaque fois que c'était possible, en même temps que la réalisation des fonctions vitales.

En ce qui concerne le plan, la plupart des manuels de biologie animale suivent l'ordre donné par une classification, la classification traditionnelle pour les plus anciens, la classification phylogénétique pour les plus récents. Nous avons envisagé la possibilité de suivre la classification phylogénétique, mais la cladistique, discipline qui établit les classifications phylogénétiques, est actuellement en plein essor. De nouveaux résultats sont obtenus chaque jour, ce qui conduit parfois à des remaniements plus ou moins importants. Il nous a donc semblé difficile d'utiliser la classification phylogénétique dans un manuel destiné à des étudiants débutants et nous avons décidé de présenter les animaux en tenant compte uniquement de leur plan d'organisation. Dans un but didactique et pour éviter trop de répétitions, nous avons choisi de commencer par les animaux à organisation simple et de terminer par ceux dont l'organisation est plus complexe, mais dans

notre esprit cela n'implique ni l'existence de liens de parenté entre les groupes traités dans le même chapitre, ni l'établissement d'une hiérarchie évolutive entre les groupes successifs. Par ailleurs, nous avons tenu compte, dans la mesure du possible, des apports de la cladistique en signalant comment les animaux décrits s'intègrent dans la classification phylogénétique.



Qu'est-ce qu'un animal ?

PLAN

- 1.1 Définition scientifique du mot animal
- 1.2 Les fonctions vitales chez les animaux
- 1.3 Définition des principaux plans d'organisation
- 1.4 Comment classer les animaux ?

OBJECTIFS

- Définir les caractéristiques anatomiques et fonctionnelles qui permettent de reconnaître un animal parmi l'ensemble des êtres vivants.
- Définir les caractères qui permettent de différencier les animaux les uns des autres.

Le mot « animal » vient du latin *anima* qui signifie souffle, vie. La plupart des dictionnaires définissent un animal comme un « être vivant organisé, **hétérotrophe**, doué de sensibilité et de motilité ». Cette définition n'est pas très simple, car elle utilise des termes qu'il est nécessaire de définir de façon précise.

1.1 DÉFINITION SCIENTIFIQUE DU MOT ANIMAL

Un animal est un être vivant, c'est-à-dire qu'il présente les propriétés caractéristiques de la vie : **métabolisme**, croissance et reproduction. C'est un être organisé, c'est-à-dire doté d'une structure, d'une constitution déterminée. En biologie, un être organisé est nommé organisme car il est pourvu de structures (**organites**, **tissus**, organes) qui fonctionnent de façon coordonnée.

La plupart des scientifiques s'accordent actuellement pour répartir les êtres vivants en trois domaines : les archées (ou archéobactéries), les eubactéries et les **eucaryotes**. Les eucaryotes sont eux-mêmes répartis en **protistes**, champignons, végétaux et animaux.

Pendant longtemps, les protistes hétérotrophes ont été considérés comme des animaux unicellulaires, les **protozoaires**, tandis que les animaux pluricellulaires étaient regroupés sous le terme de **métazoaires**. Actuellement les protistes hétérotrophes ne sont plus classés parmi les animaux, car ils sont phylogénétiquement très éloignés des métazoaires. Cette séparation a une conséquence importante sur la

définition du terme animal. Les animaux sont tous pluricellulaires et le terme animal est maintenant synonyme de métazoaire.

Parmi les eucaryotes, les animaux se distinguent par 3 propriétés importantes :

- l'hétérotrophie, c'est-à-dire qu'ils utilisent, pour leurs synthèses, la matière organique produite par les organismes **autotrophes** ;
- la sensibilité, c'est-à-dire la capacité à réagir à un stimulus ;
- la motilité, c'est-à-dire la capacité à effectuer des mouvements.

Ces 3 propriétés peuvent se manifester chez d'autres êtres vivants, mais elles sont rarement présentes en même temps et de manière aussi marquée (par exemple, les champignons sont hétérotrophes, mais ils ne sont pas mobiles, les végétaux sont sensibles à certains stimuli, mais ils sont autotrophes...).

Un animal est un organisme vivant, eucaryote, pluricellulaire, hétérotrophe, doué de sensibilité et de motilité.

Le mode d'organisation et le mode de fonctionnement d'un animal sont intimement liés, c'est pourquoi les particularités anatomiques des animaux sont le plus souvent décrites sous un angle fonctionnel, c'est-à-dire en montrant leur participation à la réalisation des fonctions vitales de l'organisme.

1.2 LES FONCTIONS VITALES CHEZ LES ANIMAUX

La nutrition

Les animaux sont hétérotrophes, ils s'alimentent en consommant la matière organique provenant d'autres organismes. Cette fonction est généralement assurée par le système ou appareil digestif. La nourriture est ingérée par la bouche, puis elle est digérée. La digestion comprend 3 étapes :

- la décomposition des substances ingérées en petites molécules appelées **nutriments**. Cette étape met en jeu des phénomènes mécaniques et enzymatiques ;
- l'absorption des nutriments, c'est-à-dire leur passage dans l'organisme où ils sont ensuite distribués à toutes les cellules ;
- l'élimination des déchets non digestibles (matière non absorbée) qui peuvent ressortir par l'anus ou par la bouche lorsque l'animal ne possède pas d'anus.

La respiration

Au niveau de l'organisme, c'est le moyen par lequel les cellules sont approvisionnées en dioxygène. Généralement les animaux aquatiques utilisent le dioxygène dissous dans l'eau et les animaux terrestres, le dioxygène atmosphérique. Selon la taille de l'organisme, il y a différenciation ou non de surfaces spécialisées formant un appareil respiratoire : branchies chez les animaux aquatiques, poumons ou trachées chez les animaux à respiration aérienne.



Certains animaux aquatiques utilisent le dioxygène atmosphérique. C'est le cas par exemple des mammifères aquatiques ainsi que de certains insectes et mollusques aquatiques. Ils n'ont pas de branchies, mais des poumons ou des trachées.

La circulation

C'est la fonction qui permet à l'animal de répartir, au niveau de ses cellules, les nutriments, le dioxygène ainsi que les hormones qui leur sont nécessaires. L'appareil circulatoire assure cette fonction dans les organismes de grande taille. Il existe deux types d'appareils circulatoires :

- les systèmes clos dans lesquels le sang ne sort pas des vaisseaux qui sont entourés de toutes parts par un **épithélium** nommé **endothélium** ;
- les systèmes ouverts dont les vaisseaux s'ouvrent dans des lacunes qui ne sont pas limitées par un épithélium.

L'excrétion

C'est le moyen utilisé par l'animal pour éliminer les déchets du métabolisme cellulaire, c'est-à-dire les produits solubles qui résultent de l'utilisation des nutriments par les cellules. Selon la taille des animaux, ces déchets passent directement des cellules dans le milieu extérieur ou bien ils sont pris en charge par l'appareil circulatoire et éliminés par l'appareil excréteur. Souvent, en plus de l'élimination des déchets du métabolisme, l'appareil excréteur joue un rôle dans la régulation de la pression osmotique. Il contrôle la quantité d'eau éliminée en même temps que les déchets de façon à maintenir stable la concentration du milieu intérieur de l'animal.

La locomotion

La plupart des animaux sont mobiles. Les structures qui leur permettent d'effectuer des mouvements et de se déplacer sont des cellules ou des organes locomoteurs.

Les fonctions de relation

Elles permettent aux animaux de recevoir des informations provenant de leur milieu intérieur, du milieu extérieur ou d'autres animaux, de pouvoir réagir à ces informations et éventuellement de transmettre ces informations. Elles sont assurées par le système nerveux et les organes des sens. Parmi ces derniers, les plus visibles sont les organes visuels formés de cellules photosensibles pourvues de pigments qui absorbent les ondes lumineuses.

La reproduction

Elle permet le maintien et la multiplication des diverses espèces animales dans leur milieu de vie. On distingue 2 modalités principales, la multiplication asexuée dans laquelle n'interviennent que des mitoses et la reproduction sexuée qui s'effectue à partir de gamètes haploïdes obtenus par méiose.

Chez la plupart des organismes, ces différentes fonctions sont coordonnées grâce à l'intervention d'hormones.

1.3 DÉFINITION DES PRINCIPAUX PLANS D'ORGANISATION

Pour définir de façon précise le plan d'organisation d'un animal, différents critères doivent être utilisés successivement.

Présence ou absence de tissus

Les cellules qui constituent un organisme animal peuvent s'associer de deux façons différentes :

- ▶ soit de façon relativement lâche. Les jonctions cellulaires sont peu abondantes et le **collagène** ne forme pas de **lame basale**. Ces métazoaires ne possèdent pas de vrais tissus, ils sont aussi nommés **parazoaires** ;
- ▶ soit de façon beaucoup plus solide, grâce à la présence de nombreuses jonctions cellulaires et à la mise en place d'une lame basale à la base des épithéliums. Ces animaux possèdent de vrais tissus, ce sont des **eumétazoaires**.

Nombre de feuilletts embryonnaires

Généralement tous les eumétazoaires sont capables de se reproduire de façon sexuée. La fécondation de l'ovule par un spermatozoïde aboutit à la formation d'une cellule-œuf (*fig. 1.A*) qui se développe en donnant un nouvel individu. Le développement embryonnaire se déroule selon des modalités différentes selon les groupes, mais pour définir le plan d'organisation il n'est pas nécessaire d'entrer dans les détails. Les schémas de la figure 1 ne correspondent à aucun animal précis, ils représentent, pour chaque étape du développement, la modalité la plus simple observée chez les eumétazoaires.

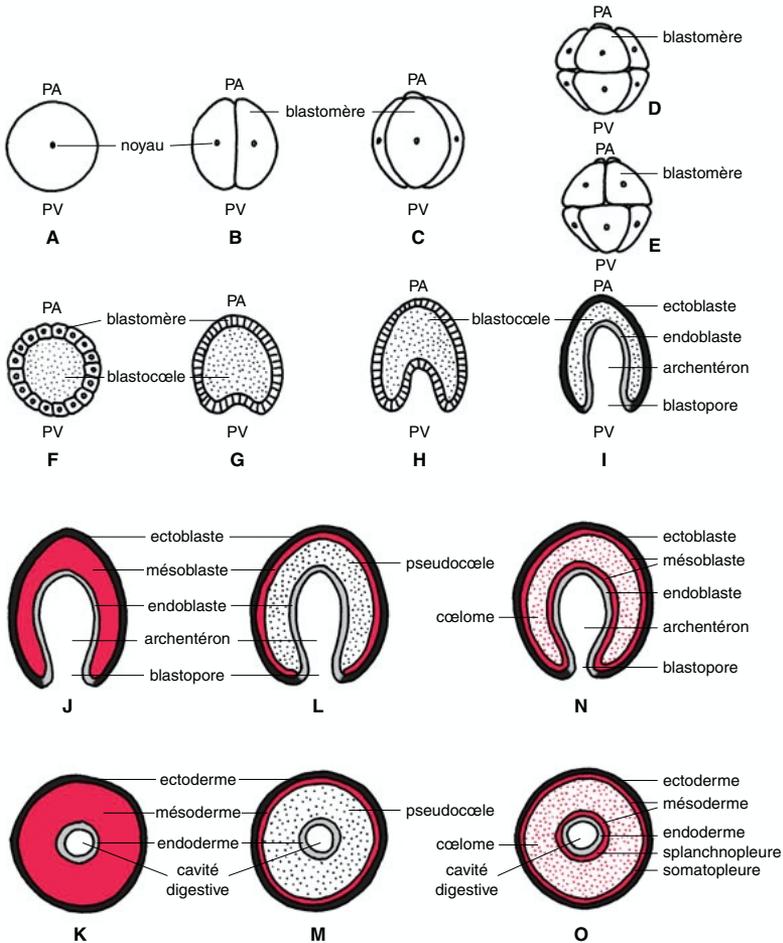


Figure 1 Phases de développement chez les métazoaires.

A : cellule-œuf. **B** : stade 2 blastomères. **C** : stade 4 blastomères. **D** : stade 8 blastomères, segmentation radiaire. **E** : stade 8 blastomères, segmentation spirale. **F** : stade blastula. **G** : début de gastrulation. **H** : gastrula moyenne. **I** : stade gastrula (stade diploblastique). **J** : coupe longitudinale de la gastrula chez les animaux triploblastiques acelomates. **K** : coupe transversale schématique chez un adulte acelomate. **L** : coupe longitudinale de la gastrula chez les animaux triploblastiques pseudocœlomates. **M** : coupe transversale schématique chez un adulte pseudocœlomate. **N** : coupe longitudinale de la gastrula chez les animaux triploblastiques cœlomates. **O** : coupe transversale schématique d'un adulte cœlomate.

PA = pôle animal, PV = pôle végétatif.

Le développement embryonnaire commence par la phase de **segmentation** (fig. 1.B, C, D, E) au cours de laquelle l'œuf se divise en donnant des cellules de plus en plus petites (le nombre de cellules augmente alors que la taille de l'embryon n'augmente pas). Les cellules issues de la division de la cellule-œuf sont des **blastomères**.

À la fin de la segmentation, l'embryon atteint le stade **blastula** (fig. 1.F). Le plus souvent il s'agit d'une sphère creuse, les blastomères sont situés en périphérie et entourent une cavité remplie de liquide nommée **blastocœle**.

Puis l'embryon subit la **gastrulation** et parvient au stade **gastrula**. Dans le cas le plus simple (fig. 1.G, H, I), les cellules situées au pôle inférieur de la sphère (pôle végétatif) s'invaginent à l'intérieur, formant ainsi un intestin primitif, l'**archentéron**, qui reste en communication avec l'extérieur par un orifice, le **blastopore**.

La couche de cellules (ou feuillet) située du côté externe de la gastrula constitue l'**ectoblaste**. Cet ectoblaste donnera plus tard l'**ectoderme** (futur épiderme) et le **neuroderme** (futur système nerveux). Pour pouvoir comparer, sur les figures, les différents types d'animaux, cette couche et les structures qui en dérivent seront toujours représentées en noir ou en gris foncé.

Le feuillet situé du côté interne et qui forme l'archentéron constitue l'**endoblaste**. Il donne ensuite l'**endoderme** (épithélium digestif). Le feuillet endodermique sera toujours colorié en gris clair.

Pour certains animaux le développement s'arrête au stade gastrula. Ils sont constitués de deux feuillettes cellulaires, l'ectoderme et l'endoderme et sont **diploblastiques** ou **diblastiques** (fig. 1.I).

Beaucoup d'animaux continuent leur développement après la gastrulation. Ceci se manifeste par la mise en place d'un troisième feuillet situé entre les deux autres. C'est le **mésoblaste** qui donnera le **mésoderme** chez l'adulte. Sur les figures le mésoderme et les structures qui en dérivent apparaissent en rouge (sauf au niveau de certains appareils urinaires ou génitaux pour lesquels la couleur noire a été utilisée de façon à rendre les schémas plus lisibles). Les animaux qui possèdent ces trois feuillettes embryonnaires (ectoderme, mésoderme, endoderme) sont des **triploblastiques** ou **triblastiques** (fig. 1.J, L, N).

La présence de mésoderme permet la différenciation de nouveaux tissus qui n'existent pas chez les diploblastiques, comme par exemple le tissu musculaire. Les diploblastiques possèdent des cellules contractiles, mais pas de vrais muscles, alors que les triploblastiques possèdent pour la plupart une musculature bien développée. De plus, le mésoderme permet la formation de véritables organes fonctionnant seuls ou associés en appareils : appareil génital, appareil circulatoire et souvent aussi

appareil excréteur. Les triploblastiques ont donc une organisation beaucoup plus complexe que les diploblastiques.

La plupart des triploblastiques présentent une différenciation antéro-postérieure avec formation d'une tête qui assure à la fois une fonction nutritive (présence de la bouche), une fonction nerveuse (présence de **ganglions cérébroïdes** ou d'un cerveau) et une fonction sensorielle (présence de divers organes sensoriels, en particulier des yeux). La différenciation d'une tête ou céphalisation est souvent liée à l'existence d'une symétrie bilatérale par rapport au plan **sagittal** de l'animal. Les triploblastiques sont aussi nommés bilatériens.

Chez certains diploblastiques l'ectoderme s'invagine au niveau de la bouche en formant un pharynx. Chez la plupart des triploblastiques l'ectoderme invaginé au niveau de la bouche forme le **stomodéum**. Il s'invagine souvent aussi au niveau de l'anus en formant le **proctodéum**. Seule la partie moyenne du tube digestif (**entéron** ou **mésentéron**) est d'origine endodermique.

Devenir du blastopore embryonnaire

L'étude de la suite de leur développement embryonnaire permet de répartir les triploblastiques en deux catégories :

- Chez les uns, le blastopore embryonnaire donne la bouche, ils sont **protostomiens** (bouche formée en premier). Dans de nombreux cas l'anus dérive lui aussi du blastopore et se forme en même temps que la bouche, mais en aucun cas il ne se forme avant la bouche.
- Chez les autres, le blastopore donne l'anus, la bouche se perce alors secondairement, ils sont **deutérostomiens** (bouche formée en deuxième).

Présence et nature des cavités corporelles

Après mise en place du mésoderme, trois types de plans d'organisation peuvent être observés :

- Chez certains protostomiens, le mésoderme reste massif. Il se différencie en donnant les muscles et divers appareils. Il forme également un abondant **mésenchyme**, nommé **parenchyme**, qui comble tous les espaces compris entre les organes internes. Mise à part la cavité digestive, ces animaux ne possèdent aucune cavité dans la paroi du corps, ils sont qualifiés d'**acéломates** (fig. 1.J et K).
- Chez d'autres protostomiens, le mésoderme donne les muscles et différents appareils, mais pas de parenchyme. Ces animaux présentent une cavité corporelle remplie de liquide, bordée du côté externe par le mésoderme et du côté interne par l'endoderme. C'est en réalité un reste du blastocœle embryonnaire. Cette cavité est nommée

pseudocœle. Les animaux qui possèdent un tel type de cavité corporelle sont des **pseudocœlomates** (fig. 1.L et M).

- Chez beaucoup de protostomiens et tous les deutérostomiens, le mésoderme donne la musculature et les différents appareils. De plus il se creuse d'une (ou de plusieurs) cavité(s) : la (ou les) cavité(s) **cœlomique(s)**. Ces cavités corporelles sont entourées totalement par le mésoderme qui forme un épithélium cœlomique appelé **splanchnopleure** du côté interne (du côté des cellules endodermiques) et **somatopleure** du côté externe (du côté des cellules ectodermiques). Ces animaux sont des **cœlomates** (fig. 1.N et O). L'ensemble des cavités cœlomiques d'un individu constitue le **cœlome**. Le cœlome est plus ou moins développé selon les groupes de cœlomates.



Encart 1. Protostomiens, deutérostomiens, quelles différences ?

En plus de la destinée du blastopore embryonnaire, d'autres critères permettent de distinguer les protostomiens des deutérostomiens.

Le plus utilisé est la localisation de leur système nerveux. Chez les protostomiens, la plus grande partie du système nerveux (mis à part les ganglions cérébroïdes) est située du côté ventral. Ils sont donc pour la plupart **hyponeuriens** (nerfs en dessous). Quelques deutérostomiens ont un système nerveux diffus, réparti à la fois du côté ventral et du côté dorsal : ils sont dits **épithélioneuriens** (nerfs dans l'épithélium). Mais chez la plupart d'entre eux, le système nerveux forme un tube dorsal par rapport au tube digestif : ils sont **épineuriens** (nerfs au-dessus).

Il existe aussi des différences concernant les modalités du développement embryonnaire. Beaucoup de protostomiens présentent une segmentation spirale (fig. 1.E) : les fuseaux de division sont inclinés par rapport à l'axe de l'œuf, si bien que les blastomères ne sont pas superposés mais décalés les uns par rapport aux autres. Ce n'est jamais le cas chez les deutérostomiens qui ont une segmentation **radiaire** (fig. 1.D) avec des blastomères superposés.

Le mode de formation du cœlome par schizocœlie (c'est-à-dire par formation d'une cavité au sein de massifs de cellules mésodermiques) chez les protostomiens et par entérocoœlie (c'est-à-dire par bourgeonnement au niveau de l'archentéron) chez les deutérostomiens, est souvent cité comme une différence importante entre protostomiens et deutérostomiens. Ce critère a toutefois une portée limitée. En effet, la schizocœlie a surtout été observée chez les annélides, tandis que chez les deutérostomiens, seuls les échinodermes présentent une entérocoœlie nette.

Enfin, les cellules ectodermiques de beaucoup de protostomiens sécrètent de la **chitine**, substance très résistante qui peut devenir très dure lorsqu'elle est épaisse et combinée à des protéines. Cette chitine entre dans la composition de la cuticule qui recouvre l'épiderme de nombreux protostomiens. Elle peut aussi former différentes structures : des crochets ou des mâchoires par exemple. Les cellules ectodermiques des deutérostomiens sécrètent d'autres substances comme la tunicine ou la kératine.

1.4 COMMENT CLASSER LES ANIMAUX ?

Afin de pouvoir étudier l'extrême diversité des organismes vivants, il est indispensable de les classer. Les classifications sont toutes basées sur les caractéristiques des organismes mais elles diffèrent selon les caractères choisis et selon l'utilité que l'on veut en tirer. Ainsi, pour des besoins économiques, les espèces peuvent être classées en comestibles, non comestibles, utiles, nuisibles ; en écologie les organismes peuvent être classés selon leur régime alimentaire et leur place dans la chaîne alimentaire (microphages, carnivores etc.) ou selon le milieu qu'ils occupent (plancton, organismes fixés, fouisseurs, etc.).

Les premières classifications zoologiques étaient basées sur la morphologie et rassemblaient dans un même groupe les organismes présentant ou non certains caractères. Ceci a abouti à une **classification** dite **traditionnelle** car héritée de la tradition anthropocentrique (*tableau 1.1*). Cette classification est basée sur une vision linéaire de l'évolution et de la complexification de la vie en considérant l'homme comme l'espèce la plus évoluée et en le plaçant au sommet de l'évolution. Ainsi, on trouve dans cette classification, des regroupements d'espèces injustifiés car basés essentiellement sur l'absence de caractères présents chez l'homme (ce que l'on appelle des caractères négatifs).

Avec le développement de la théorie de l'évolution et les apports (notamment et entre autres) de Lamarck, Darwin puis Haeckel, la classification reflète plus fidèlement l'évolution et les liens de descendance des organismes (classification phylogénétique, *tableau 1.2*). En effet, en biologie, la logique la plus pertinente pour regrouper les espèces est celle de leur parenté évolutive. Mais ce n'est que dans les années 1950 avec les travaux de l'entomologiste Hennig qu'une méthode de construction des classifications phylogénétiques, la cladistique, fut élaborée.

Une **classification phylogénétique**, ou **cladogramme**, retrace donc les relations de parenté évolutive entre les groupes. Au contraire de la classification traditionnelle où les espèces sont réparties en embranchements, classes, ordres, il n'y est pas établi de hiérarchie dans la

TABLEAU 1.1 CLASSIFICATION TRADITIONNELLE DES MÉTAZOAIRES.

| | | Embranchements | Sous-embranchements | Classes (Ordres) | | |
|------------------|--|-----------------|------------------------|---|-------------------------------------|--|
| Diploblastiques | | Placozoaires | | | | |
| | | Spongiaires | | | | |
| | | Cnidaires | | | | |
| | | Cténaires | | | | |
| Accelomates | | Plathelminthes | | Turbellariés Trématodes Cestodés | | |
| | | Némertes | | | | |
| | | Nématelminthes | | Nématodes | | |
| | | Rotifères | | | | |
| Pseudocœlomates | | Mollusques | | Gastéropodes Lamellibranches Céphalopodes | | |
| | | Annélides | | Polychètes Oligochètes Achètes | | |
| Triploblastiques | | Ectoproctes | | | | |
| | | Brachiopodes | | | | |
| | | Hyponeuriens | Chélicérates | | Arachnides | |
| | | | Arthropodes | Mandibulates ou Antennates | Crustacés Myriapodes Insectes | |
| | | Coœlomates | Epithéloneuriens | Echinodermes | | |
| | | | | Urochordés | | |
| | | | | Céphalochordés | | |
| | | Deutérostomiens | Epineuriens ou Chordés | Agnathes | | Cyclostomes (Myxinoïdes, Pétromyzonoïdes) Chondrichthyens |
| | | | | Vertébrés | Gnathostomes | Ostéichthyens (Téléostéens) Amphibiens Reptiles Oiseaux Mammifères |

dénomination des différents groupes, tous appelés **taxons**. Un cladogramme se présente la plupart du temps sous la forme d'un arbre. On distingue dans cet arbre des rameaux terminaux correspondant aux taxons des espèces actuelles (ou fossiles en paléontologie) et des nœuds représentant des taxons hypothétiques résultant du processus de construction de l'arbre et retraçant les relations de parenté entre les rameaux. Chaque taxon est monophylétique c'est-à-dire qu'il contient un ancêtre commun et la totalité de ses descendants.

Un cladogramme est orienté, explicitement ou implicitement, suivant le temps géologique, les nœuds de l'arbre représentent les ancêtres et les rameaux sont définis comme les descendants. La construction d'un arbre phylogénétique est basée sur le concept de descendance avec modification : deux rameaux sont ainsi reliés au même ancêtre commun car ils en descendent en se modifiant au cours de l'évolution. La construction d'un arbre nécessite d'identifier dans les différents rameaux (les différents groupes à classer) les caractères qui sont identiques car hérités d'un ancêtre commun et indiquant donc un certain degré de parenté. Ces caractères sont appelés des **homologies**. Au contraire, les caractères semblables mais acquis de façon indépendante au cours de l'évolution ne sont pas retenus. Par exemple, de nombreux caractères du squelette indiquent un degré de parenté proche entre les crocodiles et les oiseaux, ce qui permet de les classer ensemble dans une classification phylogénétique tandis que l'homéothermie (sang chaud) observée à la fois chez les oiseaux et chez les mammifères n'est pas une homologie et a été acquise de façon indépendante dans deux lignées différentes.

Les caractères utilisés dans les classifications sont très variés et peuvent être morphologiques, physiologiques ou moléculaires. Dans la classification dite traditionnelle, le regroupement des espèces se base sur des caractères communs mais contrairement à une classification phylogénétique, ces caractères n'ont pas été forcément acquis du fait d'une ascendance commune directe (par héritage d'un ancêtre commun). Ainsi certains caractères sont communs aux deux types de classification, comme par exemple le devenir du blastopore embryonnaire ou la présence de trois feuilletts embryonnaires alors que d'autres comme le cœlome ou la **métamérie**, ne le sont pas. Ceci explique que des animaux dont le plan d'organisation est très différent peuvent se trouver classés ensemble : par exemple, les plathelminthes (dépourvus de cœlome), les mollusques (cœlome réduit et non métamérisé) et les annélides (cœlome plus ou moins développé, métamérisé) font tous partie des spiraliens car ils ont en commun un développement embryonnaire à segmentation spirale.



POINTS CLEFS

- Les animaux sont des êtres vivants eucaryotes, pluricellulaires (métazoaires), hétérotrophes, doués de sensibilité et de motilité.
- La classification traditionnelle classe les animaux du plus simple au plus compliqué. La classification phylogénétique tente d'établir des liens de parenté entre les différents groupes animaux.
- Les fonctions vitales des animaux sont : la nutrition, la respiration, la circulation, l'excrétion, la locomotion, les fonctions de relation et la reproduction.
- Certains métazoaires ne possèdent pas de vrais tissus (parazoaires). Ceux qui possèdent de vrais tissus (épithéliums reposant sur une lame basale) sont qualifiés d'eumétazoaires.
- Parmi les eumétazoaires, les diploblastiques possèdent 2 feuillets embryonnaires et les triploblastiques, 3 feuillets embryonnaires.
- Les triploblastiques chez lesquels le blastopore embryonnaire donne la bouche sont protostomiens, tandis que ceux chez lesquels le blastopore embryonnaire donne l'anus sont deutérostomiens.
- Parmi les protostomiens, les acœlomates n'ont pas de cavité corporelle. Les pseudocœlomates ont une cavité corporelle entre l'intestin et la musculature et les cœlomates, une ou plusieurs cavités corporelles entièrement entourées de mésoderme.
- Chez les protostomiens, le système nerveux est surtout développé du côté ventral (hypeurériens). Chez certains deutérostomiens, le système nerveux est diffus, mal différencié de l'épiderme (épithélioneuriers). Chez les autres, il forme un tube dorsal par rapport au tube digestif (épineuriers).

QCM/QROC

Vrai ou faux ? Si la phrase est fautive, proposez une réponse correcte.

- 1.1** Les animaux sont autotrophes.
- 1.2** Les animaux peuvent être unicellulaires.
- 1.3** La classification cladistique des organismes vivants s'appuie essentiellement sur des critères morphologiques et anatomiques.
- 1.4** L'excrétion est la fonction qui permet d'éliminer les déchets solubles du métabolisme cellulaire.
- 1.5** La gastrulation aboutit à la mise en place de l'archentéron.

- 1.6** L'endoblaste est le feuillet embryonnaire le plus externe.
- 1.7** Les diploblastiques n'ont pas de lame basale.
- 1.8** Les protostomiens ont un système nerveux ventral.
- 1.9** Le blastopore embryonnaire forme l'anus chez les deutérostomiens.
- 1.10** Certains deutérostomiens ont une segmentation spirale.
- 1.11** Les acéломates ont une cavité corporelle creusée dans le mésoderme.
- 1.12** La splanchnopleure est un épithélium cœlomique situé du côté de l'endoderme.

SOLUTIONS

- 1.1 Faux**, les animaux sont hétérotrophes.
- 1.2 Faux**, tous les animaux sont pluricellulaires (métazoaires).
- 1.3 Faux**, la classification cladistique s'appuie aussi sur des critères physiologiques et moléculaires.
- 1.4 Vrai.**
- 1.5 Vrai.**
- 1.6 Faux**, l'endoblaste est le feuillet embryonnaire le plus interne.
- 1.7 Faux**, les diploblastiques sécrètent des lames basales.
- 1.8 Vrai.**
- 1.9 Vrai.**
- 1.10 Faux**, les deutérostomiens ont une segmentation radiaire.
- 1.11 Faux**, le mésoderme des acéломates ne se creuse pas de cavités.
- 1.12 Vrai.**

CHAPITRE 2

Les animaux à organisation simple¹

PLAN

- 2.1 L'organisation de type parazoaire
- 2.2 L'organisation diploblastique

OBJECTIFS

Décrire la structure et comprendre le fonctionnement des animaux à organisation simple :

- ceux qui ne différencient pas de lame basale et dont les cellules ne forment pas de véritables tissus (parazoaires) ;
- ceux dont les cellules s'organisent en véritables tissus, dont les épithéliums reposent sur une lame basale, mais dont l'embryon ne se développe pas au-delà du stade gastrula (diploblastiques).

2.1 L'ORGANISATION DE TYPE PARAZOIRE

Le terme parazoaire regroupe les métazoaires dépourvus de lame basale.

Les placozoaires

Il n'en existe qu'une seule espèce, *Trichoplax adhaerens*. C'est un organisme marin de 1 à 2 mm, en forme de disque (fig. 2.1.A).

Le corps se compose d'une couche dorsale et d'une couche ventrale de cellules ciliées (fig. 2.1.B). Ces couches cellulaires n'ont pas de lame basale. Entre les deux se trouve une cavité renfermant un mésenchyme lâche. Certains auteurs ont assimilé la couche dorsale à de l'ectoderme et la couche ventrale à de l'endoderme. En effet cette dernière est formée de cellules glandulaires et de cellules phagocytaires. L'animal se nourrit d'algues unicellulaires et de débris organiques qu'il englobe en se déformant dans une chambre digestive transitoire (fig. 2.1.C). Les cellules glandulaires y déversent des enzymes qui pratiquent un début de digestion, puis les débris en cours de digestion sont phagocytés par les cellules phagocytaires.

1. Deux feuillets maximum

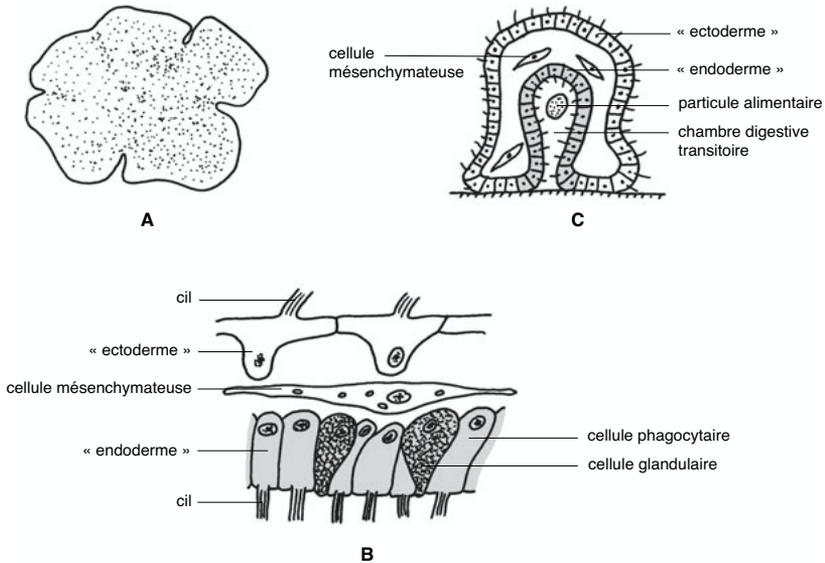


Figure 2.1 Organisation des placozoaires.

A : aspect général. **B** : coupe histologique. **C** : nutrition.

Les spongiaires (exemple : les éponges calcaires)

Généralités

Les éponges calcaires sont exclusivement marines, elles vivent fixées sur un support (rocher ou bois immergé).

Leur corps ne présente aucune symétrie. Les formes les plus simples (*fig. 2.2.A*), ressemblent à de petits sacs dont la cavité interne (cavité gastrique ou cavité gastrale ou **atrium**) communique avec l'extérieur par une ouverture apicale, l'**oscule**. La paroi du sac est formée de 2 couches de cellules (une couche externe et une couche interne) entourant un mésenchyme (appelé quelquefois mésoglée) d'origine mixte. Elle est percée de nombreux trous, les pores inhalants. L'éponge est traversée par un courant d'eau qui entre par les pores inhalants et ressort par l'oscule.

Structure histologique (*fig. 2.2.B*)

La couche cellulaire externe est formée d'une seule assise de cellules aplaties et jointives, les **pinacocytes** (cellules tabulaires). Elle est nommée **pinacoderme** ou ectoderme par analogie avec les autres métazoaires.

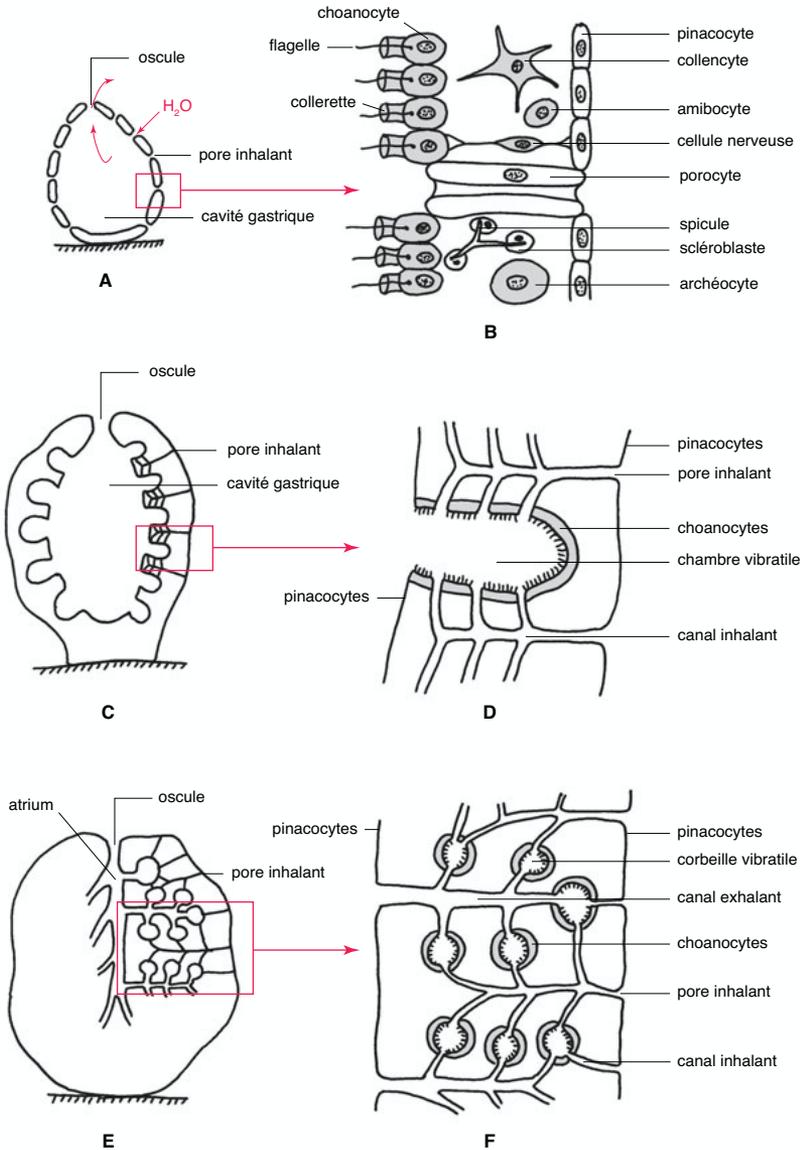


Figure 2.2 Organisation des éponges calcaires.

A et B : forme ascon et détail de la structure histologique de la paroi du corps. **C et D :** forme sycon. **E et F :** forme leucon.

La couche interne est formée d'une seule assise de cellules appelées **choanocytes** (cellules à entonnoir). Elle est nommée **choanoderme** ou endoderme par analogie avec les autres métazoaires. Les choanocytes sont des cellules phagocytaires pourvues d'un flagelle qui bat au centre d'une collerette formée de microvillosités soudées entre elles.

Le mésenchyme est d'origine mixte, il est formé par des cellules provenant du pinacoderme ou du choanoderme. Parmi les cellules dérivées des pinacocytes, les **scléroblastes** sécrètent des **spicules** calcaires qui forment un squelette interne, tandis que les **porocytes**, creusés d'un canal, forment les pores inhalants. Les choanocytes peuvent perdre leur collerette et leur flagelle, s'arrondir et s'enfoncer dans l'épaisseur de l'éponge où ils deviennent des amibocytes. Ces derniers peuvent ensuite se différencier en **collencytes** étoilés qui s'anastomosent et forment un réseau, en cellules nerveuses bipolaires ou en **archéocytes** volumineux qui peuvent ensuite évoluer en gonocytes (forment les gamètes) ou en **myocytes** (cellules pourvues de myofibrilles contractiles).

Types d'organisation

Les éponges calcaires présentent 3 types d'organisation différents :

- Le type **ascon** (*fig. 2.2.A et B*) est le plus simple. Les choanocytes tapissent complètement la cavité gastrique. Il s'agit d'éponges très petites.
- Le type **sycon** (*fig. 2.2.C et D*) a une paroi plus épaisse. Les choanocytes ne sont plus dans la cavité gastrique, mais au niveau de digitations que cette dernière forme dans la paroi, les chambres vibratiles qui sont reliées aux pores inhalants par un système de canaux inhalants.
- Le type **leucon** (*fig. 2.2.E et F*) possède une paroi encore plus épaisse et les chambres vibratiles ne s'ouvrent plus directement dans la cavité gastrique. Elles sont subdivisées en petites corbeilles vibratiles qui sont reliées à la cavité gastrique par un réseau de canaux exhalants. La cavité centrale n'a plus du tout de rôle digestif, elle prend le nom d'atrium.

Fonctions vitales

La respiration, la nutrition et l'excrétion sont assurées par le courant d'eau créé par les flagelles des choanocytes. L'eau entre par les pores inhalants et ressort par l'oscule. Ce courant renouvelle le dioxygène au niveau des pinacocytes et des choanocytes, apporte des particules alimentaires qui sont phagocytées par les choanocytes, élimine les

déchets non digestibles émis par les choanocytes, ainsi que les déchets du métabolisme cellulaire.

La circulation s'effectue sans appareil circulatoire. Le dioxygène et les nutriments passent de cellule à cellule grâce au mésenchyme.

La locomotion et les fonctions de relation sont très peu développées puisque les éponges sont des animaux fixés qui ne se déplacent pas. Cependant les myocytes du mésenchyme permettent quelques contractions de la paroi du corps (les oscules peuvent s'ouvrir ou se fermer). Les cellules nerveuses du mésenchyme pourraient permettre la coordination de ces contractions.

En ce qui concerne la reproduction, certaines éponges calcaires pratiquent la multiplication asexuée par bourgeonnement externe, ce qui aboutit, chez certaines espèces, à la formation de colonies. Les éponges calcaires se reproduisent aussi de façon sexuée grâce aux gonocytes du mésenchyme. Elles sont **gonochoriques** (les sexes sont séparés, chaque éponge ne produit que des ovocytes ou que des spermatozoïdes).



Encart 2. Les éponges de toilette

Les éponges de toilette font partie des démosponges. Elles ont une structure histologique globalement comparable à celle du type leucon des éponges calcaires. Leur mésenchyme contient un type supplémentaire de cellules, les **spongioblastes** qui produisent une protéine résistante et élastique, la **spongine**. Cette spongine forme un réseau dans le mésenchyme. Chez les démosponges, les scléroblastes produisent des spicules siliceux, mais l'éponge de toilette n'a pas de spicules, son squelette est réduit au réseau de spongine, ce qui permet son utilisation pour la toilette. Les démosponges possèdent un pouvoir de régénération élevé. Si elles sont fractionnées en plusieurs fragments, chaque fragment peut régénérer une éponge entière. Ce phénomène, bien que très lent est exploité pour la production des éponges de toilette (c'est le bouturage des éponges de toilette).

2.2 L'ORGANISATION DIPLOBLASTIQUE

Les diploblastiques sont des eumétazoaires dont le corps se développe à partir de deux feuilletts embryonnaires : l'ectoblaste et l'endoblaste.

Les cnidaires

Organisation générale

Les **cnidaires** sont des animaux aquatiques, presque tous marins. Quelques espèces seulement vivent en eau douce. Actuellement ils sont représentés par environ 10 000 espèces.

Ils présentent une symétrie radiaire par rapport à l'axe apico-basal du corps. Ils possèdent une cavité interne, la cavité gastrique ou gastrale ou gastrovasculaire qui communique avec l'extérieur par un orifice : la bouche. La paroi du corps est formée de deux épithéliums, l'ectoderme du côté externe et l'endoderme du côté interne. Ces deux feuillettes sont séparés l'un de l'autre par une couche gélatineuse **anhiste** (sans cellules), la **mésoglée** (fig. 2.3.A, B et C).

Les cnidaires sont soit libres, soit fixés sur un support. La forme fixée, benthique, est appelée **polype** (fig. 2.3.A), la forme libre est une **méduse** (fig. 2.3.B) qui mène une vie pélagique (vit en pleine eau).

Le polype est un petit sac dont l'ouverture, la bouche, est entourée par une couronne de tentacules. Ces tentacules sont creux car la cavité gastrovasculaire se prolonge à l'intérieur. Chez les polypes la mésoglée est mince.

La méduse semble différente du polype, mais elle est en fait très comparable si on effectue une rotation de 180° entre les 2 schémas. Les principales différences sont les suivantes :

- ▶ La face aborale (opposée à la bouche) est fortement élargie, convexe, en forme de cloche : c'est l'**ombrelle**. Le sommet de l'ombrelle correspond à la zone de fixation du polype.
- ▶ La face orale est concave et la bouche s'ouvre à l'extrémité d'une sorte de trompe, le **manubrium**.
- ▶ Chez certaines espèces l'ouverture de la face orale est rétrécie par une sorte de diaphragme, le **vélum** qui est un repli d'ectoderme contenant de la mésoglée.
- ▶ La mésoglée est très épaisse au niveau de l'ombrelle, si bien que la cavité gastrovasculaire est réduite à un système de canaux, les canaux radiaires qui partent du fond du manubrium, se dirigent vers les tentacules et se prolongent en canaux tentaculaires dans les tentacules. Sur le bord de l'ombrelle un canal circulaire relie entre eux les canaux radiaires et les canaux tentaculaires.

Structure histologique

La paroi du corps des cnidaires est formée de plusieurs types de cellules (fig. 2.3.C).

Certaines existent dans l'ectoderme et dans l'endoderme, comme les **cellules myoépithéliales** (ou épithéliomusculaires) ainsi nommées

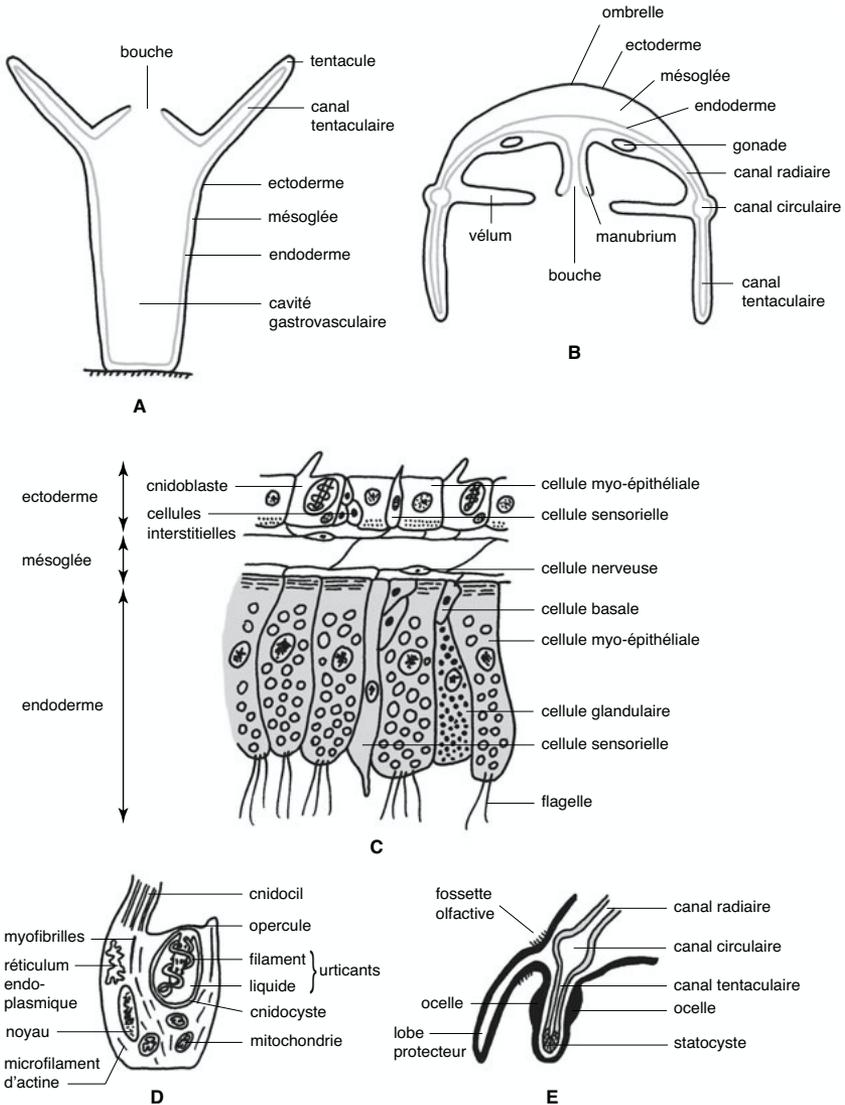


Figure 2.3 Organisation des cnidaires.

A : forme polype. **B** : forme méduse. **C** : structure histologique de la paroi du corps.

D : structure d'un cnidoblaste. **E** : structure d'une rhopalie de méduse.

car elles sont pourvues de myofibrilles du côté de la mésoglée. Ces myofibrilles sont orientées différemment dans l'ectoderme et dans l'endoderme si bien qu'elles jouent un rôle antagoniste : elles sont longitudinales dans l'ectoderme et permettent donc, en se contractant, le raccourcissement de l'animal. Elles sont circulaires dans l'endoderme, ce qui permet l'allongement. Les cellules myoépithéliales des deux tissus présentent d'autres différences. Celles de l'ectoderme sont relativement aplaties, elles ne présentent pas de caractères particuliers et forment un simple épithélium de revêtement. Dans l'endoderme, les cellules myoépithéliales sont hautes, possèdent 2 à 5 flagelles et présentent une forte activité phagocytaire.

Les cellules sensorielles sont elles aussi réparties dans l'ectoderme et dans l'endoderme. Leur rôle est de percevoir les modifications qui se produisent, soit à l'extérieur de l'animal, soit à l'intérieur de la cavité gastrovasculaire. Elles transmettent les informations aux cellules myoépithéliales par l'intermédiaire de cellules nerveuses qui forment 2 plexus localisés dans la mésoglée : un à la base de l'ectoderme, l'autre à la base de l'endoderme. Ces plexus sont reliés entre eux par des axones. Les axones peuvent traverser la mésoglée (qui n'est donc pas tout à fait « sans cellules »).

L'ectoderme et l'endoderme renferment aussi des cellules qui leur sont spécifiques. Il s'agit des cnidoblastes et des cellules interstitielles pour l'ectoderme, des cellules glandulaires et des cellules basales pour l'endoderme.

Les **cellules interstitielles** sont de petites cellules à caractères embryonnaires, c'est-à-dire qu'elles sont peu différenciées, qu'elles renferment peu d'organites et qu'elles n'ont pas de fonction particulière. Elles sont capables de se multiplier et de se différencier pour remplacer d'autres cellules ectodermiques, en particulier les cnidoblastes.

Les **cnidoblastes** ou **cnidocytes** (cellules « orties ») n'existent que chez les cnidaires qui leur doivent leur nom. Ce sont des cellules urticantes qui permettent la défense de l'organisme et la capture des proies. Elles sont particulièrement abondantes dans l'ectoderme des tentacules. Elles contiennent une capsule spéciale, le **cnidocyste** (fig. 2.3.D) et un cil sensoriel court et immobile, le **cnidocil** qui dépasse à l'extérieur.

Le cnidocyste est une vésicule d'origine golgienne, entourée par deux membranes. La membrane interne s'invagine à l'intérieur en formant un long filament creux enroulé en spirale, le filament urticant. L'intérieur de la capsule contient un liquide urticant, paralysant pour les petits animaux, irritant et allergisant pour les plus gros. La partie supérieure, constituée par la membrane externe recouverte par la membrane

plasmique, forme l'opercule. Le cnidoblaste renferme de nombreuses structures contractiles : des myofibrilles et des microfilaments d'actine.

Lorsqu'une proie frôle un tentacule, elle entre en contact avec de nombreux cnidocils. Ces derniers transmettent l'information aux cnidoblastes qui contractent alors tous leurs filaments contractiles. La pression devient très forte dans les cnidoblastes et surtout dans les cnidocystes car le liquide urticant n'est pas compressible. L'opercule cède et le filament urticant se déroule brusquement à l'extérieur. Il s'enfonce dans la proie et lui injecte le liquide urticant. Comme beaucoup de cnidoblastes injectent du liquide en même temps, la proie est rapidement immobilisée, voire tuée. Un cnidoblaste ne peut servir qu'une fois. De nouveaux se forment donc régulièrement à partir des cellules interstitielles.

Entre les cellules myoépithéliales endodermiques se trouvent des cellules glandulaires qui produisent des enzymes digestives et les déversent dans la cavité gastrovasculaire. À la base de l'endoderme, on trouve des cellules basales de type embryonnaire : ce sont des cellules souches qui permettent le renouvellement des cellules endodermiques, en particulier des cellules glandulaires.

Fonctions vitales

Nutrition

Les cnidaires sont des animaux carnivores qui capturent leurs proies grâce aux cnidoblastes de leurs tentacules. Les tentacules dirigent les proies vers la bouche et les introduisent dans la cavité gastrovasculaire où elles sont partiellement digérées par les enzymes des cellules glandulaires. Les fragments obtenus sont ensuite phagocytés par les cellules myoépithéliales endodermiques. Après digestion intracellulaire, les déchets non digérés sont exocytés dans la cavité gastrovasculaire et évacués par la bouche.

Respiration, circulation, excrétion

La respiration est favorisée par les mouvements des tentacules qui renouvellent l'eau autour de l'animal. L'eau pénètre dans la cavité gastrovasculaire ce qui permet l'oxygénation des cellules endodermiques. Il n'y a pas d'appareil circulatoire, les nutriments et le dioxygène passent d'une cellule à l'autre comme chez les spongiaires. Il n'y a pas non plus d'appareil excréteur, les déchets métaboliques sont directement émis dans l'eau.

Locomotion, fonctions de relation

La locomotion est assurée par les contractions des myofibrilles des cellules myoépithéliales ecto et endodermiques. Même les polypes fixés à un support peuvent, dans certains cas, se détacher de ce support, se déplacer grâce à leurs tentacules, puis se fixer à nouveau.

Les fonctions de relation sont assurées par les cellules sensorielles et les cellules nerveuses. Certaines méduses possèdent des organes sensoriels complexes, les **rhopalies** (fig. 2.3.E). Ces rhopalies, réparties sur le bord de l'ombrelle, possèdent généralement une fossette ciliée garnie de cellules olfactives, un ou deux **ocelles** (œil simple) formés de cellules photosensibles et un organe d'équilibration, le **statocyste**, dont les cellules renferment des concrétions calcaires.

Reproduction

Chez de nombreuses espèces il existe une alternance régulière polype/méduse. Les polypes bourgeonnent de petites méduses par multiplication asexuée, tandis que les méduses se reproduisent de façon sexuée. Elles possèdent des gonades, mais pas de conduits génitaux. Elles sont gonochoriques et émettent leurs gamètes dans l'eau où s'effectue la fécondation. L'œuf se divise, donne une larve ciliée qui nage un moment puis tombe au fond de l'eau et se développe en formant un petit polype.

Certaines espèces n'existent que sous forme méduse, dans ce cas, la larve se développe en formant directement une méduse. D'autres espèces n'ont pas de phase méduse, dans ce cas les polypes possèdent des gonades et pratiquent la reproduction sexuée.

Les cténaïres (ou cténophores)

En ce qui concerne leur organisation générale, les **cténaïres** ressemblent beaucoup aux cnidaires, en particulier aux méduses. Ils formaient ensemble autrefois un seul embranchement : les coelentérés (intestin creux). Ce sont des diploblastiques marins pélagiques qui possèdent une mésoglée épaisse. Ils présentent toutefois 2 différences importantes avec les cnidaires :

- leur corps présente une symétrie bilatérale nette ;
- leur alimentation est assurée par des cellules collantes, les **colloblastes** et non pas par des cellules urticantes comme les cnidaires.

Ces caractéristiques peuvent être observées sur le cydippe ou *Pleurobrachia* (bras sur les côtés) de la figure 2.4.A.

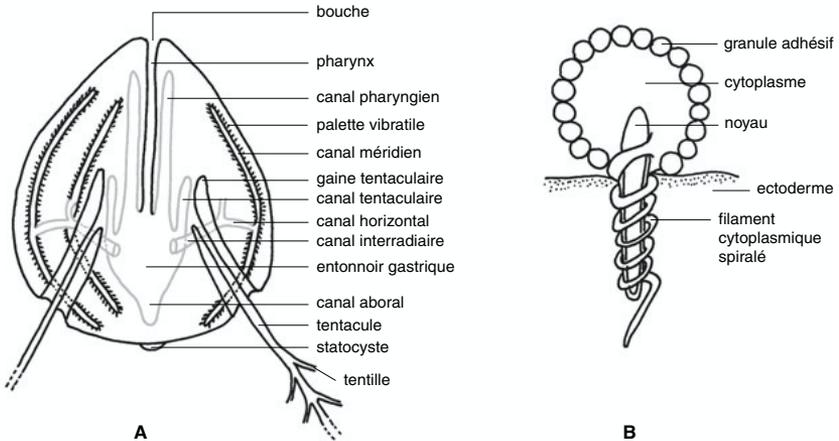


Figure 2.4 Organisation des cténaires.

A : Aspect de la groseille de mer (*Pleurobrachia*). **B :** structure d'un colloblaste.

C'est un animal transparent, de forme globuleuse (on l'appelle aussi groseille de mer) dont le corps est couvert de 8 palettes de cils vibratiles disposées selon les méridiens. Il possède un statocyste du côté aboral.

La symétrie bilatérale se manifeste extérieurement par la présence de 2 tentacules longs et grêles pourvus de petites ramifications, les **tentilles**, qui leur donnent un aspect plumeux. La symétrie bilatérale interne est nette elle aussi. Chaque tentacule peut se rétracter dans une gaine tentaculaire. La bouche, en fente, est suivie par un long pharynx aplati d'origine ectodermique qui aboutit dans un grand entonnoir gastrique d'où partent 9 canaux gastrovasculaires (2 canaux pharyngiens, 2 canaux tentaculaires, 4 canaux interradiaires et 1 canal aboral).

Les colloblastes (fig. 2.4.B) se trouvent au niveau des tentilles des tentacules. Ils présentent 2 parties : une partie cytoplasmique sphérique recouverte du côté externe par des granules adhésifs et une partie allongée formée par le noyau entouré par un prolongement cytoplasmique enroulé en spirale. Quand la cellule est au repos, la spirale est détendue, la partie sphérique dépasse de la surface de l'ectoderme. Lorsque l'animal touche une proie avec ses tentacules, les granules adhésifs des colloblastes se collent sur la proie. En même temps la spire cytoplasmique s'enroule ce qui rapproche la proie du tentacule et la fait éventuellement adhérer à d'autres colloblastes. Ensuite le tentacule emmène la proie vers la bouche de l'animal. Contrairement aux cnidoblastes, les colloblastes peuvent servir plusieurs fois.



POINTS CLEFS

- Les placozoaires et les éponges sont des métazoaires dont les deux couches cellulaires ne sont pas soutenues par une lame basale.
- Les éponges sont dépourvues de symétrie. Leur corps est traversé par un courant d'eau provoqué par les battements des flagelles des choanocytes. L'eau entre dans l'éponge par les pores inhalants et ressort par l'oscule. Le courant d'eau assure l'alimentation, l'oxygénation et l'élimination des déchets du métabolisme cellulaire.
- Les cnidaires et les cténares sont des eumétazoaires diploblastiques (2 feuilletts cellulaires soutenus par une lame basale et séparés par une gelée anhiste, la mésogelée).
- Les cnidaires ont une symétrie radiaire. Ils peuvent exister sous 2 formes : une forme fixée nommée polype ou une forme libre nommée méduse. Leur cavité digestive n'a qu'un seul orifice, la bouche.
- Les cnidaires possèdent des cellules caractéristiques : les cnidoblastes, cellules urticantes qui assurent leur défense et leur alimentation. Ce sont des cellules pourvues d'une capsule contenant un liquide paralysant et un filament creux enroulé qui se dévagine en injectant le liquide dans les proies ou les prédateurs.
- Les cténares ont une symétrie bilatérale et des cellules collantes, les colloblastes, qui leur permettent de capturer des proies.

QCM/QROC

Répondez de façon brève mais précise aux questions suivantes :

- 2.1** Pourquoi les placozoaires sont-ils considérés comme des animaux ?
- 2.2** Comment l'eau circule-t-elle dans le corps d'une éponge ?
- 2.3** Comment nomme-t-on la couche externe du corps des éponges ?
- 2.4** Comment nomme-t-on les cellules de la couche interne ? Quel est leur rôle ?
- 2.5** Citez quelques types de cellules mésenchymateuses provenant des choanocytes.
- 2.6** Comment définit-on l'organisation des cnidaires ?
- 2.7** Qu'est-ce que la mésoglée ?
- 2.8** Comment les cnidaires se nourrissent-ils ?
- 2.9** Quelles sont les principales différences entre un polype et une méduse ?
- 2.10** Qu'est-ce qu'un colloblaste ?

SOLUTIONS

- 2.1** Parce qu'ils sont pluricellulaires, mobiles et hétérotrophes.
- 2.2** L'eau entre par les pores inhalants, passe dans la cavité gastrique (ou l'atrium) et ressort par le (ou les) oscule(s).
- 2.3** Le pinacoderme ou ectoderme.
- 2.4** Les choanocytes. Ils assurent la nutrition (par phagocytose) et l'oxygénation des cellules de l'éponge.
- 2.5** Les amibocytes qui peuvent évoluer en cellules nerveuses, en collencytes, en archéocytes (ces derniers sont à l'origine des myocytes et des gonocytes).
- 2.6** Le corps des cnidaires est formé à partir de deux feuilletts cellulaires (l'ectoderme et l'endoderme). Leur organisation est de type diploblastique.
- 2.7** Une couche de gelée anhiste (sans cellules) située entre l'ectoderme et l'endoderme des cnidaires.
- 2.8** Les cnidaires sont des animaux carnivores qui capturent des proies à l'aide de cellules urticantes, les cnidocytes (ou cnidoblastes) situés dans l'ectoderme, en particulier au niveau des tentacules.
- 2.9** Les polypes sont des formes fixées (benthiques), à mésoglée mince, qui se reproduisent généralement de façon asexuée. Les méduses sont des formes libres (pélagiques) dont la mésoglée est très épaisse au niveau de l'ombrelle et qui se reproduisent uniquement de façon sexuée.
- 2.10** C'est une cellule caractéristique des cténaires (ou cténophores). Les colloblastes sont situées sur les tentilles des tentacules et possèdent des granules adhésifs qui permettent la capture des proies.

CHAPITRE 3

Les protostomiens sans cœlome

PLAN

- 3.1 L'organisation de type acelomate
- 3.2 L'organisation de type pseudocœlomate

OBJECTIFS

Décrire la structure et comprendre le fonctionnement des animaux qui présentent les caractéristiques suivantes :

- leurs embryons se développent au-delà du stade gastrula, ce qui permet la mise en place d'un troisième feuillet embryonnaire, le mésoblaste ;
- au cours du développement embryonnaire leur blastopore donne la bouche ;
- leur cavité générale, lorsqu'elle existe, n'est pas creusée au sein du mésoderme.

Les protostomiens sont des eumétazoaires triploblastiques chez lesquels la bouche dérive du blastopore embryonnaire. Certains d'entre eux ne présentent aucune cavité au sein du mésoderme, ils ne développent pas de cœlome. C'est le cas chez les acœlomates qui n'ont aucune cavité corporelle (mise à part la cavité digestive) et chez les pseudocœlomates dont la cavité corporelle n'est pas creusée dans le mésoderme et correspond à un reste du blastocœle embryonnaire.

3.1 L'ORGANISATION DE TYPE ACELOMATE

Les protostomiens acœlomates ont une symétrie bilatérale. Ils présentent pour la plupart une différenciation antéro-postérieure qui se manifeste par une céphalisation. Toutefois si la partie antérieure (« tête ») a toujours une fonction nerveuse (présence de ganglions cérébroïdes) et sensorielle, elle n'a pas toujours une fonction nourricière. En effet, chez certaines espèces la bouche se situe à un autre endroit du corps, tandis que chez d'autres elle n'existe pas.

La principale caractéristique des acœlomates est la présence autour des organes internes d'un mésenchyme d'origine mésodermique : le parenchyme. Les plathelminthes et les némerthes présentent ce type d'organisation. Dans la classification phylogénétique, ils constituent ensemble les parenchymiens.

Les plathelminthes (vers plats)



Le terme de ver n'a aucune valeur systématique, il est généralement employé pour désigner un animal de forme allongée, dépourvu de pattes et dont le corps ne présente aucune partie dure.

Étude d'un exemple : la planaire lugubre (turbellariés)

Morphologie externe

La **planaire** lugubre (*fig. 3.1.A*) est un petit ver de 1 à 2 cm de longueur, au corps sombre, très aplati, qui vit sous les pierres, dans les ruisseaux ou les étangs. De nombreuses autres espèces de planaires sont également dulçaquicoles, mais il existe aussi des espèces marines et quelques espèces terrestres.

La « tête » porte des organes sensoriels, en particulier des yeux, mais pas la bouche qui se trouve au milieu de la face ventrale. Le tube digestif des planaires n'a qu'un seul orifice, la bouche. L'intestin est en cul-de-sac, il n'y a pas d'anus.

Appareil digestif et nutrition

Les planaires sont des animaux carnivores qui capturent leurs proies grâce à un pharynx musculueux et dévaginable situé tout de suite après la bouche. Le pharynx, d'origine ectodermique, s'ouvre directement dans un intestin endodermique très ramifié constitué de 2 types de cellules : des cellules glandulaires et des cellules phagocytaires.

La digestion se fait en grande partie à l'extérieur de l'intestin. Lorsqu'elle a capturé une proie à l'aide de son pharynx, la planaire y déverse des enzymes digestives produites par les cellules glandulaires de son intestin. Ces enzymes liquéfient l'intérieur de la proie, puis la planaire aspire le liquide et les débris cellulaires. La digestion se termine à l'intérieur des cellules phagocytaires. Comme il n'y a pas d'anus, les débris non digérés qui sortent des cellules phagocytaires par exocytose sont éliminés par la bouche.

Respiration

Le dioxygène dissous dans l'eau diffuse directement au travers de la membrane plasmique des cellules épidermiques. L'épiderme est unistratifié (une seule couche de cellules), ce qui est le cas chez tous les protostomiens. Il est formé de 2 types de cellules (*fig. 3.1.D*) : des

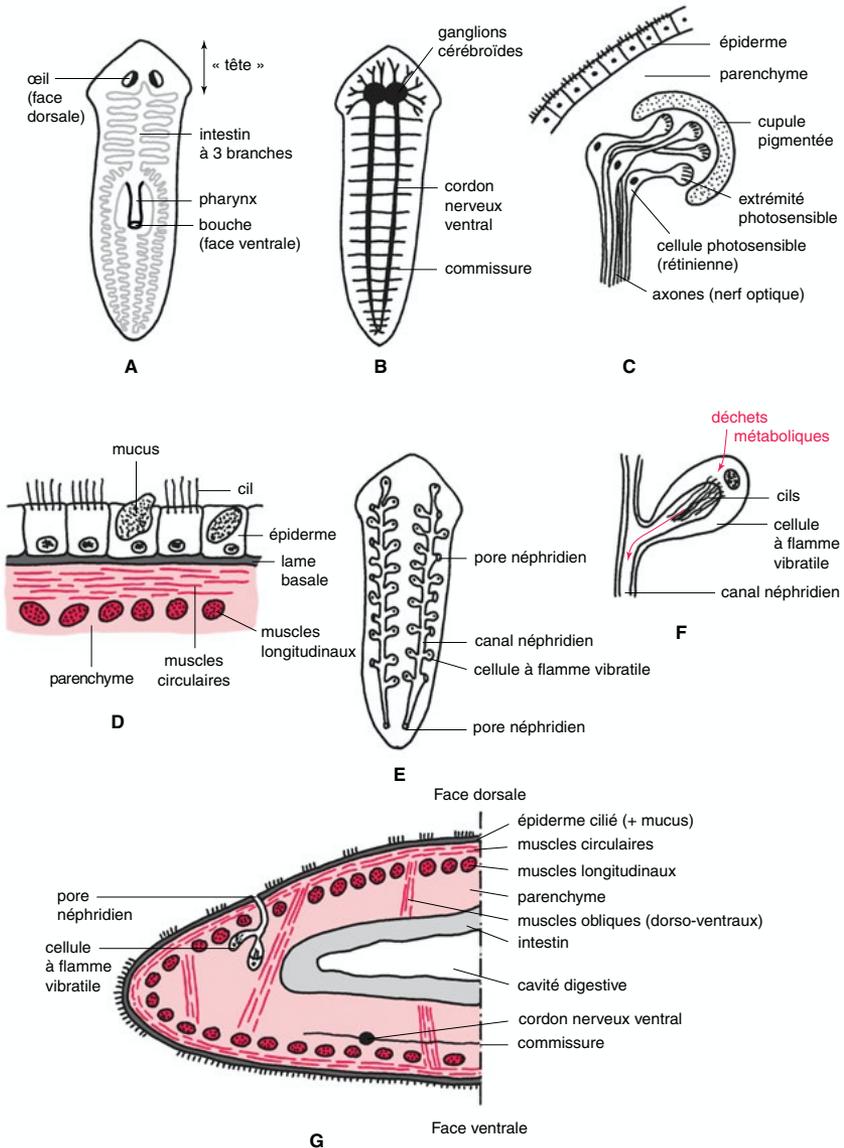


Figure 3.1 Organisation d'une planaire lugubre (plathelminthes turbellariés).

A : aspect général et système digestif. **B** : système nerveux. **C** : structure de l'œil gauche. **D** : coupe transversale au niveau des téguments. **E** : système excréteur. **F** : cellule à flamme vibratile. **G** : schéma d'une coupe transversale.

cellules ciliées et des cellules à mucus. Les cils brassent l'eau et renouvellent le dioxygène dissous autour de l'animal (le terme de **turbellariés** signifie petits tourbillons).

Circulation

Il n'y a pas d'appareil circulatoire. L'animal étant aplati, le dioxygène passe de cellule à cellule de l'épiderme vers l'intestin et les nutriments de l'intestin vers l'épiderme, grâce aux cellules du parenchyme (*fig. 3.1.G*).

Excrétion

Les planaires possèdent un appareil excréteur de type protonéphridien. Une **protonéphridie** (*fig. 3.1.E et F*) est formée d'une série de canalicules d'origine ectodermique dont chacun se termine dans le parenchyme par une cellule creusée d'une cavité au fond de laquelle s'insère un pinceau de cils vibratiles (**cellule à flamme vibratile**). Ces cellules filtrent les déchets du métabolisme rejetés dans les mailles du parenchyme par les autres cellules et les déversent dans les canalicules. Les canalicules débouchent à l'extérieur par un ou plusieurs pores néphridiens.

Locomotion

Elle est assurée par les téguments (c'est-à-dire la couche externe de recouvrement du corps). Chez les planaires, les téguments sont formés par l'épiderme (*fig. 3.1.D*) et par 3 couches musculaires lisses : des muscles circulaires, des muscles longitudinaux et des muscles obliques dorsoventraux qui s'étendent de la face dorsale à la face ventrale (*fig. 3.1.G*). Les planaires peuvent se déplacer de 2 façons différentes : soit en glissant sur le support grâce aux cils et au mucus produit par l'épiderme, soit en nageant grâce à des contractions musculaires.



Cette disposition des muscles en trois couches à orientation différente, mais toujours disposées dans le même ordre (ordre alphabétique : c, l, o) se retrouve chez la plupart des animaux appelés vers.

Fonctions de relation

Le système nerveux est formé par deux ganglions cérébroïdes (ou cerveau) situés dans la tête et d'où partent de nombreux cordons nerveux reliés par des commissures transversales (*fig. 3.1.B*). Les cordons nerveux ne sont pas comparables à des nerfs, car ils renferment des corps cellulaires de neurones. Les deux cordons ventraux sont plus développés que les autres.

Les yeux (*fig. 3.1.C*) sont formés d'une cupule de cellules pigmentaires qui arrêtent la lumière et de cellules rétiniennes photosensibles.

Ces dernières sont des neurones dont les extrémités dendritiques photosensibles, striées et élargies en massue, sont situées à l'intérieur de la cupule. L'extrémité axonale est en relation avec les ganglions cérébroïdes. C'est une rétine inversée car la lumière qui doit passer par l'ouverture de la cupule pigmentaire n'arrive pas directement sur la partie photosensible.

Reproduction

Les planaires se reproduisent de façon sexuée. Elles sont **hermaphrodites**. Chaque individu possède un appareil génital mâle et un appareil génital femelle qui s'organisent autour d'une cavité commune, l'**atrium génital** ouvert à l'extérieur par un orifice génital postéro-ventral (fig. 3.2). Cet orifice permet l'accouplement grâce à un pénis musculueux et dévaginable, ainsi que la ponte. Lors de l'accouplement le sperme est accumulé dans un **réceptacle séminal** ou **bourse copulatrice**. Les ovocytes sont ensuite fécondés lors de leur passage dans l'atrium génital.

Les planaires pondent des cocons **chitineux** contenant à la fois des œufs fécondés et des cellules vitellines (produites par les **glandes vitellogènes**) qui servent de nourriture aux embryons. Il y a séparation du germarium (cellules germinales) et du vitellarium (vitellus), ce qui est rare chez les animaux.

Les planaires sont capables de régénérer une partie de leur corps. Les capacités de régénération sont variables selon les espèces, mais elles peuvent être très importantes et en relation avec des possibilités de multiplication asexuée (voir encart 3).

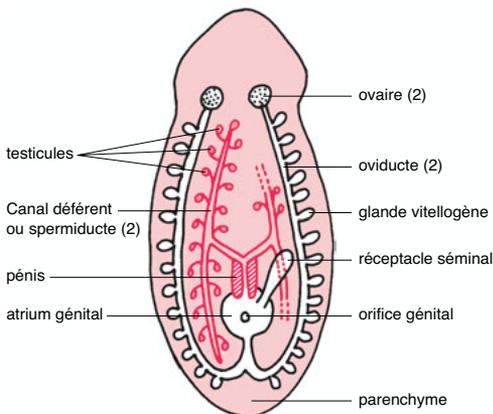


Figure 3.2 Appareil reproducteur hermaphrodite d'une planaire. Pour différencier l'appareil génital mâle de l'appareil génital femelle, seul l'appareil mâle a été coloré en rouge, mais tous deux sont d'origine mésodermique.



Encart 3. Des capacités de régénération étonnantes

Certaines planaires d'eau douce comme la planaire lugubre ont la capacité de reconstituer n'importe quelle partie de leur corps, qu'elle soit perdue accidentellement ou expérimentalement. Ainsi tout fragment obtenu après une section transversale, longitudinale ou oblique du corps ou même prélevé à l'aide d'un emporte-pièce, est capable de régénérer un individu complet. Une même planaire peut être découpée en de très nombreux fragments, chacun pouvant redonner une nouvelle planaire dans la mesure où les sections sont légèrement décalées dans le temps de façon à limiter les pertes cellulaires. Le pouvoir de régénération de la planaire lugubre est exceptionnel, il est dit total ou illimité.

Chez d'autres planaires, comme la dendrocœle ou planaire lactée, les capacités de régénération céphalique sont plus restreintes, limitées à certains niveaux du corps.

La régénération peut être liée à un mode de multiplication asexuée. La planaire tigrinée, race asexuée d'origine américaine introduite accidentellement en Europe par des aquariophiles, ne peut se reproduire que par **scissiparité** (coupure en 2). Lorsque les conditions environnementales sont favorables et que la planaire a atteint une certaine taille, elle se scinde spontanément transversalement en arrière du pharynx, grâce à de puissantes contractions musculaires. Les 2 fragments obtenus régénèrent chacun un individu entier.

Les trématodes, exemple de la grande douve du foie

La grande douve adulte (*fig. 3.3.A*) vit en parasite dans les canaux biliaires du foie du mouton, mais elle peut aussi infester l'homme. Elle a un corps aplati comme celui des planaires, mais plus large (forme foliacée). Elle n'a pas d'yeux, sa bouche est antérieure et s'ouvre au fond d'une ventouse de fixation. Elle possède une deuxième ventouse sur la face ventrale (les ventouses ont pendant longtemps été prises pour des trous, d'où le nom du groupe : **trématode** = troué). Son pharynx n'est pas dévaginable, il est très musculeux et permet l'aspiration de liquides.

L'organisation interne des douves (système nerveux et tube digestif en particulier) est très proche de celle des planaires (*fig. 3.3.B et C*), les différences les plus importantes sont observées au niveau des téguments. En effet ces derniers sont adaptés au mode de vie de la douve (*fig. 3.3.D*). L'épiderme est « enfoncé », ce qui pourrait protéger les

noyaux de l'action corrosive de la bile contenue dans les canaux biliaires. Il est formé de 3 parties distinctes :

- ▶ une couche externe anucléée et syncytiale qui repose sur la lame basale ;

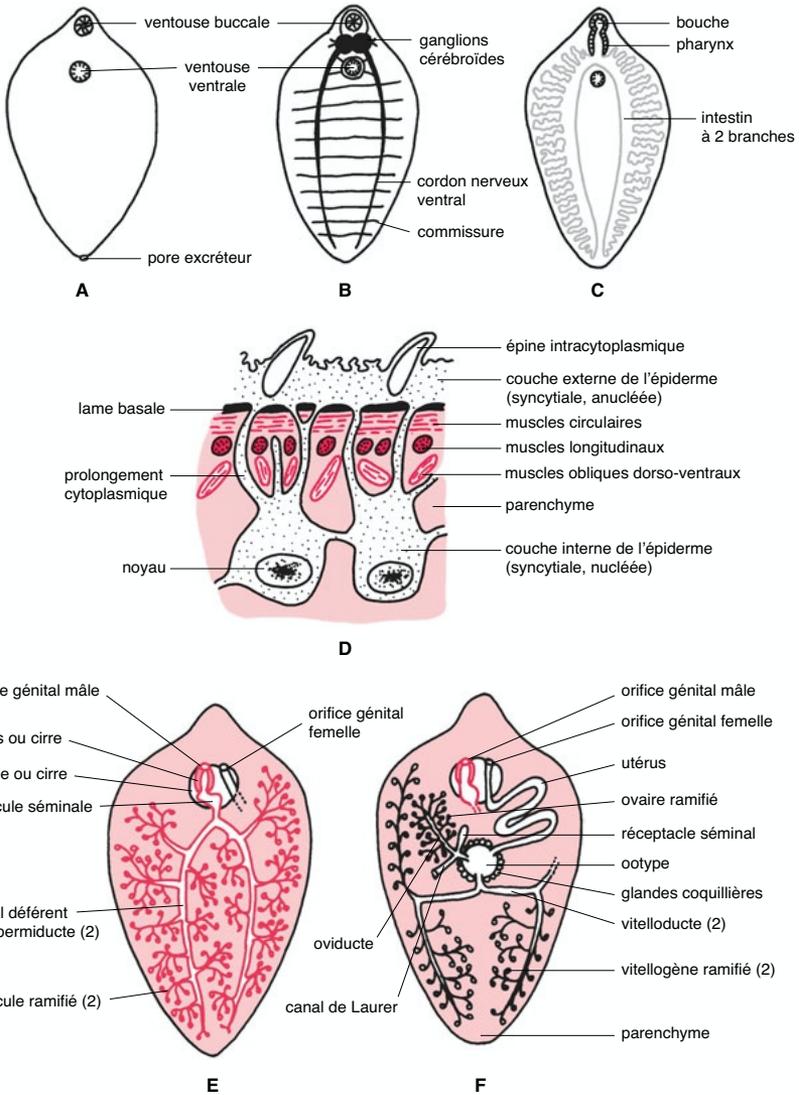


Figure 3.3 Organisation de la grande douve du foie (trématode).

A : vue ventrale. **B :** système nerveux. **C :** système digestif. **D :** téguments. **E :** appareil génital mâle. **F :** appareil génital femelle.

- des prolongements cytoplasmiques qui relient la couche externe et la couche interne en traversant les 3 couches musculaires (muscles circulaires, longitudinaux et obliques) ;
- une couche interne nucléée, syncytiale, située sous les 3 couches musculaires. La membrane plasmique apicale est protégée par un épais glycocalyx.

La couche épidermique externe présente de nombreuses épines intracytoplasmiques que l'animal utilise pour provoquer des hémorragies dans l'épithélium des canaux biliaires de l'hôte. La douve aspire ensuite le sang et les débris cellulaires grâce à son pharynx.

Les douves sont hermaphrodites, chaque individu possède un appareil génital mâle (*fig. 3.3.E*) et un appareil génital femelle (*fig. 3.3.F*). Il y a 2 orifices génitaux : l'orifice mâle permet la dévagination du pénis (appelé également cirre) au moment de l'accouplement, l'orifice femelle sert à l'accouplement (qui peut aussi se faire par le canal de Laurer) et à la ponte. Le sperme s'accumule dans le réceptacle séminal, les ovocytes sont fécondés lors de leur passage dans l'oviducte.

Les œufs (*fig. 3.4.A*) sont entourés d'une coque produite par les glandes coquillières de l'**ootype**, ils contiennent plusieurs ovocytes et de nombreuses cellules vitellines produites par les glandes vitellogènes. Ils passent dans l'utérus et sortent par l'orifice femelle. Ils passent ensuite dans l'intestin de l'hôte et sont émis à l'extérieur avec les excréments.

La grande douve est un parasite **dixène** (ou **hétéroxène**) qui passe, au cours de son développement par 2 hôtes successifs : le mouton et un mollusque gastéropode aquatique, la limnée. Elle présente aussi des phases de vie libre en eau douce.

Si un œuf tombe dans l'eau, l'opercule s'ouvre et libère une larve ciliée nageuse nommée **miracidium** (*fig. 3.4.B*) qui contient de nombreuses cellules restées à l'état embryonnaire : les cellules germinales. Le miracidium continue son développement s'il pénètre dans la cavité pulmonaire d'une limnée et s'installe dans la paroi. Il perd alors ses cils, grossit et devient un **sporocyste** (*fig. 3.4.C*). Ses cellules germinales se divisent et donnent de nouvelles larves, les **rédiés** qui percent la paroi et envahissent l'hépatopancréas de la limnée. Les cellules germinales des rédiés se multiplient en donnant de nombreuses rédiés filles pendant la belle saison. A l'approche de l'hiver, les rédiés filles produisent un nouveau type de larve : les **cercaires** (*fig. 3.4.D* et *E*) qui perforent les tissus de la limnée et tombent dans l'eau où elles nagent grâce à leur queue musculeuse. Elles se fixent ensuite sur une plante aquatique et s'y enkystent, devenant des **métacercaires** capables de résister pendant tout l'hiver (*fig. 3.4.F*). Lorsqu'un mouton mange les plantes, les kystes sont digérés, les métacercaires traversent la paroi du

tube digestif et, en utilisant la voie sanguine, pénètrent dans les canaux biliaires où elles deviennent adultes (fig. 3.4.G).

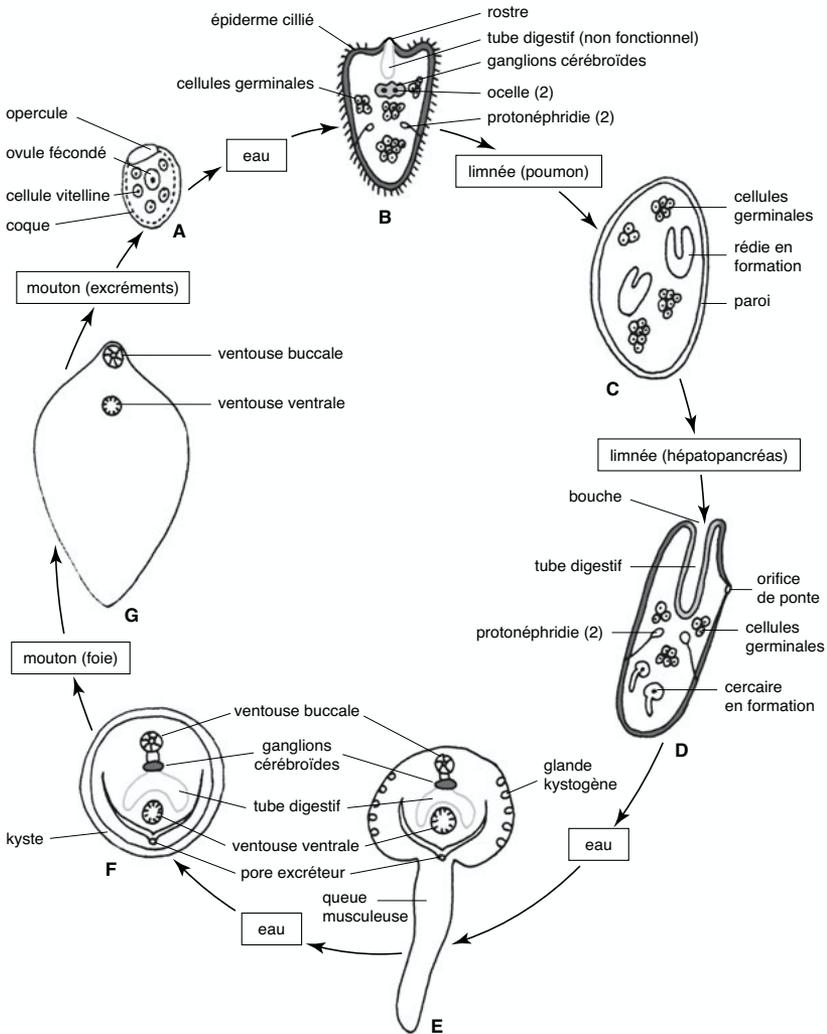


Figure 3.4 Cycle de développement de la grande douve du foie.

A : œuf. B : larve miracidium. C : sporocyste. D : rédie. E : cercaire. F : métacercaire. G : adulte.

Les cestodes (ruban) ou ténias (taenias)

Les **ténias** adultes sont des parasites de l'intestin des vertébrés. Leur corps nommé **strobile** ressemble à un ruban, il est très plat et généralement très allongé (il dépasse 10 m chez certaines espèces). Il est

composé d'anneaux successifs, les **proglottis**, qui se forment de façon continue au niveau du cou (*fig. 3.5.A*) et qui sont progressivement repoussés vers l'arrière pendant leur croissance (les plus postérieurs sont donc les plus anciens).

Les ténias n'ont pas de bouche, ni de tube digestif. Leur partie antérieure ou **scolex** (*fig. 3.5.A*) porte seulement des organes de fixation (ventouses et éventuellement crochets). Ils se nourrissent par osmotrophie en absorbant au travers de leurs téguments les nutriments contenus dans l'intestin de leur hôte. Les téguments (*fig. 3.5.B*) ressemblent à ceux de la douve, mais la membrane plasmique apicale présente de nombreuses microvillosités qui augmentent la surface de contact avec le contenu intestinal améliorant ainsi l'absorption des nutriments. Ces microvillosités ou **microtriches** ne sont pas soutenues par des microfilaments d'actine, mais par des microtubules. Les ténias ne possèdent pas de muscles obliques.

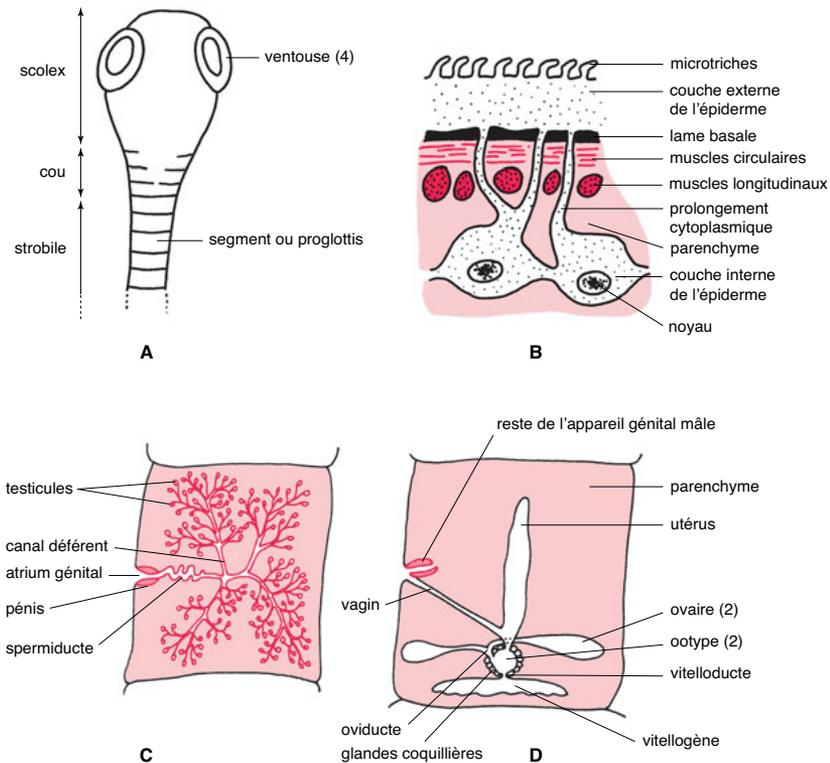


Figure 3.5 Organisation du ténia inerme (cestode).

A : région antérieure. **B :** téguments. **C :** appareil génital mâle. **D :** appareil génital femelle.

Les cestodes sont hermaphrodites. Chaque segment contient un appareil mâle (fig. 3.5.C) et un appareil femelle (fig. 3.5.D), mais ces appareils ne sont pas fonctionnels en même temps. Il y a **protandrie**, c'est-à-dire que l'appareil mâle se développe d'abord, dans les segments les plus proches du scolex. Au fur et à mesure de la progression des segments vers l'arrière, l'appareil mâle atteint sa maturité puis il régresse tandis que l'appareil femelle se développe. Les segments les plus âgés contiennent seulement un appareil femelle.

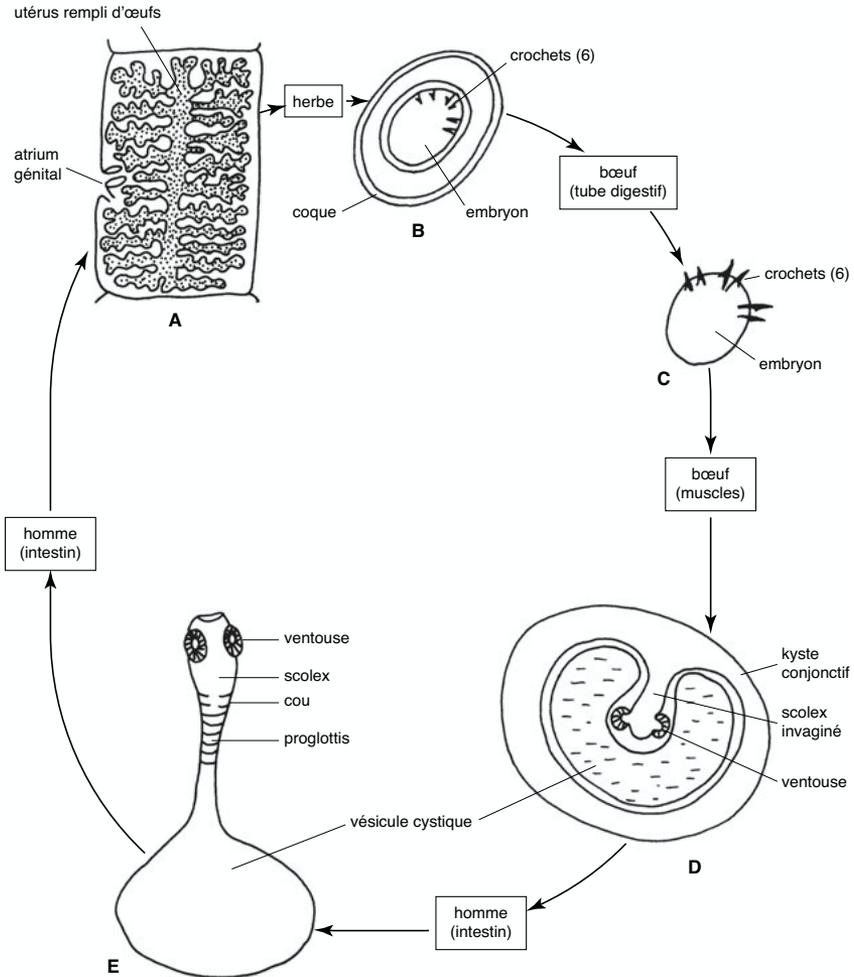


Figure 3.6 Cycle de développement du ténia inermis.

A : cucurbitaire rempli d'œufs. **B :** œuf. **C :** embryon hexacanthe. **D :** cysticerque.

E : dévagination du scolex dans l'intestin de l'homme.

Les ténias vivent généralement seuls dans l'intestin de leur hôte (on les nomme communément « vers solitaires »), il y a donc obligatoirement **autogamie** (autofécondation) : le ver se replie sur lui-même et les segments antérieurs pourvus d'un appareil génital mâle fécondent les segments postérieurs pourvus d'un appareil femelle.

La fécondation se produit dans l'**ootype**, les œufs, entourés d'une coque produite par les glandes coquillières, contiennent un ovocyte fécondé et des cellules vitellines produites par la glande vitellogène. Ils s'accumulent dans un utérus médian très ramifié. Les proglottis postérieurs remplis d'œufs sont nommés **cucurbitains** (fig. 3.6.A), ils se détachent et sont évacués avec les excréments de l'hôte.

La plupart des ténias ont deux hôtes successifs. Le ténia inerte, par exemple, vit à l'état adulte dans l'intestin de l'homme et à l'état larvaire dans le tissu conjonctif des muscles du bœuf. Son cycle est résumé sur la fig. 3.6. Les œufs, libérés dans l'herbe par destruction de la paroi du cucurbitain, renferment un embryon hexacanthé, pourvu de 6 crochets (fig. 3.6. B). Si un bœuf les avale, la coque est digérée, l'embryon libéré (fig. 3.6.C) traverse la paroi intestinale et va se fixer dans le tissu conjonctif des muscles. Il perd ses crochets, se gonfle et devient un **cysticerque**, vésicule remplie de liquide dont la paroi s'invagine et forme un scolex (fig. 3.6.D). Le tissu conjonctif de l'hôte réagit en entourant le cysticerque d'un kyste. L'homme se contamine en mangeant de la viande de bœuf mal cuite. Dans l'intestin de l'homme, le kyste est digéré, le scolex se dévagine et se fixe à la paroi. La vésicule cystique se résorbe tandis que le strobile se forme par bourgeonnement de proglottis au niveau du cou (fig. 3.6.E).

Les némerthes ou némertiens

Ce sont des vers pour la plupart marins (il existe quelques espèces en eau douce et quelques espèces parasites). Leur taille varie entre quelques mm et plusieurs mètres (jusqu'à 10 m). Leur aspect et leur plan d'organisation sont voisins de ceux des plathelminthes. En effet, comme chez les plathelminthes, le mésoderme forme un parenchyme autour des organes, mais leur corps est moins aplati. Ils présentent quelques ressemblances avec les planaires :

- les téguments sont formés d'un épiderme cilié (fig. 3.7.A) riche en cellules à mucus et de 3 couches musculaires, les némerthes se déplacent comme les planaires ;
- le système nerveux (fig. 3.7.B) a la même organisation que celui des planaires, les némerthes possèdent également des yeux ;
- l'appareil excréteur est formé de protonéphridies ;
- les némerthes régénèrent aussi très bien.

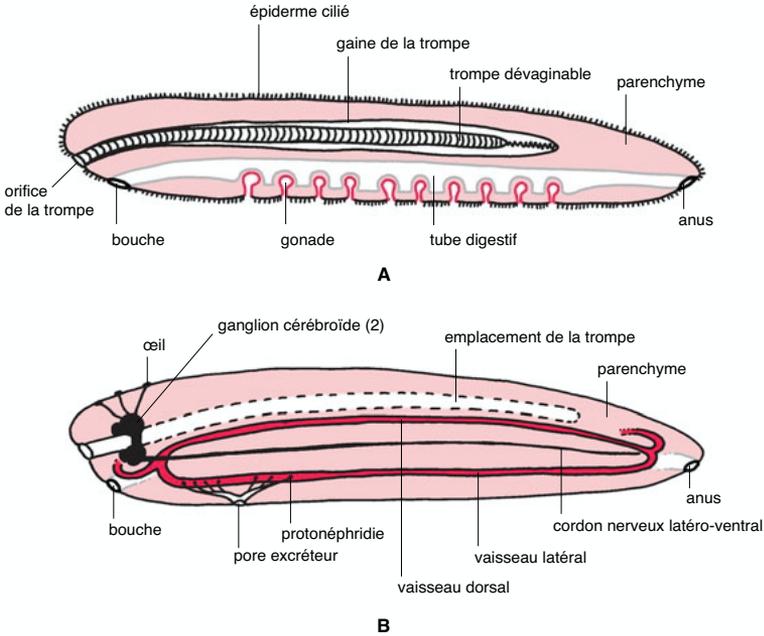


Figure 3.7 Organisation des néemertes.

A : coupe longitudinale montrant le système digestif, la trompe et les gonades. **B :** coupe longitudinale montrant le système nerveux, l'appareil circulatoire et le système excréteur.

Mais il existe des différences importantes :

- leur tube digestif (*fig. 3.7.A*) est complet, avec une bouche et un anus, il est rectiligne et moins ramifié que celui des planaires ;
- ils possèdent un organe particulier : la trompe (ou **proboscis**) qui peut être, selon les espèces, armée de crochets ou non. Au repos la trompe est située dans une gaine dorsale par rapport au tube digestif (le **rhynchocœle** qui est quelquefois assimilé à un reste de cavité cœlomique). Elle peut se dévagner pour capturer des proies. Elle est très extensible et lorsqu'elle est dévaginée, l'animal semble 2 fois plus long ;
- ils possèdent un appareil circulatoire bien différencié : c'est un système clos, entouré de toute part par un endothélium. Il est formé de 2 ou 3 vaisseaux longitudinaux (un dorsal et 2 latéraux) qui se réunissent à l'avant et à l'arrière de l'animal ;
- les néemertes sont gonochoriques. Leur appareil génital est formé de gonades nombreuses, situées entre les diverticules intestinaux (apport de nutriments) et qui s'ouvrent séparément et directement à l'extérieur.

3.2 L'ORGANISATION DE TYPE PSEUDOCŒLOMATE

L'organisation de type pseudocœlomate peut être observée dans des groupes phylogénétiquement éloignés comme les nématodes et les rotifères.

Les nématodes

Les **nématodes** sont des vers ronds, filiformes (néma = filament), non segmentés. Leur taille varie de 1 mm à 1 m selon les espèces. Ils ont une grande importance écologique et économique. En effet ils renferment environ 25 000 espèces différentes, ils existent dans tous les milieux et beaucoup sont parasites d'animaux ou de végétaux.

Ils présentent 2 particularités rares chez les animaux :

- ils ne possèdent ni cils, ni flagelles, ils n'ont pas de protonéphridies et leurs spermatozoïdes se déplacent grâce à des pseudopodes ;
- pour chaque espèce les organes possèdent un nombre fixe de cellules. Lorsque leur développement embryonnaire est terminé, leur croissance se fait par augmentation de la taille des cellules (hypertrophie cellulaire) et non pas par augmentation du nombre de cellules comme cela se fait habituellement. Ceci a une conséquence importante pour la biologie des nématodes : ils sont incapables de régénérer et de pratiquer la multiplication asexuée.

Étude d'un exemple : *Ascaris lumbricoides*

Les **ascaris** sont des parasites qui vivent dans l'intestin des mammifères. *Ascaris lumbricoides* est un parasite de l'homme. Il a un corps cylindrique, allongé (15 à 20 cm de long), d'un blanc laiteux, effilé aux 2 extrémités (fig. 3.8.A).

L'épiderme qui recouvre le corps est syncytial. Il sécrète une épaisse cuticule formée de chitine qui protège l'épiderme de l'action des enzymes digestives de l'intestin, mais qui le contraint à muer pour grandir. L'épiderme présente 4 épaississements, les champs épidermiques. Le champ dorsal et le champ ventral contiennent chacun un cordon nerveux, les 2 champs latéraux contiennent chacun un canal excréteur (fig. 3.8.B).

Sous l'épiderme se trouve une couche de cellules musculaires géantes pourvues de myofibrilles longitudinales, les **cellules myoépithéliales**. Chacune d'entre elles émet un prolongement vers le cordon nerveux le plus proche.



Le terme de cellules myoépithéliales ne désigne pas les mêmes structures chez les nématodes et chez les cnidaires. Chez les nématodes, les cellules myoépithéliales sont d'origine mésodermique, comme les muscles de tous les triploblastiques. Chez les cnidaires, dépourvus de mésoderme, il s'agit de cellules ectodermiques ou endodermiques pourvues de myofibrilles.

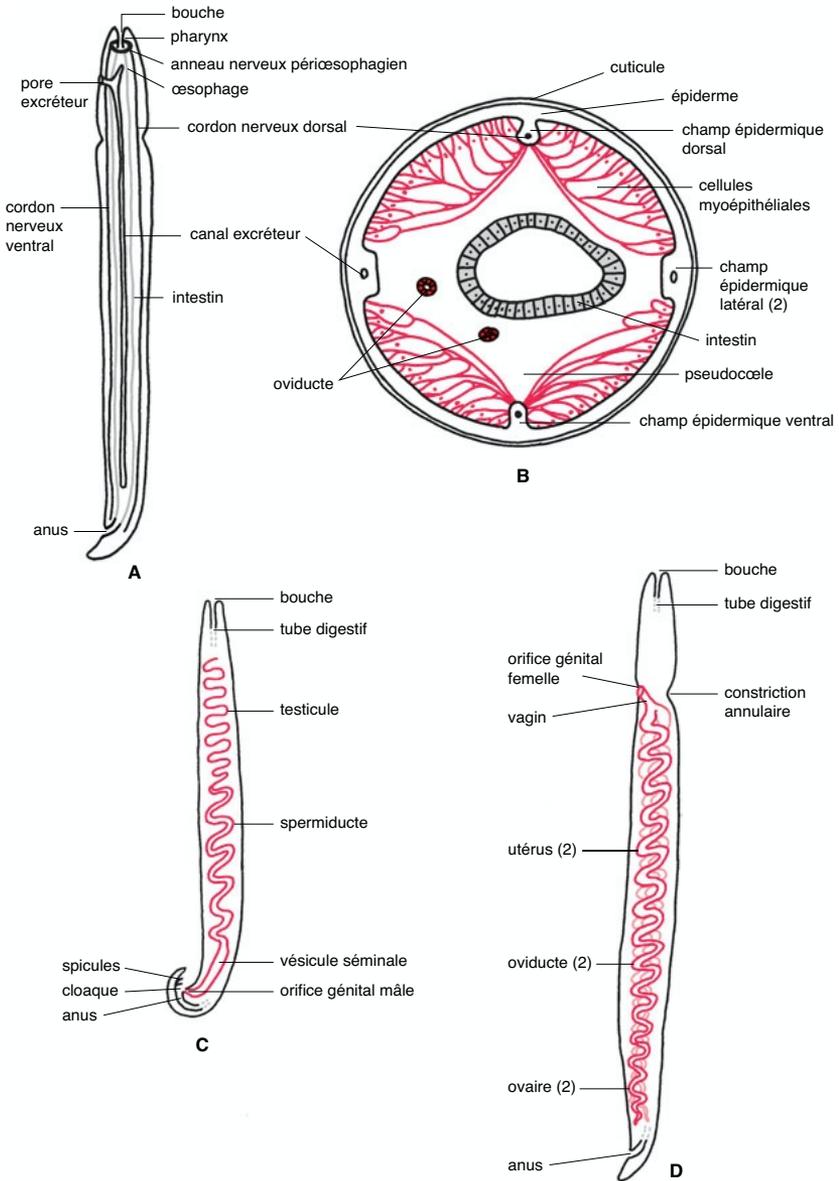


Figure 3.8 Organisation d'*Ascaris lumbricoides* (nématode).

A : coupe longitudinale du corps. **B :** coupe transversale du corps d'une femelle.
C : appareil génital d'un ascaris mâle. **D :** appareil génital d'une femelle.

Les cellules myoépithéliales sont en contact avec le pseudocœle qui contient l'appareil génital et qui est limité du côté interne par le tube digestif.

Le tube digestif est complet avec un stomodéum à l'avant, un proctodéum à l'arrière. Les cellules intestinales sont des cellules absorbantes typiques avec de nombreuses microvillosités apicales.

Les ascaris sont gonochoriques, les mâles sont plus petits que les femelles et ont l'extrémité postérieure du corps légèrement enroulée. Ils possèdent un testicule suivi par un spermiducte dont l'extrémité renflée en vésicule séminale débouche dans le **cloaque** à côté de l'anus. La paroi du cloaque différencie 2 spicules qui servent d'organes copulateurs (*fig. 3.8.C*).

Les femelles (*fig. 3.8.D*) possèdent 2 ovaires, 2 oviductes et 2 utérus qui fusionnent en un vagin. Ce dernier aboutit à l'orifice génital femelle situé à l'avant du corps, au niveau d'une constriction annulaire.

La fécondation a lieu dans l'oviducte, l'œuf est ensuite entouré d'une double coque très épaisse et très résistante. Les œufs sont pondus dans l'intestin de l'hôte et sortent à l'extérieur avec les excréments.



À noter. Dans la classification phylogénétique, les nématodes sont classés avec les arthropodes dans les ecdysozoaires, car ils présentent en commun la particularité d'avoir une cuticule épaisse qui les oblige à muer pour grandir.

Les rotifères

Les **rotifères** sont des animaux aquatiques. Certaines espèces vivent en milieu marin, mais ils sont surtout abondants dans les eaux douces. Ils jouent un rôle important dans les chaînes alimentaires, mais ils passent souvent inaperçus car ils sont très petits (au maximum 0,5 mm). Comme les nématodes, ils ont un nombre fixe de cellules.

Leur corps est assez allongé et il peut être divisé en 3 parties : tête, corps et pied (*fig. 3.9*).

La tête porte des yeux, souvent colorés en rouge, et 2 couronnes de cils. La bouche s'ouvre ventralement entre les 2 couronnes. Les mouvements des cils donnent l'impression de 2 roues qui tournent (rotifère = qui porte des roues). Les cils servent à renouveler le dioxygène, à diriger les particules alimentaires vers la bouche ainsi qu'à la locomotion. La tête renferme un « cerveau » (2 ganglions cérébroïdes soudés) d'où partent des nerfs.

Le corps contient les principaux organes : le tube digestif rectiligne, dont le pharynx musculéux contient un appareil masticateur chitineux, le **mastax** ; l'appareil excréteur formé de 2 protonéphridies

qui débouchent dans une vessie et l'appareil génital. L'anus, l'orifice excréteur et l'orifice génital débouchent dans un cloaque.

Le pied se termine par 2 petites expansions en forme de pince, nommées cirres, doigts ou orteils. À leur extrémité aboutit une glande pédieuse dont la sécrétion permet la fixation temporaire du rotifère.

La plupart des rotifères trouvés dans la nature sont des femelles. Les mâles sont très rares et très petits. La reproduction s'effectue le plus souvent sans fécondation, par **parthénogenèse**.

Les rotifères ont des possibilités de vie ralentie. Ils peuvent se déshydrater puis s'enkyster et résister à des conditions de vie très difficiles : à 150 °C pendant 35 minutes, à -272 °C pendant plusieurs heures. Un rotifère est resté enkysté pendant 59 ans sur une mousse dans un herbier du Muséum d'histoire naturelle à Paris !

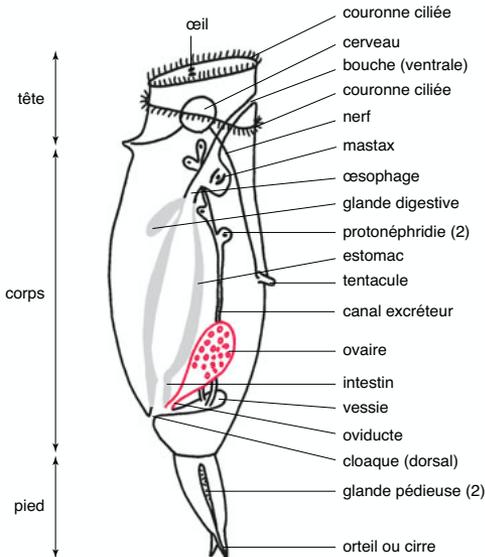


Figure 3.9 Organisation d'un rotifère femelle.



POINTS CLEFS

- Les animaux acœlomates ne possèdent pas de cavité corporelle en plus de la cavité digestive. Les espaces situés entre les organes sont remplis d'un tissu mésenchymateux appelé parenchyme.
- Les plathelminthes et les némerthes possèdent une organisation de type acœlomate.
- Les plathelminthes ont un corps aplati. Leur tube digestif (lorsqu'il existe) est en cul-de-sac : ils n'ont pas d'anus. Beaucoup de plathelminthes sont parasites.
- Les némerthes sont généralement moins aplatis, leur tube digestif est complet, avec bouche et anus. Ils capturent des proies grâce à une trompe dévaginable, indépendante du tube digestif. Ils possèdent un appareil circulatoire clos.
- Les animaux pseudocœlomates possèdent une cavité corporelle en plus de la cavité digestive. Cette cavité est située entre le mésoderme (muscles) et l'endoderme (intestin). Elle n'est pas creusée dans le mésoderme et correspond à un reste du blastocœle embryonnaire.
- Les nématodes et les rotifères possèdent une organisation de type pseudo-cœlomate.
- Les nématodes sont des vers ronds filamenteux, beaucoup d'entre eux sont parasites. Les nématodes possèdent un nombre fixe de cellules. Leur croissance se fait par hypertrophie cellulaire. Leur épiderme est syncytial et protégé par une cuticule. Ils doivent muer pour grandir. Ils ont un tube digestif complet avec bouche et anus.
- Les rotifères sont très petits, mais ils jouent un grand rôle dans les chaînes alimentaires. Leur corps est divisé en 3 parties : tête, corps et pied. Ils se déplacent en nageant grâce à 2 couronnes ciliées situées sur la tête. Ils sont capables de s'enkyster et de résister à des conditions extrêmes.

QCM/QROC

Pour chaque paragraphe, indiquez-la ou les propositions exactes.

3.1 Les animaux à organisation acéломate sont caractérisés par :

- a) une cavité générale située entre la musculature et l'intestin ;
- b) une cavité générale creusée dans le mésoderme ;
- c) l'absence de cavité générale ;
- d) un parenchyme qui comble tous les espaces entre les organes.

3.2 Les protonéphridies correspondent à :

- a) des cellules spécialisées dans la capture des proies ;
- b) des cellules ciliées impliquées dans l'élimination des déchets métaboliques ;
- c) des cellules visuelles ;
- d) des cellules phagocytaires.

3.3 Les planaires possèdent :

- a) un tube digestif complet avec bouche et anus ;
- b) un intestin très ramifié avec une seule ouverture (la bouche) ;
- c) un pharynx dévaginable ;
- d) une structure chitineuse nommée mastax.

3.4 Les ténias possèdent :

- a) un corps foliacé avec une ventouse buccale et une ventouse ventrale ;
- b) un épiderme syncytial pourvu d'épines épidermiques ;
- c) un corps très long et très plat formé de segments successifs ;
- d) un tube digestif sans anus.

3.5 Les nématodes ont :

- a) un parenchyme autour des principaux organes ;
- b) une cavité générale formée à partir du blastocœle ;
- c) un nombre fixe de cellules ;
- d) trois couches de muscles.

3.6 Les trématodes ont :

- a) une tête nommée scolex ;
- b) un épiderme cilié riche en cellules à mucus ;
- c) une bouche située au fond d'une ventouse ;
- d) un épiderme syncytial à noyaux enfoncés.

3.7 Les némerthes sont :

- a) des prédateurs pourvus d'une trompe rétractile ;
- b) des parasites dépourvus de tube digestif ;
- c) des pseudocœlomates ;
- d) incapables de régénérer.

3.8 Les rotifères sont :

- a) des acœlomates ;
- b) des animaux microscopiques dont le corps est différencié en 3 parties ;
- c) des parasites pourvus de 4 ventouses ;
- d) des animaux capables de régénérer.

SOLUTIONS

3.1 Réponses c) et d).

3.2 Réponse b).

3.3 Réponses b) et c).

3.4 Réponse c).

3.5 Réponses b) et c).

3.6 Réponses c) et d).

3.7 Réponse a).

3.8 Réponse b).

Les protostomiens cœlomates

PLAN

- 4.1 Les protostomiens à cœlome non métamérisé
- 4.2 Les protostomiens à cœlome métamérisé
- 4.3 Les protostomiens dont le cœlome fusionne avec le blastocœle

OBJECTIFS

Décrire la structure et comprendre le fonctionnement des animaux qui présentent les caractéristiques suivantes :

- leurs embryons se développent après le stade gastrula, ce qui permet la mise en place d'un troisième feuillet embryonnaire, le mésoblaste ;
- au cours du développement embryonnaire leur blastopore donne la bouche ;
- leur cavité générale se creuse au sein du mésoderme et porte le nom de cœlome.

Ces animaux sont répartis en différentes catégories selon la structure de la cavité générale : métamérisée ou non, réduite par prolifération des parois ou agrandie par dissociation des parois et fusion avec le blastocœle.

Ce sont des eumétazoaires triploblastiques protostomiens dont le mésoderme se creuse d'une (ou de plusieurs) cavité(s) : la (ou les) cavité(s) cœlomique(s). Ces cavités sont entourées totalement par un épithélium cœlomique appelé splanchnopleure du côté interne et somatopleure du côté externe.

La disposition et le volume occupé par le cœlome varient beaucoup chez les protostomiens cœlomates. Il peut occuper un volume important ou être réduit par prolifération de l'épithélium cœlomique, être formé d'un nombre réduit de cavités ou être métamérisé, c'est-à-dire former des cavités successives tout le long du corps de l'animal. Il peut aussi fusionner avec le blastocœle embryonnaire par dissociation de l'épithélium cœlomique.

4.1 LES PROTOSTOMIENS À CŒLOME NON MÉTAMÉRISÉ

Cœlome non métamérisé bien développé

Les ectoproctes

Les **ectoproctes**, également appelés **bryozoaires** (animaux mousses) sont presque tous marins. Il existe cependant quelques espèces en eau douce. Ils sont tous coloniaux.

Une colonie d'ectoproctes comporte un grand nombre d'individus appelés **zoïdes** ou **zoécies** reliés par des stolons. Chaque zoïde (*fig. 4.1.A*) comprend 2 parties : le **cystide** et le **polypide**. Ce dernier peut s'épanouir à l'extérieur du cystide ou se rétracter totalement à l'intérieur grâce à des muscles rétracteurs. Le cystide est protégé par une cuticule souvent imprégnée de calcaire.

La bouche du zoïde est entourée par une couronne de tentacules ciliés, le **lophophore** (panache). Le battement des cils vibratiles crée un courant d'eau autour de l'animal. Ce courant a 2 fonctions : la nutrition (il dirige les particules alimentaires vers la bouche) et la respiration (il renouvelle le dioxygène autour de l'animal). Le tube digestif est en U, l'anus s'ouvre à côté de la bouche, à l'extérieur du lophophore (ectoprocte = anus à l'extérieur). Le système nerveux est réduit à un ganglion cérébroïde situé entre la bouche et l'anus.

Le cœlome est formé de 2 cavités séparées par une cloison : une grande cavité cœlomique principale et une cavité au niveau du lophophore. La splanchnopleure et la somatopleure de la cavité principale sont reliées à la base du tube digestif par le **funicule**. Le cœlome assure la distribution du dioxygène et des nutriments ainsi que l'élimination des déchets métaboliques qui s'accumulent dans les cellules de la splanchnopleure.

Les ectoproctes pratiquent la multiplication asexuée par bourgeonnement et la reproduction sexuée. Ils sont hermaphrodites et autogames. Les gonades se développent dans l'épithélium cœlomique : les ovaires dans la paroi latérale du cystide, les testicules dans le funicule (*fig. 4.1.A*). Les gamètes tombent dans la cavité cœlomique où se produit la fécondation.

La plupart des ectoproctes sont vivipares. Chaque individu fournit un seul embryon qui se développe dans le cystide. Deux modalités peuvent se présenter : soit le cystide différencie un sac incubateur appelé **oécie**, soit le polypide régresse et le cystide se transforme en une poche incubatrice nommée **ovicelle**.

Chez les rares espèces ovipares, les larves se développent dans la cavité générale et sortent de la zoécie soit par un orifice intertentaculaire temporaire, soit par rupture de la paroi, soit par dégénérescence du polypide.

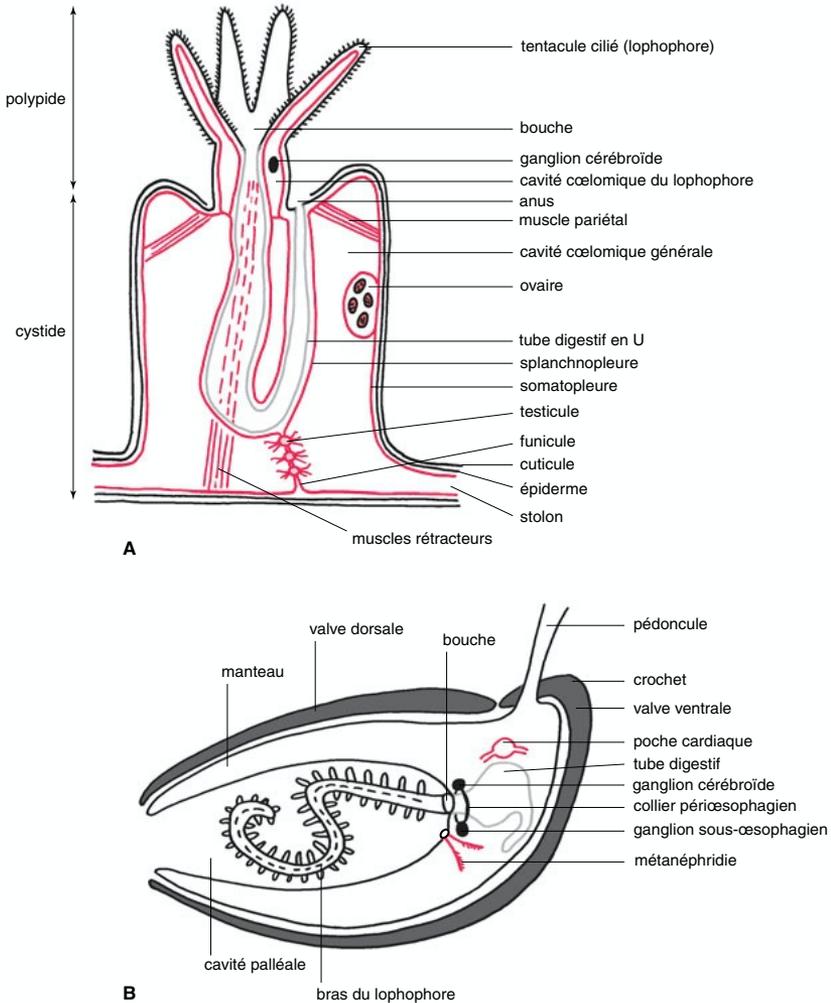


Figure 4.1 **A**: coupe longitudinale d'un ectoprocte. **B**: coupe sagittale d'un brachiopode.

Les brachiopodes

Les **brachiopodes** (fig. 4.1.B) sont tous marins. Ils possèdent un lophophore qui forme 2 bras, un de chaque côté de la bouche. Chaque bras présente 2 rangées de tentacules entourant une gouttière ciliée qui aboutit au niveau de la bouche. Les bras sont souvent soutenus par un squelette brachial. Comme chez les ectoproctes, le lophophore assure la respiration et l'alimentation.

La paroi du corps forme 2 replis, un dorsal et un ventral, qui constituent le **manteau**. Ce dernier sécrète une coquille à 2 valves, 1 dorsale et 1 ventrale. La valve ventrale forme le crochet qui est percé d'un orifice par lequel sort un pédoncule de fixation.

Le cœlome (non représenté sur la figure 4.1.B) est très développé, il pénètre dans les tentacules, dans le manteau et même dans le pédoncule de fixation.

Le tube digestif est souvent en cul-de-sac.

Le système nerveux est formé d'un ganglion dorsal bilobé, d'un collier péri-œsophagien et d'une masse ganglionnaire sous-œsophagienne d'où partent les nerfs.

L'appareil circulatoire est de type ouvert avec une poche cardiaque dorsale, une aorte antérieure et une aorte postérieure.

L'appareil excréteur est formé par une ou 2 paires de **métanéphridies**. Une métanéphridie est formée par un entonnoir cilié, le **néphrostome**, ouvert dans la cavité cœlomique. L'entonnoir se prolonge par un conduit plus ou moins long, le **cœlomoducte**, qui débouche à l'extérieur par un pore néphridien. Les cellules libèrent leurs déchets métaboliques dans le cœlome et ces derniers sont évacués à l'extérieur par les métanéphridies.

Les brachiopodes sont gonochoriques, les gonades se développent dans l'épithélium cœlomique. Les gamètes tombent dans le cœlome et sortent par les métanéphridies. La fécondation a lieu dans l'eau de mer.

Cœlome non métamérisé réduit, cas des mollusques

Les **mollusques** doivent leur nom à un corps mou, non métamérisé, généralement protégé par une coquille calcaire. Ils renferment des espèces de très grande taille comme les calmars géants. On dénombre environ 70 000 espèces différentes de mollusques, c'est le deuxième groupe zoologique, juste après les arthropodes.

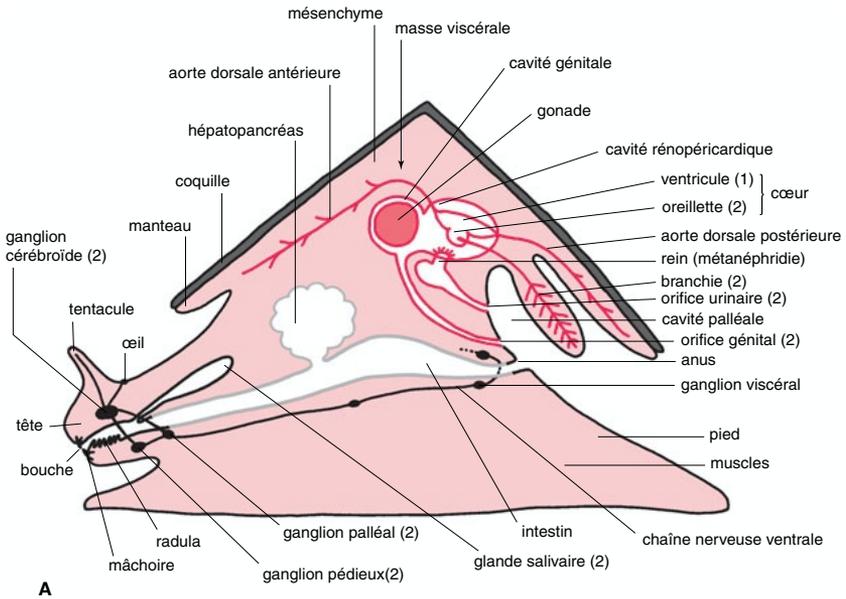
Bien que relativement homogènes sur le plan de l'anatomie interne, les mollusques présentent une grande hétérogénéité sur le plan de leur morphologie externe. Il n'est donc pas possible de choisir une espèce comme exemple pour décrire tous les caractères du groupe. Ces derniers sont généralement décrits sur un mollusque-type, totalement imaginaire, mais qui présente, à lui seul, toutes les caractéristiques du groupe.

Caractères généraux des mollusques (fig. 4.2.A et B)

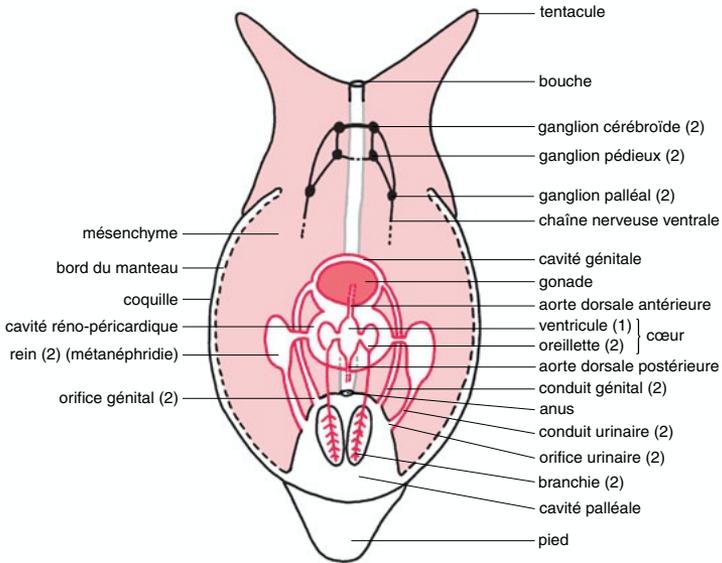
Morphologie externe

Les mollusques présentent une symétrie bilatérale. Le corps est divisé en 3 régions principales :

- la tête qui porte la bouche et les organes sensoriels (yeux, tentacules) ;



A



B

Figure 4.2 Organisation des mollusques (1).

A : coupe sagittale d'un mollusque-type. **B** : coupe frontale d'un mollusque-type.

- le pied, ventral, qui est une masse musculieuse locomotrice ;
- la masse viscérale dorsale qui contient l'essentiel des organes internes.

Le tégument dorsal forme un repli : le manteau dont le bord sécrète la coquille. Le manteau délimite une cavité tout autour du corps : la **cavité palléale**. Cette dernière est particulièrement développée à la partie postérieure du corps où elle abrite une paire de branchies. C'est là que s'ouvrent l'anus, les conduits urinaires et les conduits génitaux.

Appareil digestif et nutrition

Le tube digestif est formé de 2 parties : le stomodéum et l'entéron. Le proctodéum n'existe pas chez la plupart des mollusques.

Le stomodéum forme le bulbe buccal qui contient la **radula**, sorte de langue musculieuse garnie de petites dents chitineuses qui fonctionnent comme une râpe. Beaucoup d'espèces (notamment les espèces carnivores) possèdent, en plus de la radula, 2 mâchoires chitineuses.

Le tube digestif présente 2 types de glandes annexes :

- les glandes salivaires, d'origine ectodermique, sécrètent du mucus et des enzymes et débouchent au niveau du bulbe buccal ;
- l'**hépatopancréas** très volumineux et très contourné, d'origine endodermique, sécrète également des enzymes et accumule des réserves.

Cœlome

Les parois cœlomiques prolifèrent et produisent un mésenchyme qui remplit les espaces situés entre les organes. Le cœlome est réduit à 2 cavités qui communiquent souvent entre elles : la cavité génitale (autour des gonades) et la cavité rénopéricardique (autour des reins et du cœur).

Respiration

Les mollusques aquatiques respirent à l'aide de branchies situées dans la cavité palléale. Chez les formes terrestres, les branchies régressent, la cavité palléale, richement irriguée et dont l'ouverture se réduit à un orifice, le **pneumostome**, joue le rôle de **poumon**.

Circulation

L'appareil circulatoire est de type ouvert. Les vaisseaux ne sont pas continus et ne communiquent pas toujours par des capillaires, ils sont ouverts dans le mésenchyme.

Le sang, appelé souvent **hémolymphe** dans les systèmes ouverts, circule dans le mésenchyme dans un système de cavités ou lacunes. Il est mis en mouvement par un cœur formé de 2 **oreillettes** et d'un

ventricule. Le sang contient un pigment respiratoire dissous, légèrement bleuté : l'hémocyanine. Il est oxygéné au niveau des branchies ou des poumons, il passe ensuite dans les oreillettes, puis dans le ventricule qui l'envoie dans 2 **aortes dorsales**, une antérieure et une postérieure, ouvertes dans le mésenchyme.

Excrétion

Le système excréteur est formé par une paire de métanéphridies, nommées aussi reins, ouvertes dans la cavité rénopéricardique et dont les canaux débouchent dans la cavité palléale.

Locomotion

Elle est généralement assurée par le pied.

Fonctions de relation

Le système nerveux est particulièrement typique et caractéristique. Il comprend 3 paires de ganglions qui sont reliés entre eux par des connectifs pour former un triangle de chaque côté de l'œsophage :

- une paire de ganglions cérébroïdes au-dessus de l'œsophage (réunis par une courte commissure et qui émettent des nerfs sensoriels) ;
- une paire de **ganglions pédieux** sous l'œsophage (réunis également par une commissure et qui innervent le pied) ;
- une paire de **ganglions pleuraux** ou palléaux, plus latéraux, qui donnent des nerfs allant aux côtés du corps et au manteau.

Des ganglions palléaux partent 2 longs connectifs qui se réunissent au niveau de l'anus : c'est la chaîne nerveuse ventrale. Elle porte un nombre variable de ganglions viscéraux.

Les mollusques possèdent des organes sensoriels très variés, beaucoup d'espèces possèdent des yeux (*fig. 4.5.A et B*).

Reproduction

Les mollusques sont incapables de se multiplier de façon asexuée. La reproduction sexuée est très variée. La plupart des espèces sont gonochoriques, mais certains groupes sont hermaphrodites (les gastéropodes en particulier).

Les principaux types de mollusques

Les gastéropodes

Ils ressemblent beaucoup au mollusque-type (coquille à une valve), mais ils ont tous perdu la symétrie bilatérale interne et même parfois externe lorsque leur coquille est spiralée.

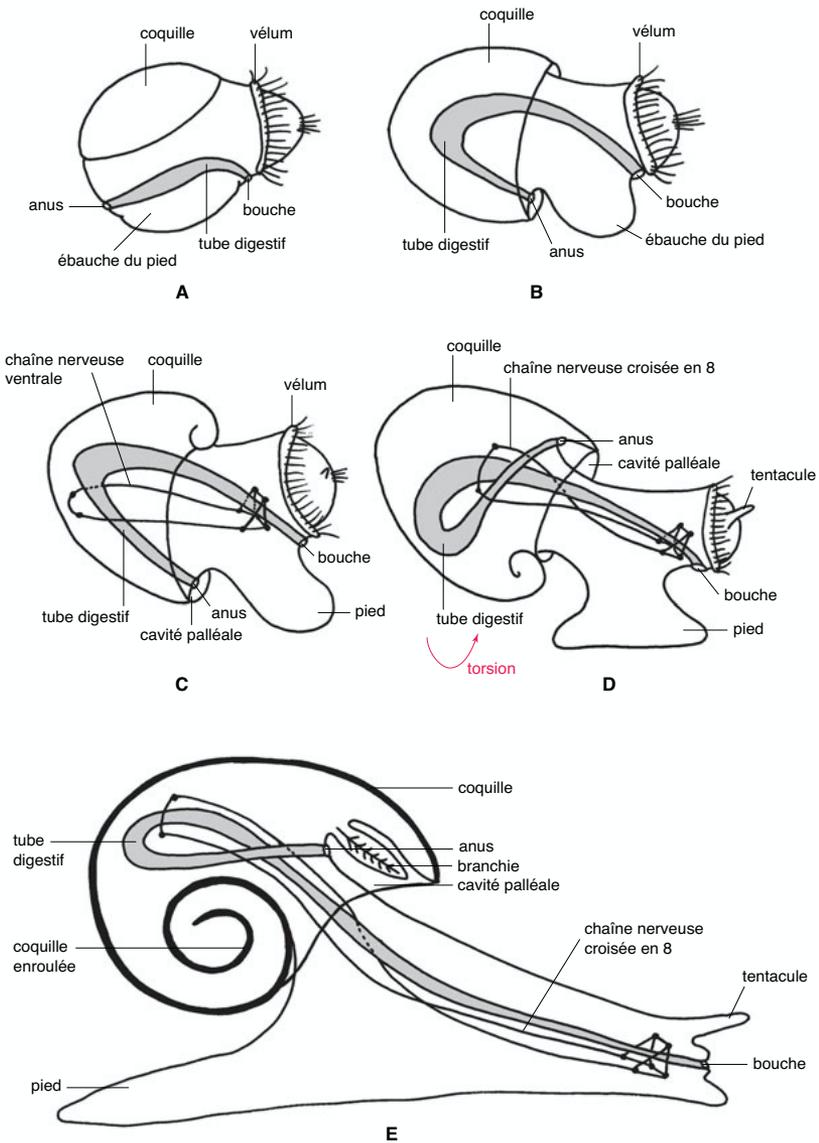


Figure 4.3 Organisation des mollusques (2), différents stades du développement de la larve des gastéropodes.

A : jeune larve véligère. **B** : début de la flexion endogastrique. **C** : fin de la flexion endogastrique. **D** : torsion. **E** : adulte après torsion et enroulement spiral.

La perte de la symétrie bilatérale est due à 3 phénomènes qui se produisent au cours du développement de la larve :

- La **flexion endogastrique** est un mouvement progressif (*fig. 4.3.A, B, C*). Il s'agit d'une courbure du corps qui rapproche l'anus de la bouche. Elle provoque une augmentation de la hauteur de la masse viscérale et le déplacement de la cavité palléale qui devient antérieure (elle s'ouvre toujours du côté ventral).
- La **torsion** se produit à un moment précis du développement, elle est très rapide. Il s'agit d'une rotation de 180°, en sens inverse des aiguilles d'une montre, de la masse viscérale et du manteau par rapport à la tête et au pied (*fig. 4.3.D*). Cette torsion déplace la cavité palléale vers le côté dorsal ; les branchies, l'anus, les orifices génitaux et urinaires se retrouvent au-dessus de la tête. Les organes pairs primitivement droits deviennent gauches et vice versa. La torsion entraîne souvent l'atrophie des organes primitivement à gauche (en particulier l'oreillette et la branchie gauches). La torsion provoque aussi le croisement en 8 de la chaîne nerveuse.
- L'enroulement spiral de la masse viscérale (*fig. 4.3.E*) se produit à peu près en même temps que la torsion, mais c'est un phénomène indépendant qui est simplement lié à l'augmentation de hauteur de la masse viscérale. L'enroulement est soit dextre, soit sénestre. Il est visible au niveau de la coquille.

Les bivalves ou lamelibranches (fig. 4.4)

Extérieurement ils sont différents du mollusque-type, mais ce n'est pas le cas au niveau interne. Ils ont conservé la symétrie bilatérale car ils ne subissent ni torsion, ni flexion endogastrique.

La tête est réduite à la bouche entourée de palpes labiaux (pas de bulbe buccal ni de radula). Cette réduction de la tête entraîne la disparition du triangle nerveux (fusion des ganglions cérébroïdes et des ganglions palléaux, coalescence des connectifs cérébro-pédiéux et palléo-pédiéux). La tête des bivalves ne porte pas d'yeux, mais chez certaines espèces comme le pecten (ou coquille saint Jacques), des yeux se développent sur le bord du manteau (*fig. 4.5.A*).

La masse viscérale et le pied sont aplatis latéralement.

Le manteau, très développé, sécrète une coquille à 2 valves (une droite et une gauche) reliées par un ligament élastique. La coquille peut s'ouvrir et se fermer grâce à un ou 2 muscles adducteurs. La cavité palléale est très vaste, elle renferme 2 branchies hypertrophiées formées de lamelles ciliées. Ces branchies servent à la fois à la respiration et à l'apport des particules alimentaires car ce sont des animaux microphages.

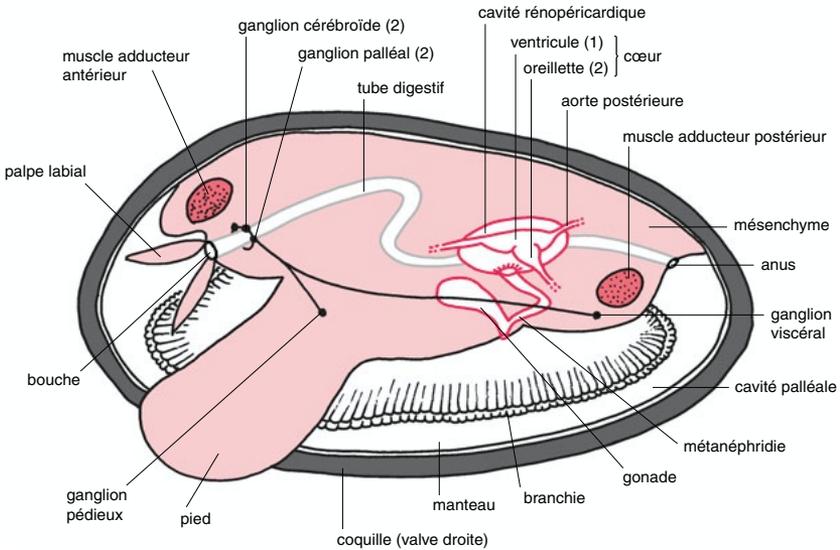


Figure 4.4 Organisation des mollusques (3). Anatomie interne d'un bivalve.



Ne pas confondre les brachiopodes avec des bivalves. Les brachiopodes (*fig. 4.1.B*) possèdent eux aussi une coquille à 2 valves, mais elle est constituée d'une valve dorsale et d'une valve ventrale, alors que les bivalves ont une valve droite et une valve gauche. Le crochet de la coquille des brachiopodes est percé d'un orifice par lequel sort un pédoncule de fixation.

Les céphalopodes (*fig. 4.5.C*)

Ils ont également conservé la symétrie bilatérale. En effet au cours de leur développement, ils subissent une flexion endogastrique, mais pas de torsion, ni d'enroulement de la masse viscérale. Les 3 parties du corps sont bien développées.

La tête présente un bulbe buccal avec une radula et 2 mâchoires qui forment le **bec de perroquet**. Les ganglions cérébroïdes, pédieux et palléo-viscéraux sont regroupés et enfermés dans une capsule cartilagineuse qui est l'équivalent physiologique du crâne des vertébrés. Les yeux (*fig. 4.5.B*) sont très perfectionnés (ils sont pourvus de paupières, d'une cornée, d'un iris, d'un cristallin et d'une rétine comme les yeux des vertébrés, mais la vision est directe, c'est-à-dire que la lumière arrive directement sur la rétine).

Le pied se déplace vers l'avant au cours du développement si bien qu'il entoure la tête en formant une couronne de tentacules (ce qui leur a valu le nom de céphalopodes = pied sur la tête). Le pied forme aussi l'**entonnoir** situé à l'entrée de la cavité palléale.

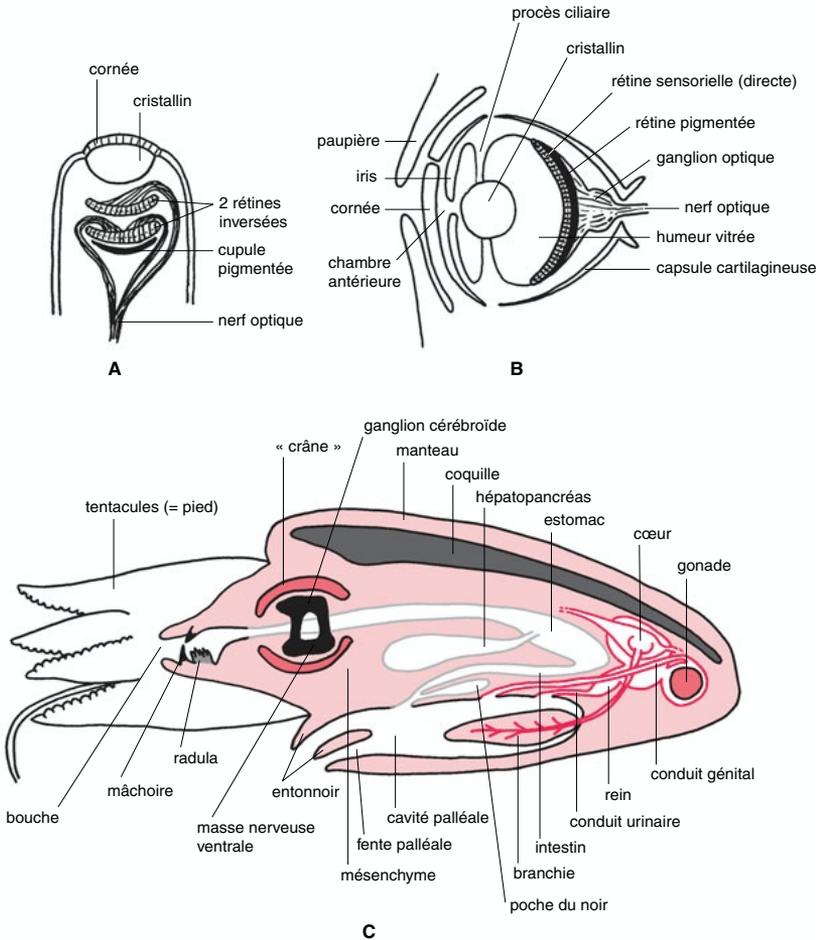


Figure 4.5 Organisation des mollusques (4).

A : structure de l'œil palléal d'un pecten (coquille Saint Jacques). **B :** structure de l'œil d'un céphalopode. **C :** organisation interne d'un céphalopode.

La masse viscérale est très haute car la flexion endogastrique est très marquée. La cavité palléale est donc ventrale et ouverte à l'avant par la fente palléale. Elle contient les branchies, l'anus, les orifices urinaires et génitaux. L'eau qui baigne les branchies entre par la fente palléale et sort par l'entonnoir. Les parois de la cavité palléale sont très musclées. Lorsqu'elles se contractent, elles chassent l'eau qui sort avec force par l'entonnoir, l'animal est alors propulsé vers l'arrière par réaction.

Une glande spéciale, la **poche du noir**, débouche dans le rectum. Elle sécrète l'encre qui sort par l'entonnoir et forme un nuage noir qui permet à l'animal d'échapper à ses prédateurs (l'encre de la seiche était utilisée pour la fabrication de l'encre de chine).

La coquille est recouverte par le manteau et devient interne (sauf chez quelques espèces comme le nautilus). Elle a tendance à régresser (os de seiche, plume du calmar) et même à disparaître (pas de coquille chez la pieuvre). L'appareil circulatoire est presque entièrement clos.

4.2 LES PROTOSTOMIENS À CÉLOME MÉTAMÉRISÉ, CAS DES ANNÉLIDES

Le corps des **annélides** (vers annelés) est formé de segments successifs dans lesquels il y a répétition de la plupart des structures internes : cavités cœlomiques, muscles, ganglions nerveux, vaisseaux sanguins, néphridies. Les segments qui contiennent une ou deux cavités cœlomiques sont nommés **métamères**, les annélides sont donc métamérisés. On connaît actuellement environ 12 000 espèces d'annélides.

Les annélides polychètes (exemple : *Nereis*)

Morphologie externe

Nereis est un ver marin d'environ 10 cm de longueur, son corps est divisé en 3 parties (fig. 4.6.A) :

- la tête (fig. 4.6.C) est formée de 2 segments, le **prostomium** dépourvu de cavité cœlomique et le **péristomium**. Ce dernier porte la bouche sur la face ventrale et contient une paire de cavités cœlomiques. La tête porte de nombreux organes sensoriels : 2 paires d'yeux à vision directe (fig. 4.6.B), 2 antennes, 2 palpes et 2 organes nucaux (fossettes ciliées à rôle olfactif) sur le prostomium, 4 paires de cirres tentaculaires sur le péristomium ;
- le **soma**, formé d'un nombre variable de métamères contenant chacun une paire de cavités cœlomiques. Chaque métamère est pourvu d'organes locomoteurs, les **parapodes** (presque des pattes). Les parapodes (fig. 4.7.B) sont garnis de soies, baguettes rigides constituées de chitine (ce sont des structures très différentes des cils). Ces soies sont nombreuses, ce qui a donné leur nom aux polychètes (beaucoup de soies).
- le **pygidium**, dernier segment du corps, dépourvu de cavité cœlomique, il porte l'anus et des organes sensoriels, les cirres pygidiaux.

Anatomie interne et fonctions vitales

Tube digestif et nutrition

Le tube digestif (fig. 4.6.A) est simple, rectiligne de la bouche à l'anus. Il est formé de 3 parties : le stomodéum, l'entéron et le proctodéum.

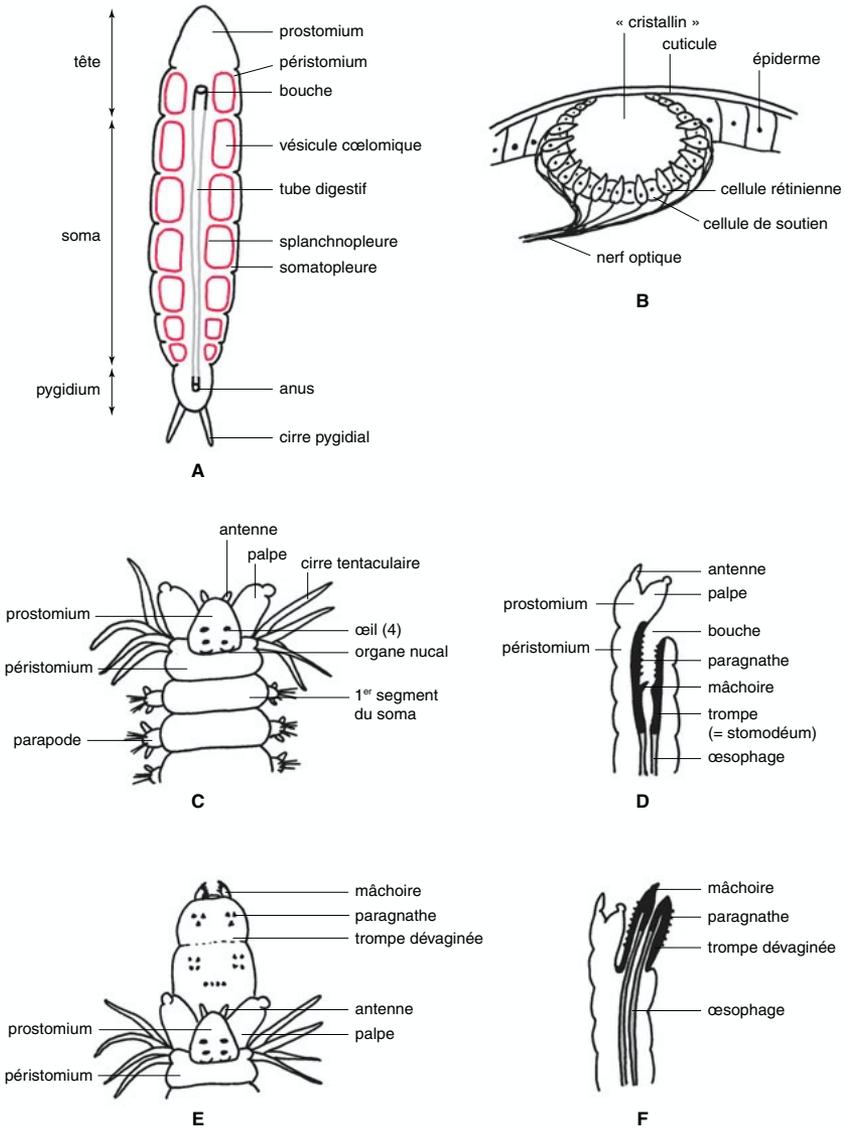


Figure 4.6 Organisation des annélides polychètes (1).

A : coupe frontale. **B** : œil de *Nereis*. **C** et **D** : aspect de la tête de *Nereis* lorsque la trompe est rétractée. **C** : vue dorsale, **D** : coupe sagittale. **E** et **F** : tête de *Nereis* avec la trompe dévaginée, **E** : vue dorsale, **F** : coupe sagittale.

Nereis est une espèce prédatrice dont le stomodéum forme une trompe musculieuse dévaginable (fig. 4.6.D, E, F), munie de 2 mâchoires chitineuses et de denticules chitineux, les **paragnathes** (presque des mâchoires). Les mâchoires permettent la capture des proies, tandis que les paragnathes les écrasent lors de leur ingestion.

Cœlome

L'ensemble des cavités cœlomiques est rempli du liquide cœlomique. Il constitue une sorte de squelette hydrostatique qui maintient la forme du corps et qui permet la coordination des mouvements lors des contractions musculaires.

Dans chaque segment les 2 cavités cœlomiques sont séparées longitudinalement par une cloison nommée **mésentère** qui entoure l'entéron (fig. 4.7.B). Entre chaque segment les épithéliums cœlomiques accolés forment également des cloisons nommées **dissépiments** (fig. 4.7.A).

Circulation

Nereis possède un appareil circulatoire clos. Le sang circule dans des vaisseaux qui communiquent entre eux par des capillaires. Il contient des pigments respiratoires (hémoglobine ou autres) dissous dans le plasma. Il circule de l'arrière vers l'avant dans un vaisseau longitudinal dorsal contractile et de l'avant vers l'arrière dans un vaisseau longitudinal ventral. Ces vaisseaux communiquent à l'avant et à l'arrière de l'animal, ainsi qu'au niveau de chaque segment grâce à des vaisseaux latéraux qui se ramifient dans les parapodes.

Respiration

La respiration est cutanée, elle s'effectue au travers de l'épiderme. Ce dernier est recouvert d'une mince cuticule qui n'empêche pas les échanges gazeux. L'oxygénation se fait surtout au niveau des parapodes qui sont richement irrigués et dont les mouvements renouvellent l'eau à la surface de l'épiderme. Certaines espèces de polychètes possèdent des branchies.

Excrétion

L'appareil excréteur est formé de néphridies à disposition métamérique. Chez les larves, il s'agit de protonéphridies, mais chez les adultes l'excrétion est assurée par des métanéphridies (fig. 4.7.A). Pour chaque métanéphridie, le néphrostome s'ouvre dans la cavité cœlomique d'un segment tandis que le cœlomoducte débouche à l'extérieur dans le segment suivant.

Locomotion

Elle est assurée par les parapodes et leurs soies qui permettent à l'animal de ramper ou de nager. La musculature est très développée.

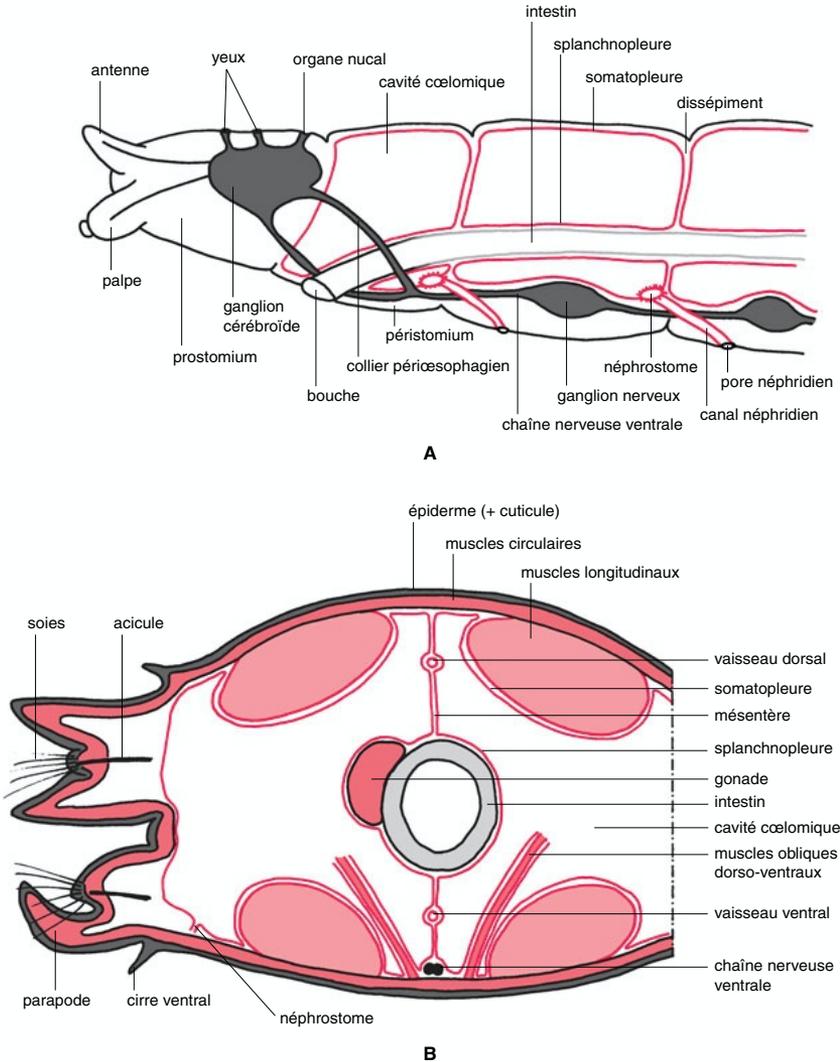


Figure 4.7 Organisation des annélides polychètes (2).

A : coupe sagittale de la région antérieure de *Nereis*. **B :** coupe transversale d'un segment du soma de *Nereis*.

Sous l'épiderme on trouve une couche de muscles circulaires, puis des muscles longitudinaux répartis en 4 champs puis des muscles obliques dorso-ventraux qui traversent la cavité coelomique. Les parapodes sont mis en mouvement grâce à des baguettes chitineuses, les **acicules** sur lesquels s'insèrent des muscles obliques.

Fonctions de relation

Le système nerveux comporte 2 ganglions cérébroïdes (ou cerveau) situés dans le prostomium, un collier périœsophagien et une chaîne nerveuse ventrale. Cette dernière est formée de 2 cordons nerveux plus ou moins soudés avec une paire de ganglions par segment.

Reproduction

Les annélides polychètes sont gonochoriques. Les gonades se développent dans la splanchnopleure, au niveau de l'intestin (*fig. 4.7.B*). Elles n'ont qu'une existence temporaire. Les produits génitaux s'accumulent dans le cœlome. Selon les espèces, ils sortent soit par les néphridies, soit par rupture de la paroi du corps.

Au moment de la reproduction sexuée, de nombreuses annélides polychètes subissent une véritable « métamorphose » nommée **épiquoie** (ou épigamie). Il y a modification de la morphologie de certains parapodes et des organes sensoriels, diminution du tube digestif et modification de la musculature. Elles deviennent pélagiques, essaient en grand nombre et émettent leurs produits génitaux dans la mer. La fécondation s'effectue dans l'eau de mer.

Quelques espèces d'annélides polychètes (*Nereis* n'en fait pas partie) sont capables de se reproduire de façon asexuée par scissiparité ou par bourgeonnement.

Beaucoup d'annélides polychètes sont capables de régénérer, mais le pouvoir de régénération est très variable selon les espèces.

Les oligochètes

Les **oligochètes** (soies peu nombreuses) renferment des espèces aquatiques (essentiellement d'eau douce, mais il existe quelques espèces marines) et des espèces terrestres. Le représentant le plus connu est le lombric ou ver de terre.

Les différences entre un lombric et *Nereis* sont les suivantes :

- Le prostomium (*fig. 4.8.A*) est réduit, sans yeux, ni organes sensoriels. Ces derniers sont réduits à des plages de cellules neurosensorielles réparties régulièrement dans l'épiderme (*fig. 4.8.B*).
- Les segments du corps ne possèdent pas de parapodes, ils portent des soies réduites en taille et en nombre (*fig. 4.8.C*). Ces soies sont regroupées en 4 zones d'insertion par segment.
- Les dissépiments existent encore, mais il n'y a plus de mésentère. Il n'y a donc qu'une seule cavité cœlomique par segment, mais le cœlome reste métamérisé.
- Le tube digestif présente un repli médio-dorsal, le **typhlosole** qui augmente la surface d'absorption (*fig. 4.8.C*).

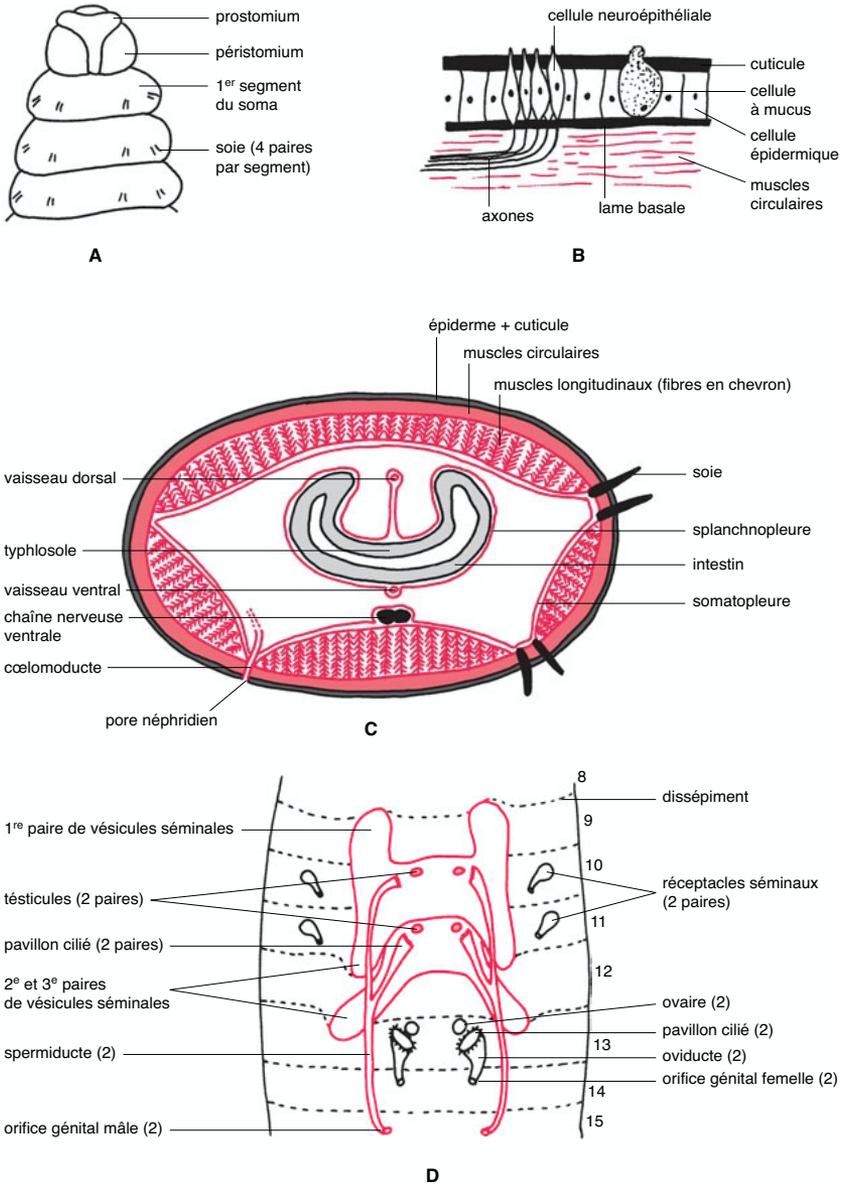


Figure 4.8 Organisation d'un lombric (annélide oligochète).

A : région antérieure en vue dorsale. **B** : épiderme avec cellules neuroépithéliales. **C** : coupe transversale d'un métamère. **D** : appareil génital hermaphrodite (8, 9...15 : 8^e, 9^e... 15^e métamère).

- Ce sont des animaux hermaphrodites. Les gonades se développent dans la paroi cœlomique, à l'avant du corps. L'appareil génital (*fig. 4.8.D*) présente quelques particularités : la maturation des spermatozoïdes s'effectue dans 3 paires de vésicules séminales. Au moment de l'accouplement, les spermatozoïdes sont captés par 2 paires de pavillons ciliés avant d'être émis par les orifices génitaux mâles. De même, les ovocytes mûrs tombent dans la cavité cœlomique et sont captés par 2 pavillons ciliés avant d'être émis par les 2 orifices femelles. L'accouplement est réciproque : les vers s'accrochent tête-bêche, par leur face ventrale, chacun sécrète un manchon de mucus autour de l'autre, au niveau de ses réceptacles séminaux. Le sperme passe de l'orifice mâle de l'un dans les réceptacles séminaux de l'autre. Les vers se séparent, puis chacun pond ses œufs et les féconde en sortant à reculons du manchon de mucus. Ce dernier durcit et protège les œufs pendant leur développement.

Les achètes ou sangsues ou hirudinées

Les sangsues sont aquatiques, soit marines, soit d'eau douce, ou terrestres. Leurs principales caractéristiques sont les suivantes :

- Elles ne possèdent pas de parapodes ni de soies (achètes = sans soies).
- La segmentation externe ne correspond pas à la métamérie interne (*fig. 4.9.A*).
- Elles possèdent des ventouses, en général une antérieure (*fig. 4.9.B*) et une postérieure. En effet ce sont des animaux prédateurs ou parasites, beaucoup sont hémaphages (se nourrissent de sang).
- Elles n'ont pas de mésentère, ni de dissépiments, en effet, comme chez les mollusques, leur cavité cœlomique est remplie par un mésenchyme qui se met en place au cours du développement embryonnaire, par prolifération de l'épithélium cœlomique (*fig. 4.9.C*). La cavité cœlomique subsiste seulement au niveau d'un sinus dorsal et d'un sinus ventral longitudinaux ainsi qu'au niveau des organes génitaux (sinus testiculaires et ovariens).
- Ce sont des animaux hermaphrodites. L'appareil mâle (*fig. 4.9.D*) est formé de 9 paires de testicules. Chaque testicule est suivi par un canal déférent court qui aboutit dans un spermiducte longitudinal. Les deux spermiductes remontent vers l'avant, se pelotonnent pour former un épидидyme, puis se réunissent en un canal éjaculateur impair terminé par un pénis qui peut se dévagner par l'orifice mâle. Lors de leur émission, les spermatozoïdes sont regroupés en un spermatophore entouré d'une coque chitineuse sécrétée par la prostate. L'appareil femelle est formé de 2 ovaires suivis par 2 oviductes

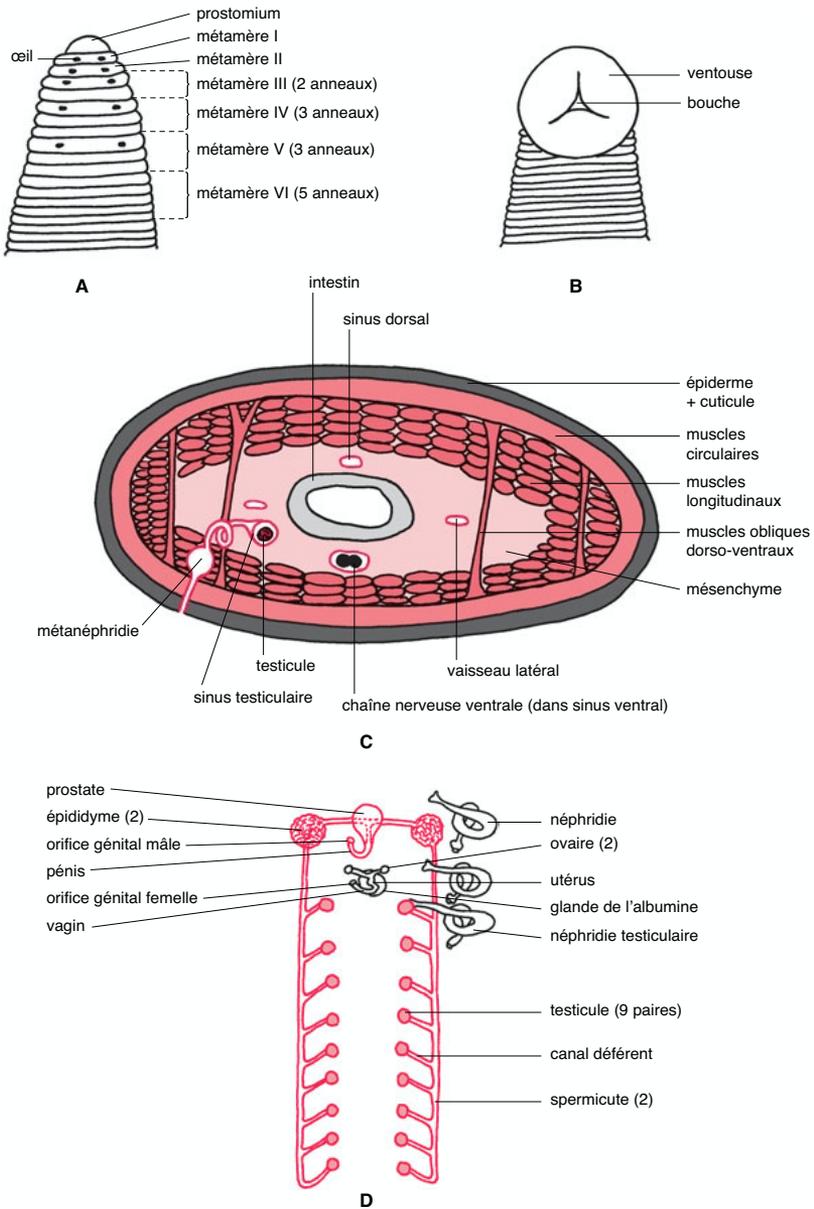


Figure 4.9 Organisation d'une sangsue (annélide achète).

A : région antérieure en vue dorsale. **B** : région antérieure en vue ventrale. **C** : coupe transversale. **D** : appareil génital hermaphrodite.

qui se réunissent en un utérus coudé entouré par la glande de l'albumine. L'utérus se poursuit par un vagin qui s'ouvre par l'orifice femelle. Il y a accouplement réciproque

4.3 LES PROTOSTOMIENS DONT LE CŒLOME FUSIONNE AVEC LE BLASTOCŒLE

Cette organisation est caractéristique du premier groupe animal par le nombre des espèces, les **arthropodes**. En effet on connaît actuellement plus d'un million d'espèces d'arthropodes (soit 85 % de l'ensemble des espèces animales) et de nouvelles espèces sont découvertes chaque jour. Ils présentent une très grande biodiversité, mais ils possèdent un certain nombre de caractères communs.

Caractères généraux des arthropodes

Ce sont des protostomiens métamérisés qui diffèrent des annélides par 4 points importants.

La dissociation précoce des vésicules cœlomiques embryonnaires

Les vésicules cœlomiques métamérisées se forment dans l'embryon, mais leurs parois se dissocient très rapidement si bien que le cœlome et le blastocœle fusionnent. La cavité générale a donc une origine mixte, elle est nommée **hémocœle**. Les arthropodes sont formés de segments successifs bien visibles extérieurement mais leur cavité générale n'est pas métamérisée.

Présence d'une cuticule rigide formant un exosquelette

L'épiderme des arthropodes est recouvert d'une cuticule composée de chitine et de protéines caractéristiques, les arthropodines, qui peuvent devenir extrêmement dures. De plus, chez les crustacés la cuticule est souvent imprégnée de calcaire.

Le corps des arthropodes n'est pas entièrement recouvert de cuticule rigide, car dans ce cas aucun mouvement ne serait possible. Il existe des parties rigides, les **sclérites** et des zones de cuticule souple, les membranes articulaires. Chaque segment (*fig. 4.10.B*) est formé de 2 plaques rigides, une dorsale, le **tergite** et une ventrale, le **sternite**. Ces 2 plaques rigides sont reliées entre elles de chaque côté par des zones souples, les **pleures**. Sur les pleures on peut trouver des pièces rigides, les pleurites. Les sclérites des segments successifs sont reliés l'un à l'autre par des membranes articulaires, si bien qu'ils sont

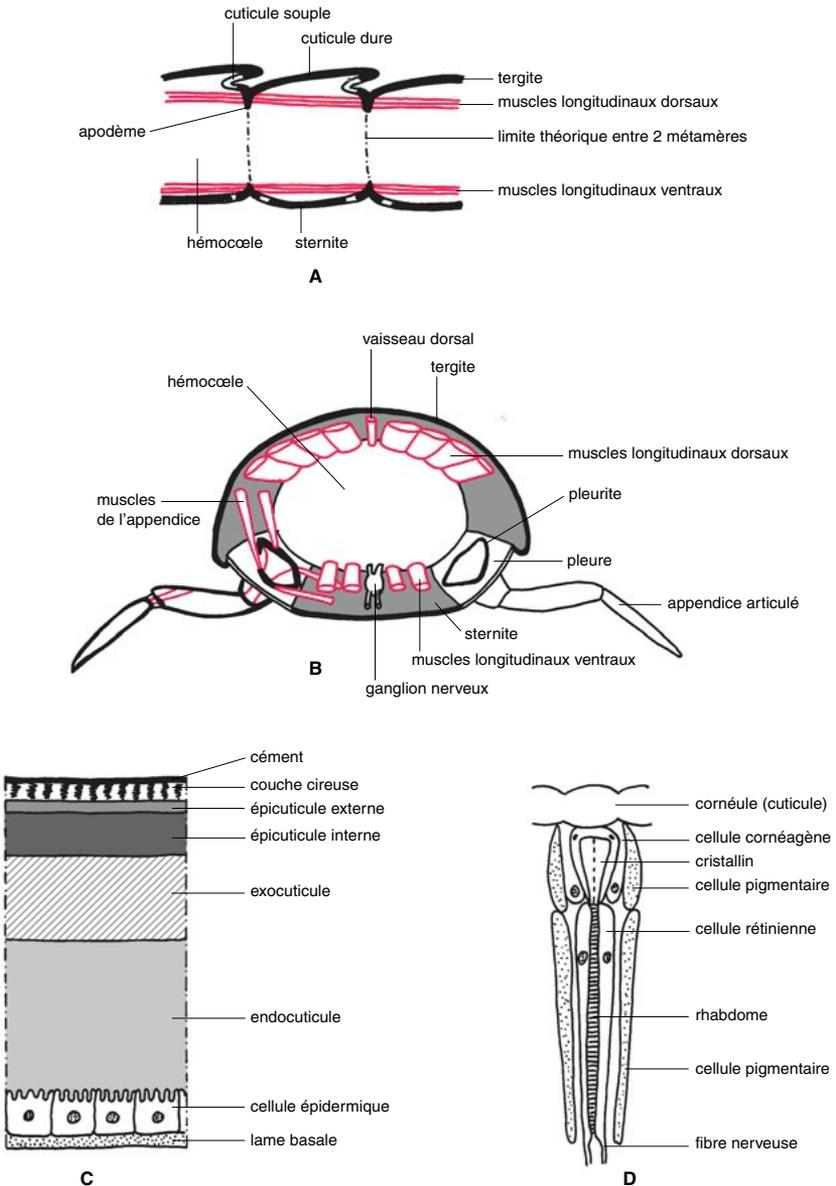


Figure 4.10 Organisation des arthropodes (1).

A : coupe sagittale. **B :** coupe transversale dans un segment du corps. **C :** épiderme et cuticule. **D :** structure d'une ommatidie (= facette d'œil composé).

mobiles les uns par rapport aux autres (*fig. 4.10.A*). Les mouvements sont permis par les **apodèmes**, invaginations épidermiques pourvues de cuticule sur laquelle s'insèrent les muscles.

La cuticule est formée de plusieurs couches (*fig. 4.10.C*). Les deux couches les plus externes, le **cément** et la couche cireuse, n'existent que chez les arthropodes terrestres. L'**épicuticule**, formée d'une couche externe et d'une couche interne, recouvre l'**exocuticule** très dure. L'**endocuticule**, plus souple, est en contact avec les cellules épidermiques.

Certaines zones sont dépourvues d'exocuticule : les zones d'articulation et les lignes d'**exuviation** qui permettent la mue de l'animal (*fig. 4.11.A*). En effet, la rigidité de la cuticule oblige les arthropodes à muer pour grandir.

La mue est sous contrôle hormonal. L'**hormone de mue** (sécritée par la glande de mue) agit directement sur les cellules épidermiques qui sécrètent alors, à leur apex, le liquide exuvial composé d'enzymes capables de digérer la cuticule (*fig. 4.11.B*).

Le liquide exuvial digère l'endocuticule, mais pas l'exocuticule, ni l'épicuticule. Dès que l'endocuticule est digérée, les cellules épidermiques sécrètent une nouvelle épicuticule à leur apex, puis une nouvelle exocuticule qui se dépose en dessous de l'épicuticule.

Au niveau de l'ancienne cuticule, la zone d'exuviation est devenue très mince, puisqu'elle est réduite à l'épicuticule. L'animal avale alors une grande quantité d'air (ou d'eau s'il est aquatique), ce qui augmente la pression interne et provoque la rupture de l'épicuticule au niveau de la ligne d'exuviation (*fig. 4.11.C*).

La larve sort de son ancienne cuticule (ou exuvie) par cette fente nommée fente exuviale. Au moment de la sortie de la larve (phénomène nommé **émergence**) la nouvelle cuticule est encore souple, ce qui permet à l'animal de grandir.

Lorsque la croissance est terminée, l'exocuticule durcit, puis les cellules épidermiques sécrètent l'endocuticule qui se dépose en dessous de l'exocuticule (*fig. 4.11.D*). Le cément et la couche cireuse, s'ils existent, se déposent à la surface de la nouvelle cuticule grâce à de petits canaux qui la traversent.

Présence d'appendices segmentaires articulés

C'est une conséquence de la présence d'une cuticule rigide. Les appendices segmentaires ne sont pas souples comme les parapodes des annélides, ils sont formés d'articles durs reliés par des membranes articulaires qui permettent les mouvements. Ces appendices articulés constituent la caractéristique principale des arthropodes puisque ce nom signifie « pied articulé ».

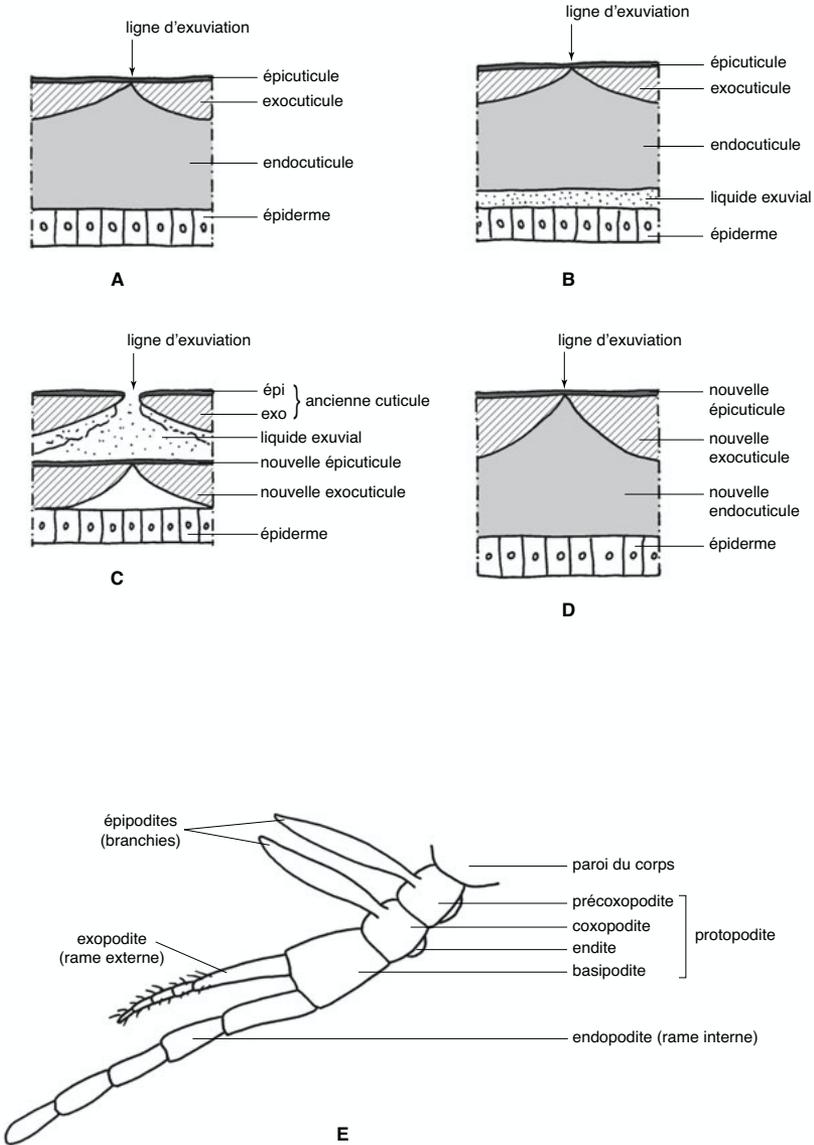


Figure 4.11 Organisation des arthropodes (2).

A, B, C et D : différentes étapes de la mue observées au niveau d'une ligne d'exuviation. **A :** avant la mue. **B :** sécrétion du liquide exuvial. **C :** digestion de l'endocuticule, sécrétion d'une nouvelle cuticule (épi- et exocuticule) et rupture de la ligne d'exuviation. **D :** sécrétion de la nouvelle endocuticule (après exuviation). **E :** appendice biramé d'un crustacé.

Les appendices des arthropodes sont soit biramés, soit uniramés. Les appendices biramés (*fig. 4.11.E*) sont formés d'une base, le protopodite, qui articule l'appendice au corps et qui porte 2 rames : l'endopodite interne et l'exopodite externe. Les appendices uniramés n'ont pas d'exopodite.

Les appendices ont des formes et des fonctions très diverses : organes sensoriels (antennules, antennes, pédipalpes), pièces buccales (mandibules, maxillules, maxilles, pattes mâchoires, chélicères), pattes locomotrices, nageuses ou marcheuses. Ils peuvent servir à la respiration (ils portent alors des branchies à leur base) et à la reproduction.

Spécialisation des différentes régions du corps et de leurs appendices

Le premier segment du corps (équivalent du prostomium des annélides) est nommé **acron**, le dernier (équivalent du pygidium des annélides) est nommé **telson**. Au cours du développement les différents métamères du corps fusionnent plus ou moins et se spécialisent, ce qui entraîne une spécialisation des appendices. Le corps est ainsi partagé en 3 régions ou **tagmes** formées de plusieurs segments :

- la tête, composée de l'acron et des métamères suivants dont les appendices se spécialisent dans des fonctions sensorielles et nutritives ;
- le thorax dont les appendices se spécialisent dans la locomotion ;
- l'abdomen qui a une fonction soit uniquement viscérale, soit à la fois viscérale et locomotrice.

Les autres caractères des arthropodes

Le tube digestif

Il présente les 3 parties fondamentales : le stomodéum ou intestin antérieur ; l'entéron ou mésentéron ou intestin moyen ; le proctodéum ou intestin postérieur.

Le stomodéum est souvent différencié en plusieurs parties. Les insectes par exemple (*fig. 4.12.A*) possèdent en général un pharynx, un œsophage, un jabot qui permet le stockage de la nourriture ingérée et un gésier musculueux, garni de pièces chitineuses qui permettent le broyage des aliments.

L'entéron est court et la surface d'absorption est augmentée par la présence de **cæcums** digestifs ou d'un **hépatopancréas**.

L'appareil respiratoire

Mises à part les petites espèces qui ont une respiration cutanée les arthropodes aquatiques respirent grâce à des branchies situées à la base des appendices (*fig. 4.11.E*). Les arthropodes terrestres respirent soit à l'aide de poumons, soit à l'aide de trachées.

Les **poumons** sont des invaginations épidermiques à paroi amincies, bien irriguées par l'hémolymphe.

Les **trachées** (fig. 4.12.B) sont des invaginations ectodermiques qui forment des tubes maintenus ouverts par une spirale de cuticule. Les trachées communiquent avec l'extérieur par des orifices, les **stigmates** (le terme de stigmate peut également être utilisé pour désigner l'ouverture des poumons). Les trachées se ramifient dans tout le corps en diminuant progressivement de diamètre.

Les ramifications les plus fines sont nommées **trachéoles** (fig. 4.12.C). Elles entrent en contact avec la membrane plasmique de toutes les autres cellules du corps. Les trachées contiennent de l'air atmosphérique qui reste à l'état gazeux jusqu'au niveau des trachéoles. À l'extrémité des trachéoles se trouve un peu de liquide, le liquide trachéolaire, dans lequel le dioxygène se dissout avant de diffuser dans les cellules.



Les trachéoles apportent directement le dioxygène aux cellules consommatrices, le sang n'intervient pas dans ce mode de respiration.

L'appareil circulatoire (fig. 4.12.D)

C'est un système ouvert avec un vaisseau dorsal contractile nommé cœur. Le cœur est percé d'orifices, les **ostioles** par lesquels le sang ou **hémolymphe** est « aspiré » dans le cœur lors de la contraction des muscles aliformes. La contraction des **ventricules**, propulse le sang dans l'aorte antérieure qui s'ouvre dans la tête. Le sang circule ensuite entre les organes dans l'hémocœle et revient au cœur par les ostioles.

L'appareil excréteur

Les arthropodes aquatiques possèdent des organes segmentaires qui correspondent à des métanéphridies modifiées.

La plupart des arthropodes terrestres possèdent des **tubes de Malpighi** (fig. 4.12.A et F). Ce sont des tubes très fins qui baignent dans l'hémolymphe. Ils sont fermés du côté de l'hémolymphe et s'ouvrent dans le tube digestif, à la limite entre l'entéron et le proctodéum. Ils sont vraisemblablement d'origine endodermique.

Grâce à un transport actif d'ions positifs (en particulier de potassium), les cellules de l'épithélium créent un gradient osmotique entre l'hémolymphe et la lumière du tube. Les déchets solubles contenus dans l'hémolymphe passent alors, par transport passif, dans la lumière du tube, puis dans le proctodéum. Ils sont éliminés avec les excréments. Ce transport passif provoque l'élimination d'eau et de petites molécules nécessaires à l'organisme, mais ces substances sont réabsorbées en partie dans les tubes de Malpighi et surtout au niveau du proctodéum.

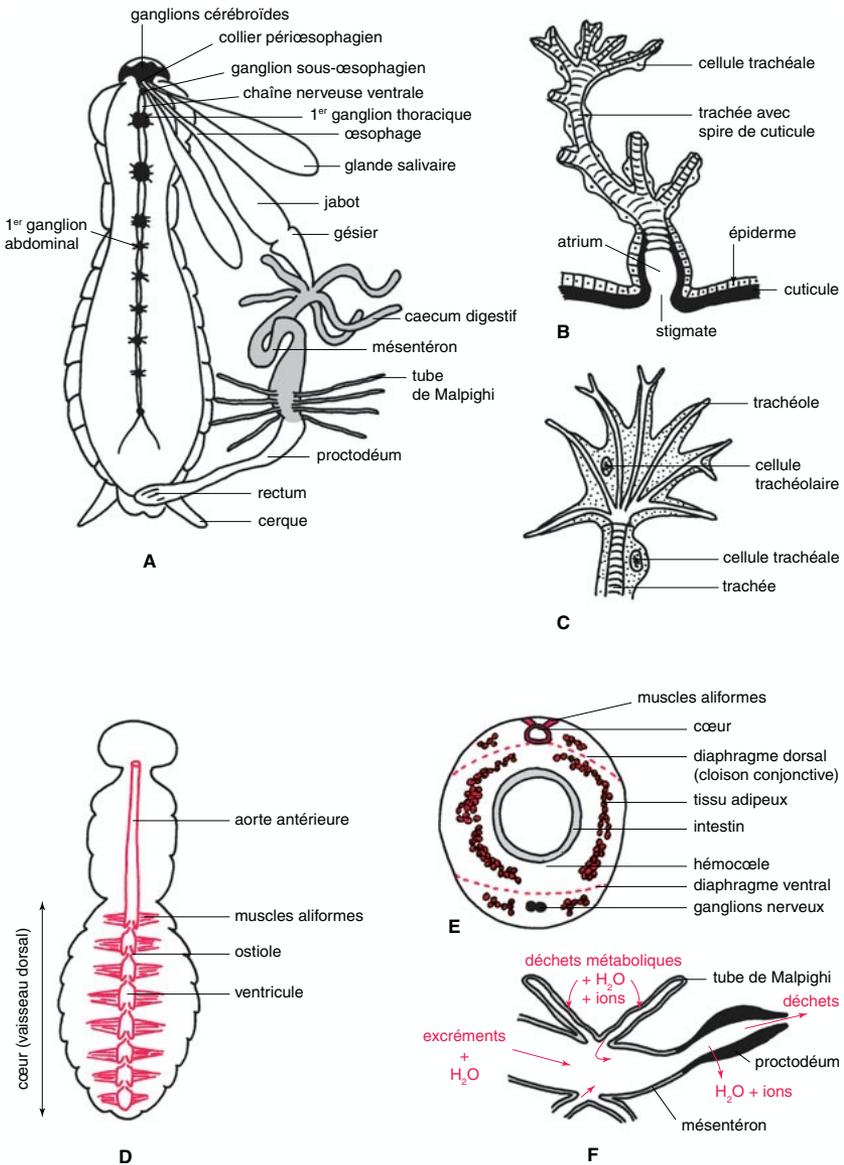


Figure 4.12 Organisation des arthropodes (3).

A : anatomie interne d'un insecte. **B :** structure d'une trachée. **C :** détail de l'extrémité d'une trachée. **D :** appareil circulatoire d'un insecte. **E :** coupe transversale dans l'abdomen d'un insecte. **F :** relations entre le tube digestif et les tubes de Malpighi.

Les déchets du métabolisme peuvent aussi s'accumuler dans diverses cellules, au niveau des branchies (glandes branchiales) chez les crustacés, au niveau de l'épiderme et au niveau du tissu adipeux chez les insectes. Le tissu adipeux est formé d'un amas de cellules d'origine mésodermique, les adipocytes qui baignent dans l'hémolymphe (*fig. 4.12.E*). Selon les cas, ces déchets peuvent être éliminés au moment des mues ou recyclés.

Le système nerveux et organes des sens

Le système nerveux est formé de 2 ganglions cérébroïdes (ou cerveau), d'un collier périœsophagien, d'un ganglion sous œsophagien et d'une chaîne nerveuse ventrale avec une paire de ganglions par segment (*fig. 4.12.A*). On observe souvent une tendance à la condensation du système nerveux. Les ganglions fusionnent plus ou moins, si bien que leur nombre diminue. Ainsi chez les insectes diptères (comme les mouches ou les moustiques) ou chez les crabes, la chaîne nerveuse ventrale est réduite à une masse ganglionnaire ventrale d'où partent tous les nerfs.

Les arthropodes possèdent des organes des sens très variés et caractéristiques car la cuticule y joue toujours un rôle important. Beaucoup d'entre eux possèdent des yeux à facettes composés de nombreux yeux simples juxtaposés, les **ommatidies** (*fig. 4.10.D*).

La reproduction

Beaucoup d'arthropodes sont gonochoriques, mais il existe des espèces hermaphrodites, notamment chez les crustacés. La reproduction par parthénogenèse se rencontre également dans certains groupes.

Le développement post-embryonnaire

Les œufs d'un grand nombre d'arthropodes donnent naissance à des larves différentes des adultes. Ces larves subissent de nombreuses mues et acquièrent progressivement la morphologie de l'adulte.

Les araignées et les scorpions

Ils sont caractérisés par la présence d'appendices préhensiles nommés **chélicères** (ce sont des chélicérates) et d'appendices sensoriels tactiles, les **pédipalpes**. Leur corps est divisé en 2 tagmes : le **prosoma** ou céphalothorax et l'**opisthosoma** ou abdomen. Le prosoma porte 4 paires de pattes locomotrices (uniramées). Ils vivent généralement en milieu terrestre.

Chez les araignées (*fig. 4.13.A*), les chélicères forment 2 crochets venimeux. L'opisthosoma porte les filières qui produisent la soie que l'araignée utilise pour tisser sa toile ou son cocon de ponte. Les

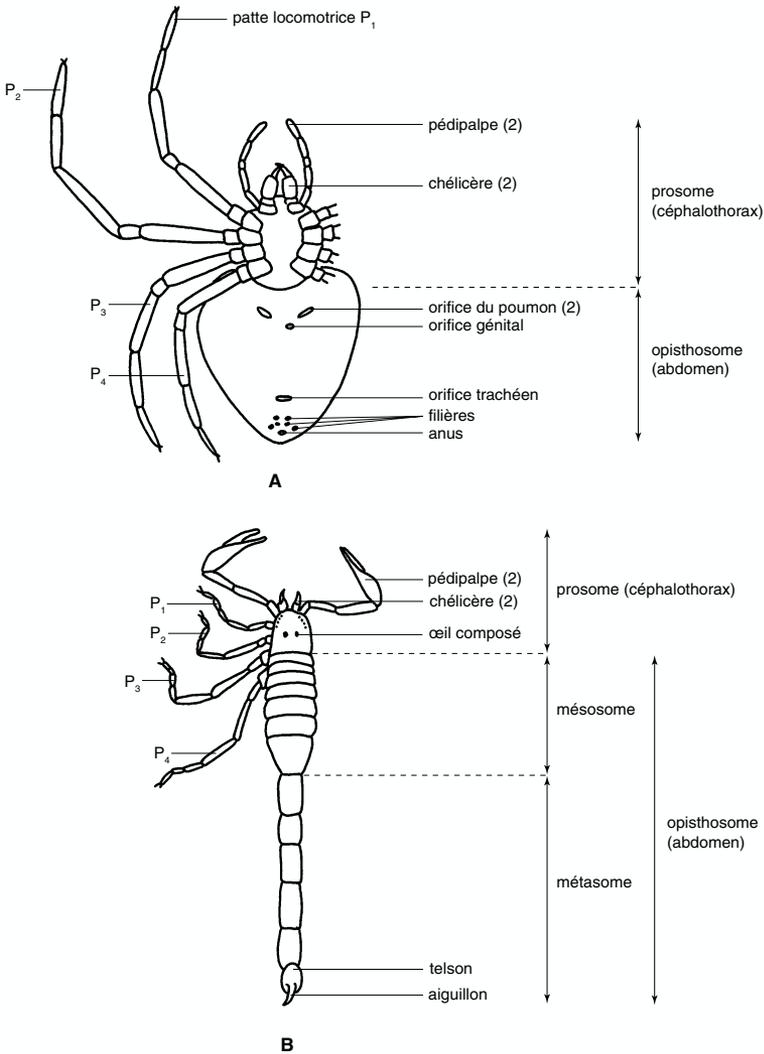


Figure 4.13 Organisation des chélicérates.

A : face ventrale d'une araignée. **B** : face dorsale d'un scorpion.

araignées capturent des proies vivantes qu'elles tuent à l'aide de leurs chélicères venimeux. Puis elles leur injectent de la salive qui digère leur contenu. Elles aspirent ensuite le liquide obtenu.

Chez les scorpions (*fig. 4.13.B*) l'abdomen est divisé en 2 : le pré-abdomen ou mésosome et le post-abdomen ou métasome (la « queue » du scorpion terminée par un dard venimeux).

Les myriapodes

Les **myriapodes** (pattes innombrables) sont nommés couramment mille-pattes (*fig. 4.14.A*). Ils possèdent une paire de mandibules et une paire d'antennes, ils sont donc mandibulés et antennés.

Leur corps est divisé en 2 tagmes : la tête et le tronc (le thorax et l'abdomen ne se différencient pas l'un de l'autre). Le tronc présente généralement un grand nombre de segments (de 11 à 181 selon les espèces). Chaque segment porte en principe une paire d'appendices locomoteurs uniramiés. Ils possèdent donc un grand nombre de paires de pattes (théoriquement jusqu'à 181 paires). Ce sont des arthropodes terrestres.

Les crustacés

Les crustacés sont aussi des mandibulés et des antennés, mais ils possèdent 2 paires d'antennes. Ils sont en général aquatiques (marins ou eau douce) et respirent à l'aide de branchies. Quelques espèces sont terrestres comme les cloportes. Ils présentent une grande diversité biologique, mais ont malgré tout des caractères communs :

- Ils ont une forme larvaire commune : la **larve nauplius** (*fig. 4.14.C*). C'est une larve qui possède un œil médian impair, l'œil nauplien.
- Leurs appendices sont le plus souvent biramiés.
- Le corps des adultes (*fig. 4.14.B*) est formé de 3 tagmes : la tête ou **céphalon**, le thorax ou **péréion** et l'abdomen ou **pléon**.
- La tête a toujours la même organisation. Elle porte 5 paires d'appendices : les antennules (A1), les antennes (A2), les mandibules (Md), les maxillules (Mx1) et les maxilles (Mx2). Les yeux sont en général bien développés, ce sont souvent des yeux composés, portés ou non par un pédoncule.
- Les autres tagmes sont beaucoup plus variés d'un groupe à l'autre. Souvent les premiers segments du péréion s'ajoutent à la tête, leurs appendices ont alors une fonction nourricière : ce sont des pattes-mâchoires ou maxillipèdes. Le péréion et le pléon portent des appendices nommés respectivement **péréiopodes** et **pléopodes**. Le pléon se termine par le telson qui forme souvent une nageoire caudale avec les 2 derniers pléopodes (nommés **uropodes**).

Les insectes

Les insectes sont également des mandibulés et des antennés, mais ils n'ont qu'une paire d'antennes. Ils ont 3 paires de pattes locomotrices (ce sont des **hexapodes**). Les insectes forment un groupe homogène qui à lui seul représente près de 88 % des espèces connues d'arthropodes, soit un peu moins de 74 % de l'ensemble des métazoaires.

Leur corps est divisé en 3 tagmes (*fig. 4.15.A*) : la tête, le thorax et l'abdomen.

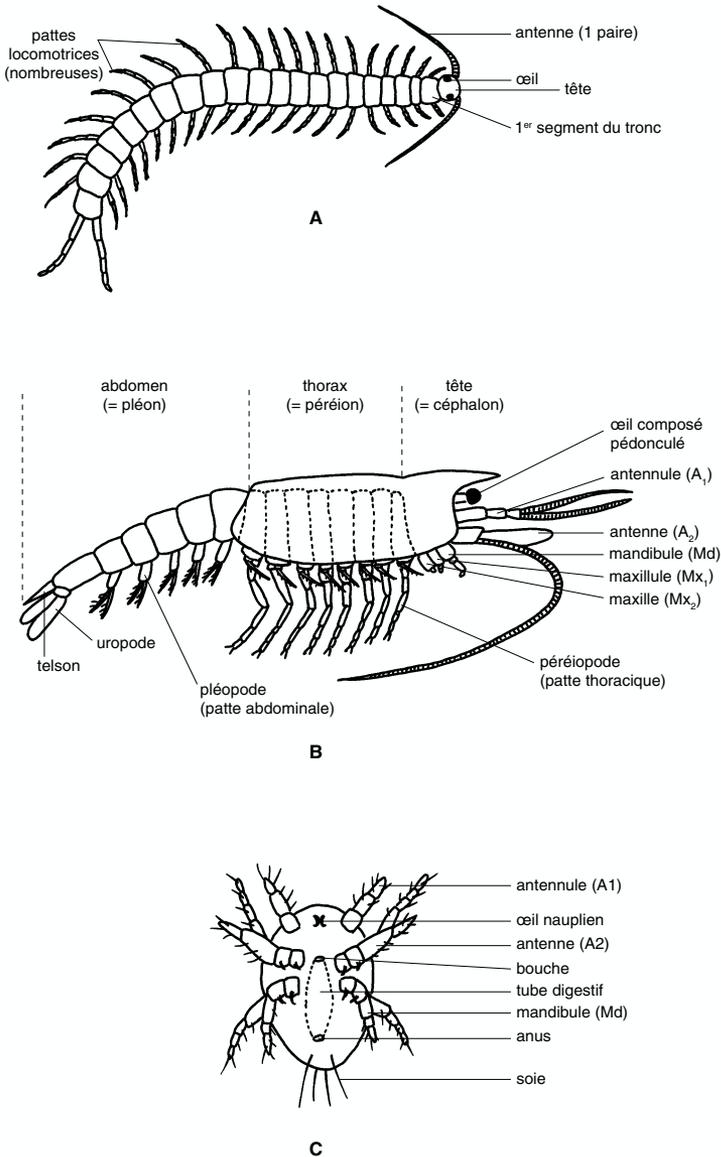


Figure 4.14 **A** : anatomie externe d'une scolopendre (myriapode). **B** : anatomie externe d'une crevette (crustacé). **C** : larve nauplius des crustacés.

La tête (fig. 4.15.B) porte généralement :

- des yeux simples ou **ocelles** et des yeux composés ;

- une paire d'antennes (A1 car correspondent aux antennules des crustacés) ;
- une paire de mandibules (Md) ;
- une paire de maxilles (Mx1 = maxillules des crustacés) ;
- le **labium** ou lèvre inférieure (2Mx2 soudées = maxilles des crustacés) ;
- des pièces buccales supplémentaires (impaires, ce ne sont pas des appendices) : le **labre** ou lèvre supérieure et l'**hypopharynx** ou langue.

Le thorax est formé de 3 segments : prothorax, mésothorax et métathorax. C'est un tagme locomoteur. Chaque segment porte une paire de pattes. Les pattes s'insèrent au niveau de la jonction sternite/pleure. Elles comprennent un certain nombre d'articles (*fig. 4.15.C*) : hanche ou **coxa**, **trochanter**, **fémur**, **tibia**, **tarse** (formé de plusieurs articles pourvus d'une ventouse et se terminant par des griffes).

La plupart des insectes adultes possèdent 2 paires d'ailes portées par le méso et le métathorax. Les ailes s'insèrent au niveau de la jonction tergite/pleure. Ce ne sont pas des appendices mais de simples expansions latérales des tergites. Elles présentent des nervures longitudinales et transversales.



Les insectes qui possèdent des ailes sont des insectes **ptérygotes**. Parmi les ptérygotes, certaines espèces sont dépourvues d'ailes. Il s'agit le plus souvent d'insectes adaptés à un mode de vie particulier comme le parasitisme par exemple. L'absence d'ailes est considérée comme une perte secondaire, car ces espèces présentent les mêmes caractères que les espèces voisines ailées. Ces insectes ne doivent pas être confondus avec les **aptérygotes** (*fig. 4.16.A*) qui n'ont pas non plus d'ailes à l'état adulte, mais qui présentent des caractères bien particuliers comme par exemple des restes d'appendices abdominaux.

Au niveau de l'abdomen les appendices ne se différencient généralement pas, sauf les gonopodes qui donnent les pièces génitales externes, les cerques qui existent chez les aptérygotes et certains ptérygotes (la blatte par exemple, *fig. 4.15.A*) et les expansions latérales des aptérygotes.

Contrairement à la plupart des arthropodes qui muent durant toute leur vie, les insectes ne muent que lorsqu'ils sont à l'état de larves. Les insectes adultes ne muent plus (ils ne changent plus d'aspect, d'où leur nom d'**imago** = image). Les ailes se mettent en place au cours de la dernière mue qui est dite « mue imaginale ».

Les insectes sont typiquement des animaux terrestres (certains vivent dans l'eau, mais il s'agit d'une adaptation secondaire au milieu aquatique). Ils respirent à l'aide de trachées et possèdent des tubes de Malpighi. Leurs œufs sont entourés d'un chorion qui leur permet de résister à la déshydratation et les embryons se développent dans un **amnios**, cavité remplie de liquide qui évite également le dessèchement.

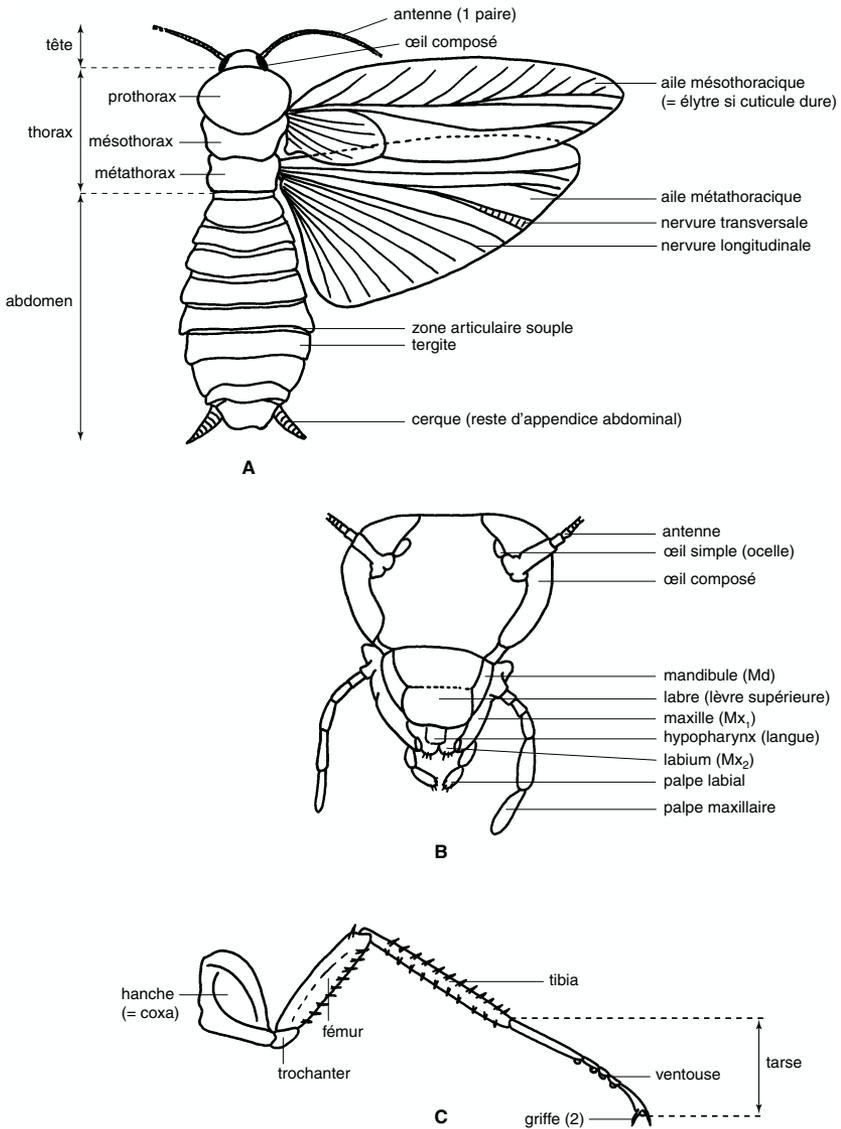


Figure 4.15 Organisation des insectes (1).

A : face dorsale d'une blatte. **B** : tête de blatte. **C** : patte locomotrice de blatte.

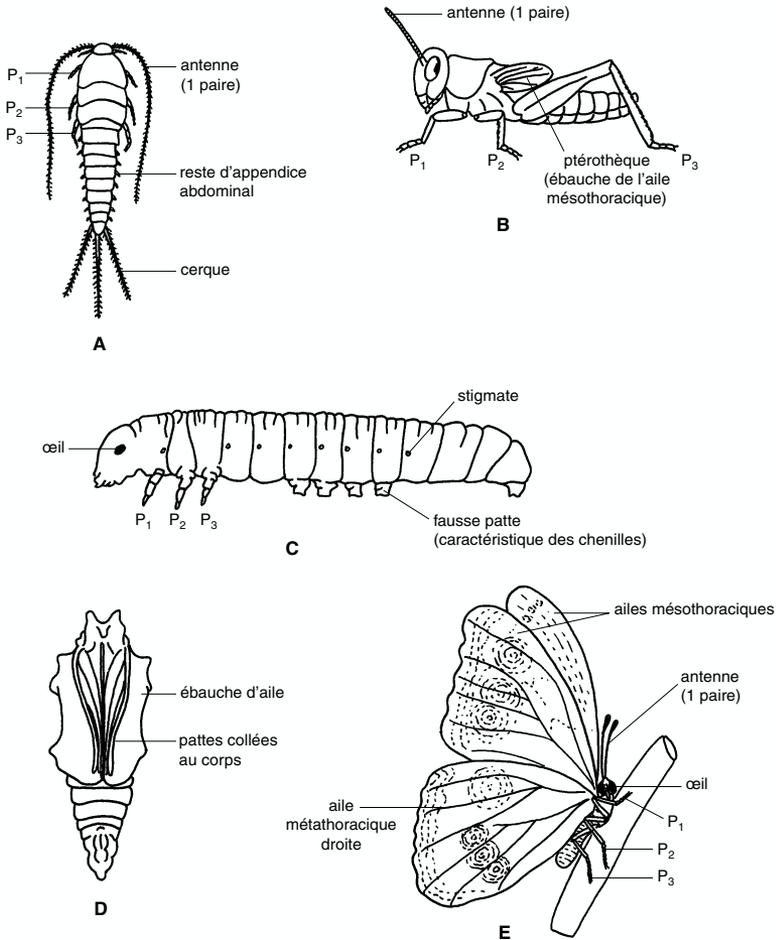


Figure 4.16 Organisation des insectes (2).

A : imago d'un insecte amétabole (lépisme ou poisson d'argent). **B** : larve d'un insecte hétérométabole (criquet). **C**, **D** et **E** : différents stades de développement post-embryonnaire d'un insecte holométabole (papillon). **C** : larve (chenille). **D** : nymphe (chrysalide). **E** : imago (papillon adulte).

Le développement post-embryonnaire présente différentes modalités ce qui permet de répartir les insectes en 3 catégories :

- les insectes **amétaboles** (fig. 4.16.A) dont la larve ressemble totalement à l'adulte. Ils n'ont pas d'ailes à l'état adulte. Ils sont également appelés aptérygotes ;

- les insectes **hétérométaboles** dont les larves ressemblent à l'adulte, mise à part l'absence d'ailes. Ces dernières apparaissent aux derniers stades larvaires sous forme d'étuis : les fourreaux alaires ou **ptérothèques** (fig. 4.16.B). Les hétérométaboles sont également appelés **exoptérygotes** (ailes à l'extérieur) ;
- les insectes **holométaboles** dont les larves sont totalement différentes des adultes. Les ailes se développent à l'intérieur de la larve qui ne possède donc pas de ptérothèques (fig. 4.16.C). Les ailes se mettent en place lors de l'avant dernière mue qui donne naissance à un stade intermédiaire entre la larve et l'adulte : la **nympe** (fig. 4.16.D). La dernière mue donne l'imago (fig. 4.16.E). Les holométaboles sont également appelés **endoptérygotes** (ailes à l'intérieur).



Encart 4. Les tardigrades, des champions de l'extrême

De petite taille généralement inférieure au millimètre, les tardigrades passent inaperçus et sont peu connus du large public. Pourtant ils sont présents partout, depuis les régions arctiques jusqu'aux sources chaudes, dès que l'eau est présente : dans la mer, les eaux continentales, les sols humides, les mousses et lichens des forêts et des gouttières de nos maisons. Ils constituent une énigme pour les biologistes. En effet, ils possèdent un corps métamérisé, pourvu de 4 paires de pattes terminées par des griffes et leur anatomie présente plusieurs ressemblances avec les arthropodes. Cependant leur cavité cœlomique, qui entoure les gonades, est très réduite tandis que le blastocœle est à l'origine de la cavité générale. Ils sont donc à la fois cœlomates et pseudocœlomates...

Les tardigrades sont très sensibles aux variations de température et d'humidité. En cas de sécheresse, ils se déshydratent et peuvent perdre jusqu'à 99,9 % de leur eau corporelle (état d'anhydrobiose). Leur corps se contracte au sein de leur cuticule tégumentaire qui forme un petit tonnelet de résistance. L'animal entre alors en état de vie ralentie, latente (état de cryptobiose), toute trace de métabolisme étant non détectable, et peut rester ainsi en survie, « entre la vie et la mort », durant de nombreuses années. Sous cette forme inerte, les tardigrades peuvent supporter des conditions les plus extrêmes de températures (de -273 °C à 150 °C), de rayonnements (UV, RX), de pression (des tardigrades soumis au vide poussé d'un microscope électronique à balayage ont survécu).

Lorsque les conditions d'humidité et de température redeviennent favorables, les tardigrades « reprennent vie » (phénomène de reviviscence). Des tardigrades retrouvés dans des mousses et lichens des vieux herbiers du Muséum national d'histoire naturelle de Paris, ou dans des glaces polaires âgées de plusieurs milliers d'années, ont pu être ainsi « ramenés à la vie ».

Ces capacités d'anhydrobiose, de vie suspendue et de résistance à des conditions environnementales les plus extrêmes existent chez d'autres formes animales de petite taille comme les rotifères.



POINTS CLEFS

- Les protostomiens cœlomates sont des animaux triploblastiques chez lesquels le blastopore embryonnaire donne la bouche, qui possèdent une chaîne nerveuse ventrale et dont le mésoderme se creuse d'une ou de plusieurs cavités cœlomiques.
- Les cavités cœlomiques sont bordées d'un épithélium cœlomique qui est nommé somatopleure du côté externe et splanchnopleure du côté interne.
- Les ectoproctes et les brachiopodes possèdent un cœlome bien développé, avec 2 cavités cœlomiques (une cavité principale et une au niveau du lophophore).
- Chez les mollusques, les parois cœlomiques prolifèrent et produisent un mésenchyme qui comble les espaces situés entre les organes, le cœlome est réduit à 2 cavités : la cavité rénopéricardique et la cavité génitale.
- Les mollusques ont un corps mou, formé de 3 parties (tête, pied et masse viscérale) et généralement protégé par une coquille calcaire. Les gastéropodes subissent une torsion qui leur fait perdre la symétrie bilatérale. Les bivalves ont une coquille à 2 valves. Chez les céphalopodes le pied se développe vers l'avant, entoure la tête en formant une couronne de tentacules.
- Les annélides polychètes, caractérisés par la présence sur leurs parapodes de nombreuses soies locomotrices, ont un cœlome très développé et métamérisé. Leur corps est divisé en segments successifs contenant chacun (sauf le 1^{er} et le dernier) deux cavités cœlomiques.
- Chez les oligochètes, caractérisés par l'absence de parapodes et par la réduction du nombre de soies, les segments du soma ne renferment qu'une seule cavité cœlomique. Les achètes (ou sangsues) n'ont ni soies, ni parapodes. Leur cœlome, en grande partie comblé par suite de la prolifération des parois cœlomiques, est réduit à un système de sinus.

- Chez les arthropodes, les parois cœlomiques se dissocient au cours du développement embryonnaire si bien que le cœlome et le blastocœle fusionnent formant une vaste cavité corporelle nommée hémocœle. L'épiderme des arthropodes est recouvert d'une cuticule rigide qui les oblige à muer pour grandir. Leur corps et leurs appendices sont formés de segments successifs articulés entre eux par des zones de cuticule souple.
- Parmi les arthropodes, les araignées et les scorpions possèdent 1 paire de chélicères, 1 paire de pédipalpes et 4 paires de pattes locomotrices. Les myriapodes ont 1 paire d'antennes, une paire de mandibules et de nombreuses paires de pattes locomotrices (11 à 181 paires selon les espèces). Les crustacés ont 2 paires d'antennes, 1 paire de mandibules, des pattes thoraciques (périopodes) et des pattes abdominales (pléopodes).
- Les insectes ont 1 paire d'antennes, 1 paire de mandibules, 3 paires de pattes locomotrices. La plupart des insectes adultes possèdent 2 paires d'ailes. Ils ne muent que pendant leur vie larvaire.

QCM/QROC

Vrai ou faux ? Si la réponse est fausse, donnez une version exacte.

- 4.1** Les cœlomates possèdent une ou plusieurs cavités creusées dans leur mésoderme.
- 4.2** Le lophophore est le nom donné aux tentacules situés sur le prostomium des annélides.
- 4.3** Les mollusques ont un cœlome très développé et métamérisé.
- 4.4** Les céphalopodes sont des mollusques dont la chaîne nerveuse ventrale est croisée en 8.
- 4.5** Le corps des annélides présente 3 parties : la tête, le pied et la masse viscérale.
- 4.6** Le cœlome des sangsues est en partie comblé par du mésenchyme.
- 4.7** Les parapodes sont les organes locomoteurs des arthropodes.
- 4.8** Au cours du développement le cœlome des arthropodes fusionne avec le blastocœle embryonnaire.
- 4.9** Les chélicérates possèdent de longues antennes et 3 paires de pattes locomotrices.
- 4.10** Les insectes muent pendant toute leur vie.

SOLUTIONS

4.1 Vrai.

4.2 Faux, le lophophore est un panache de tentacules ciliés situés autour de la bouche des ectoproctes et des brachiopodes et qui assure leur alimentation et leur oxygénation.

4.3 Faux, les mollusques ont un coelome non métamérisé, réduit à 2 cavités (rénopéricardique et génitale).

4.4 Faux, les céphalopodes ne subissent pas de torsion, leur chaîne nerveuse n'est pas croisée en 8.

4.5 Faux, les 3 parties du corps des annélides sont la tête (prostomium + péristomium), le soma et le pygidium.

4.6 Vrai.

4.7 Faux, les parapodes sont les organes locomoteurs des annélides polychètes.

4.8 Vrai.

4.9 Faux, les chélicérates n'ont pas d'antennes, ils ont 4 paires de pattes locomotrices.

4.10 Faux, les insectes ne muent que pendant la vie larvaire. Les adultes ne muent plus (d'où leur nom d'imago).

CHAPITRE 5

Les deutérostomiens

PLAN

- 5.1 Les deutérostomiens de type épithélioneurien
- 5.2 Les deutérostomiens de type épineurien

OBJECTIFS

Décrire la structure et comprendre le fonctionnement des animaux qui présentent les caractéristiques suivantes :

- leurs embryons se développent après le stade gastrula, ce qui permet la mise en place d'un troisième feuillet embryonnaire, le mésoderme ;
- leur mésoderme se creuse d'une ou de plusieurs cavités cœlomiques ;
- au cours du développement embryonnaire leur blastopore donne l'anus.

Ces animaux sont répartis en différentes catégories selon la structure et la position de leur système nerveux.

5.1 LES DEUTÉROSTOMIENS DE TYPE ÉPITHÉLIONEURIEN

Les deutérostomiens de type épithélioneurien sont des eumétazoaires triploblastiques cœlomates dont le blastopore embryonnaire donne l'anus et dont le système nerveux reste ganglionnaire, très superficiel, mal dégagé des téguments.

Cette organisation est caractéristique des **échinodermes**.

Les échinodermes sont tous marins. Ils sont représentés actuellement par 6 000 espèces différentes. C'est un petit groupe, mais qui présente des caractères originaux :

- Les larves ont une symétrie bilatérale comme les autres triploblastiques, mais les adultes ont presque tous une symétrie pentaradiaire (axiale d'ordre 5), ce qui est rendu possible par l'absence de tête.
- Le tégument des adultes possède un squelette dermique, discontinu, composé de plaques ($\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$) juxtaposées qui portent des épines articulées ou non (échinodermes = peau épineuse).
- Le cœlome est très complexe, il comprend plusieurs systèmes plus ou moins emboîtés les uns dans les autres. Le plus visible d'entre eux, le **système aquifère ou ambulacraire**, qui intervient dans la locomotion, communique avec l'extérieur et se trouve rempli d'eau

de mer. La pénétration d'eau de mer dans la cavité cœlomique et sa participation au fonctionnement de l'organisme est un phénomène exceptionnel chez les métazoaires.

Étude d'un exemple, l'étoile de mer

Morphologie externe

Le corps est aplati dorso-ventralement, il est composé d'une région centrale : le disque autour duquel rayonnent 5 bras nommés **radii** (fig. 5.1.A). Les zones situées entre les bras sont les **interradii**.

Les étoiles de mer adultes se déplacent, au fond de la mer, en rampant sur leur face ventrale (ou face orale) au milieu de laquelle s'ouvre la bouche (fig. 5.1.B). De la bouche partent 5 gouttières qui s'allongent jusqu'à l'extrémité des bras, ce sont les gouttières ambulacraires qui contiennent 4 rangées de **pièdes ambulacraires** ou **podias** terminés chacun par une ventouse.

La face opposée (face dorsale ou aborale), est couverte de piquants. On y observe l'anus, qui n'est pas toujours fonctionnel et la **plaque madréporique** située dans un interradius. Les étoiles de mer possèdent, à l'extrémité de chaque bras, un œil ou **ocelle** qui forme une petite tache de couleur rouge.

Tube digestif et alimentation (fig. 5.1.C)

La bouche est suivie par l'œsophage qui débouche dans un estomac volumineux et formé de 2 parties :

- le compartiment oral qui peut se dévagner par la bouche ;
- le compartiment aboral, non dévaginable, qui communique avec 5 paires de cœcums digestifs (ou pyloriques) situés dans les bras. Les cœcums sécrètent des enzymes et accumulent des réserves.

Le rectum, entouré de 2 cœcums rectaux glandulaires, peut soit déboucher dans l'anus dorsal lorsqu'il existe, soit se terminer en cul-de-sac lorsque l'anus n'est pas fonctionnel.

Le système nerveux

Le système nerveux forme un réseau de fibres nerveuses et de neurones, il se répartit en 3 systèmes (fig. 5.1.C et 5.2.A) :

- le système oral superficiel formé de 5 cordons ventraux (un par bras), les nerfs radiaires qui se réunissent en formant un anneau autour de la bouche ;
- le système oral profond situé sous le système précédent et formé de 2 cordons par bras ;
- le système aboral ou dorsal formé d'un anneau aboral et de 5 nerfs (un par bras).

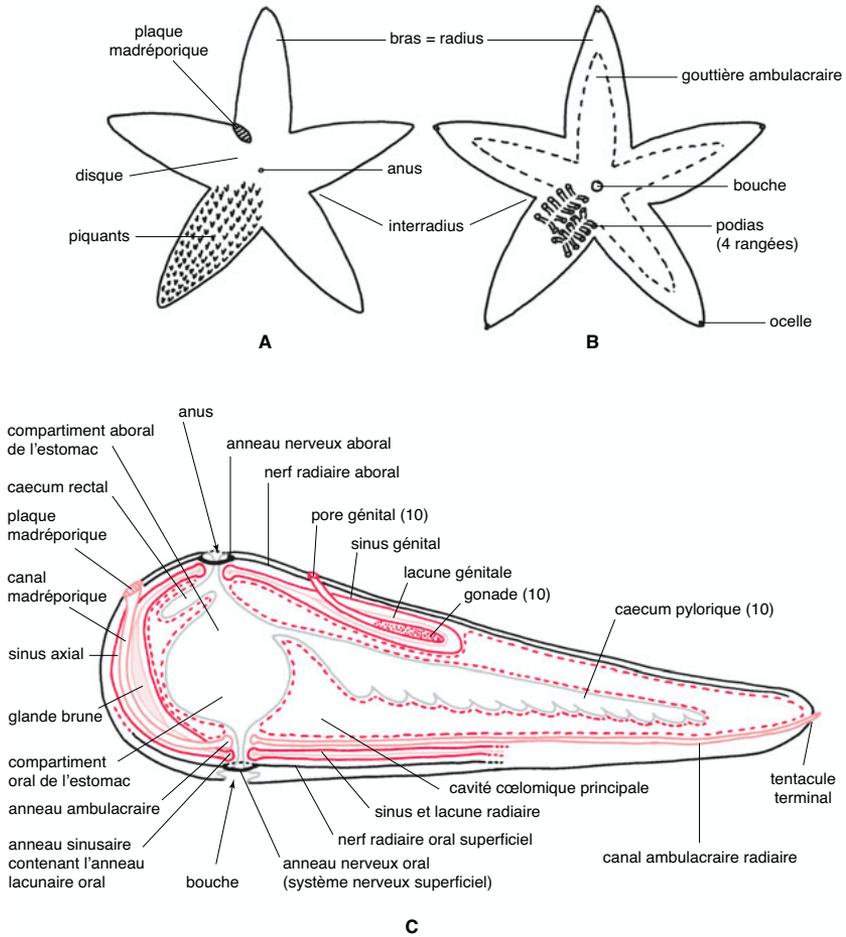


Figure 5.1 Organisation d'un échinoderme : l'étoile de mer (1).

A : face aborale (dorsale). **B** : face orale (ventrale). **C** : coupe longitudinale passant par 1 bras et la plaque madréporique.

Le coelome

Il est complexe et formé de 4 systèmes de cavités plus ou moins emboîtées les unes dans les autres :

- La cavité coelomique principale est limitée par un épithélium qui entoure tous les organes (fig. 5.1.C et 5.2.A). Elle contient des cellules appelées amibocytes.
- Le système aquifère ou ambulacraire (fig. 5.1.C et 5.2.B) est le plus visible, son rôle est la locomotion par les pieds ambulacraires. Il

communiquent avec l'extérieur par la plaque madréporique percée de trous qui laissent entrer l'eau de mer. L'eau passe dans le canal madréporique puis dans l'anneau ambulacraire périœsophagien qui communique avec 5 canaux ambulacraires ou radiaires (un dans chaque bras). Ces canaux se ramifient en de nombreux canaux latéraux qui aboutissent dans les **vésicules podiales** puis dans les podias. Chaque podia se termine par une ventouse. Les canaux radiaires se terminent en cul-de-sac à l'extrémité des bras dans le tentacule terminal. Les vésicules podiales règlent la pression de l'eau dans les ventouses qui sont alternativement flasques ou turgescentes, permettant ainsi le déplacement de l'animal.

- Le **système sinusaire** (fig. 5.1.C, 5.2.B et C) est formé de 2 anneaux qui communiquent entre eux par le **sinus axial**. Les 2 anneaux (un oral et un aboral) envoient des ramifications (sinus radiaires) dans les bras.
- Le **système lacunaire** (ou hémal) (fig. 5.1.C et 5.2.C) est l'appareil circulatoire proprement dit. Il est formé de 3 anneaux reliés par la **glande brune**. Ces anneaux envoient des ramifications dans les bras (lacunes radiaires) et vers les cœcums digestifs (lacunes digestives). Le système lacunaire, sauf l'anneau stomacal et les lacunes digestives, est contenu dans le système sinusaire. Ce dernier lui sert de paroi car, comme son nom l'indique, le système lacunaire a une paroi discontinue. Cet appareil circulatoire a seulement un rôle nutritif, il récolte les nutriments au niveau des cœcums digestifs et les distribue dans le reste de l'organisme. La glande brune accumule des réserves et produit des amibocytes.

Respiration

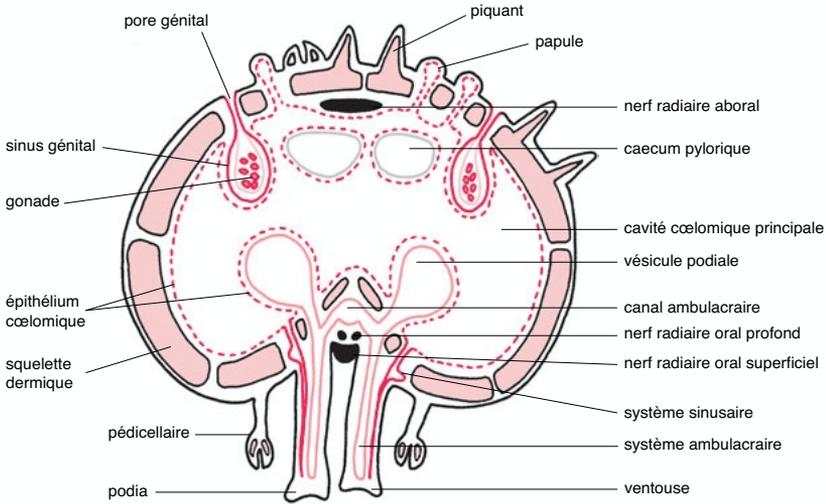
La présence du squelette dermique empêche les échanges respiratoires. Ces derniers se font au niveau des **papules** qui sont des zones de téguments minces situées sur la face aborale (fig. 5.2.A) ainsi qu'au niveau des podias ou des **pédicellaires**, sortes de petites pinces situées entre les pinçants, notamment au niveau de la bouche.

Excrétion

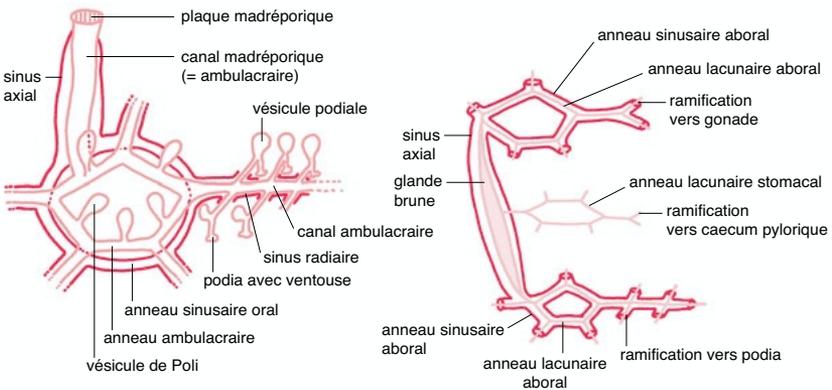
Il n'y a pas d'appareil excréteur. Les déchets s'accumulent dans les amibocytes. Lorsqu'ils sont remplis de déchets, les amibocytes traversent la paroi des papules et tombent dans l'eau de mer.

Reproduction

Les étoiles de mer sont pour la plupart gonochoriques, elles possèdent 10 gonades (2 par bras) entourées chacune par une lacune génitale et un sinus génital. Chaque gonade communique avec l'extérieur par un



A



B

C

Figure 5.2 Organisation d'un échinoderme : l'étoile de mer (2).

A : coupe transversale dans un bras. **B :** relations entre le système ambulacraire (ou aquifère) et le système sinusaire. **C :** relations entre le système sinusaire et le système lacunaire (ou hémal).

pore génital situé sur la face aborale, à la base et au bord des bras (fig. 5.1.C et 5.2.A).

Les gamètes sont émis dans la mer où se produit la fécondation. Les larves sont planctoniques et ont une symétrie bilatérale. Elles

subissent une métamorphose importante pour acquérir la forme adulte à symétrie radiaire.

Les étoiles de mer sont capables de régénérer un ou plusieurs bras dans la mesure où le disque est intact.



Encart 5. Le prédateur n'est pas toujours celui qui a les plus grandes dents !

Les oursins réguliers qui, comme les étoiles de mer, sont des échinodermes, possèdent autour de la bouche 5 mâchoires très développées, portant chacune une dent très minéralisée. Ces mâchoires sont organisées en un appareil masticateur complexe, la **lanterne d'Aristote**. Pourtant, la plupart de ces oursins ne sont pas prédateurs, ils broutent les algues microscopiques (diatomées en particulier) qui se développent sur les rochers. En revanche les étoiles de mer, qui ne possèdent ni dents, ni mâchoires, se nourrissent de mollusques, principalement de bivalves, et peuvent même s'attaquer à des crustacés qui viennent de muer ou à d'autres échinodermes. Elles provoquent de gros dégâts dans les parcs à huîtres et à moules. En effet, lorsqu'une étoile de mer détecte une proie (vraisemblablement par chimiotactisme), elle l'entoure de ses bras puis entrouvre la coquille à l'aide de ses pieds ambulacraires. Elle introduit ensuite la partie dévaginable de son estomac entre les valves et déverse des enzymes qui digèrent le corps du mollusque. Lorsque cette digestion externe est terminée, l'estomac contenant les nutriments reprend sa place à l'intérieur du corps.

5.2 LES DEUTÉROSTOMIENS DE TYPE ÉPINEURIEN

Les épineuriens sont des animaux triploblastiques, deutérostomiens dont le système nerveux forme un tube creux dorsal par rapport au tube digestif. Leur mésoderme médio-dorsal forme un cordon de cellules vacuolisées situé entre le tube nerveux et le tube digestif : la **chorde**. Ils sont donc également nommés **chordés**.



Les termes chorde et chordés (prononcer corde et cordés) viennent du latin *chorda* qui signifie tripe, cordon, ficelle. Ils peuvent également être écrits « corde » et « cordés », mais beaucoup de biologistes préfèrent actuellement utiliser l'orthographe le plus proche de la racine étymologique.

Les chordés renferment 46 000 espèces, ils arrivent en troisième position, après les arthropodes et les mollusques pour le nombre des espèces

actuellement connues. Les chordés renferment plusieurs groupes dont les urochordés, les céphalochordés et les crâniates.

Caractères généraux des chordés

Les chordés présentent entre eux de nombreux points communs, mais ces caractères ne sont pas toujours présents chez les adultes, il est donc important pour reconnaître un chordé, de considérer tous les stades de son développement. Les caractères communs à tous les chordés sont les suivants (*fig. 5.3.A et B*) :

- Ils présentent une symétrie bilatérale par rapport au plan sagittal.
- Leur système nerveux central, d'origine ectoblastique forme un tube clos, dorsal par rapport au tube digestif.
- Ils possèdent une chorde d'origine mésoblastique. Cette chorde située entre le tube nerveux et le tube digestif, constitue l'axe de soutien longitudinal du corps.
- Leur mésoblaste latéro-dorsal est métamérisé, il forme les **somites** qui sont à l'origine des masses musculaires. Le mésoblaste latéro-ventral ne se segmente pas, il forme une cavité continue, le cœlome.
- L'endoblaste embryonnaire forme un tube ventral ouvert à ses 2 extrémités, la bouche à l'avant et l'anus à l'arrière. Dans sa région antérieure (région pharyngienne) il différencie un appareil respiratoire (branchies chez les chordés aquatiques ou poumons chez les espèces terrestres). En arrière du pharynx, l'endoblaste forme l'appareil digestif proprement dit.
- L'appareil circulatoire est en principe clos. Le sang se dirige de l'avant vers l'arrière sous la chorde. Il revient vers l'avant par des vaisseaux plus ventraux. Le sens de circulation du sang est inversé par rapport aux protostomiens. Le sang est oxygéné au niveau de l'appareil respiratoire.

Les urochordés ou tuniciers

C'est un groupe marin qui présente une grande diversité biologique. Beaucoup de tuniciers adultes sont dépourvus de tube nerveux et de chorde, mais ces structures existent toujours chez la larve, au niveau de la queue (urochordé = chorde dans la queue).

Leur corps est entouré par un revêtement plus ou moins épais, la **tunique** qui est sécrétée par l'épiderme et qui contient en proportions plus ou moins importantes une substance voisine de la cellulose, la **tunicine**. Nous prendrons comme exemple d'urochordé une forme simple du groupe des ascidies.

Une **ascidie** adulte (*fig. 5.3.C*) ressemble à un sac plus ou moins informe, enveloppé par la tunique et percé par 2 orifices appelés **siphons**.

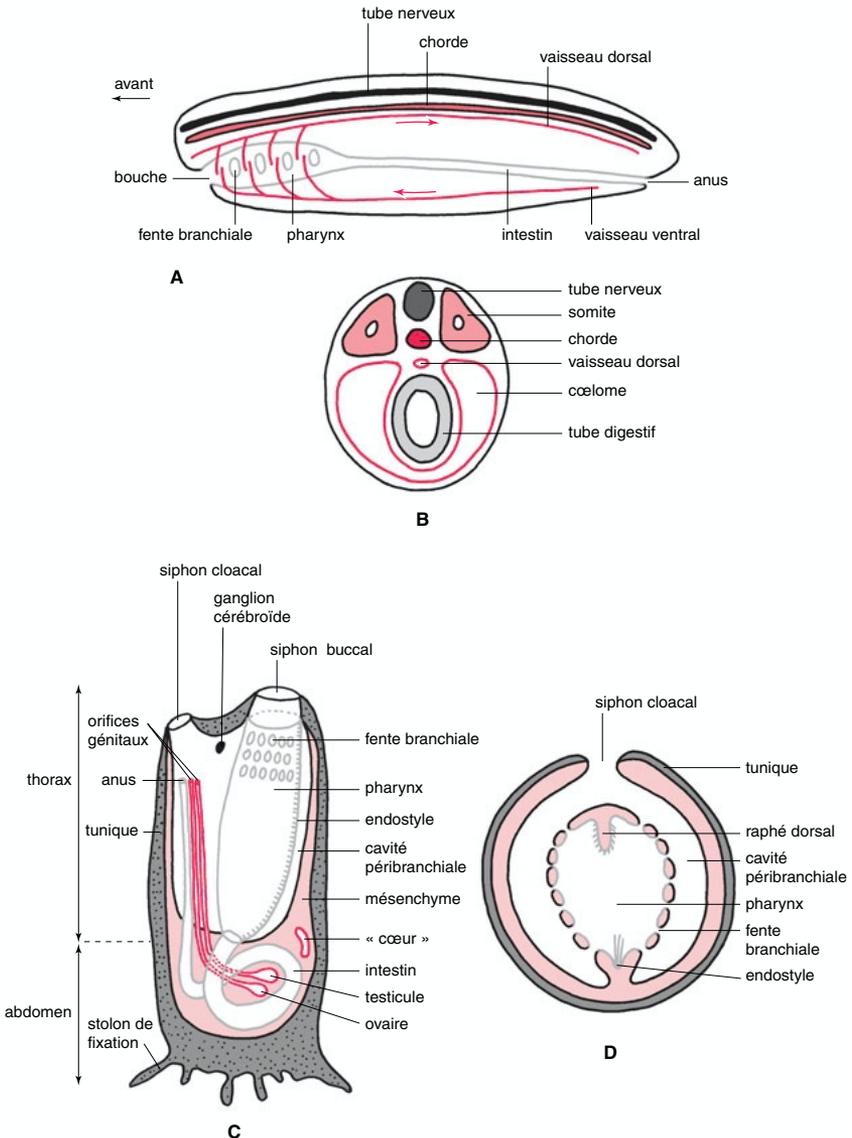


Figure 5.3 Organisation des chordés (1).

A : coupe sagittale schématisée d'un chordé-type. **B :** coupe transversale schématisée d'un chordé-type. **C :** coupe sagittale d'une ascidie (urochordé ou tunicier). **D :** coupe transversale au niveau du pharynx d'une ascidie.

On distingue un siphon buccal antérieur inhalant et un siphon cloacal postérieur exhalant. Le corps peut être divisé en 2 parties : le thorax et l'abdomen.

Le thorax est essentiellement occupé par le pharynx qui fait suite au siphon buccal. Ce pharynx très volumineux, d'origine endodermique, possède du côté ventral une gouttière ciliée riche en cellules à mucus (*fig. 5.3.D*). C'est l'**endostyle** dont le rôle est d'agglomérer les particules alimentaires contenues dans l'eau et de les diriger vers l'intestin. Du côté dorsal le pharynx présente une rangée de languettes ciliées qui forment le **raphé**.

Le pharynx est entouré par une autre cavité d'origine ectodermique, la **cavité péribranchiale** qui s'ouvre à l'extérieur par le siphon cloacal. La paroi du pharynx, formée d'une couche endodermique ciliée et d'une couche ectodermique entourant un mésenchyme contenant des lacunes sanguines, est percée de nombreuses fentes branchiales (ou trémas) bordées de cellules ciliées. L'eau entre par le siphon buccal, passe dans la cavité péribranchiale par les fentes branchiales, et ressort par le siphon cloacal. Le courant d'eau est créé par les cils endodermiques. Il a un double rôle : l'oxygénation et la nutrition. Les ascidies sont des animaux microphages.

Dans le thorax se trouve le système nerveux réduit à un ganglion cérébroïde dorsal situé entre les 2 siphons. Dans le siphon cloacal se trouvent l'anus et les orifices génitaux mâle et femelle.

L'abdomen, fixé sur le substrat par des stolons, contient le tube digestif proprement dit ou intestin, le cœur et l'appareil génital hermaphrodite.

Le tube digestif forme une anse, puis vient déboucher par l'anus dans le siphon cloacal.

L'appareil circulatoire n'a pas de parois propres, il est formé de lacunes dans le tissu conjonctif qui entoure les organes. Le sang circule dans ces lacunes grâce à un organe pulsatile à double paroi, le **cardio-péricarde** ou cœur. L'espace situé entre les 2 parois du cœur est considéré comme un vestige du cœlome. En effet chez les ascidies les cellules de l'épithélium cœlomique prolifèrent et combleront la cavité cœlomique par du mésenchyme.

Les ascidies sont hermaphrodites et possèdent chacune un ovaire et un testicule situés dans l'abdomen. Les conduits génitaux débouchent dans le cloaque au voisinage de l'anus.

Certaines espèces ne pratiquent que la reproduction sexuée. D'autres sont capables de se multiplier de façon asexuée en bourgeonnant de nouveaux individus qui peuvent soit rester unis par leur stolon et former des touffes, soit se souder par leur tunique pour former une masse coloniale commune.

Les céphalochordés

C'est un tout petit groupe, constitué seulement d'une douzaine d'espèces, mais c'est un groupe intéressant car il présente de nombreux caractères qui se rapprochent de ceux des vertébrés. Le représentant le plus connu est l'amphioxus ou lancelet.

L'**amphioxus** (*fig. 5.4.A*) est un animal marin qui mesure 5 à 6 cm de long. Il vit généralement dans le sable, enfoncé en oblique et seule sa région antérieure dépasse du sable. Il est capable de nager par ondulations latérales du corps. Son corps, en forme de fuseau effilé aux 2 extrémités est comprimé latéralement.

Trois orifices impairs s'ouvrent sur la face ventrale :

- la bouche surmontée d'un rostre court et entourée d'une couronne de cirres sensoriels ;
- le pore abdominal ou **atriopore**, situé au niveau du tiers postérieur du corps, correspond à l'ouverture de la cavité péribranchiale ;
- l'anus.

Un repli médian du tégument forme 3 nageoires : une dorsale, une caudale, et une anale. De l'atriopore à la bouche, le repli se divise en 2 replis latéraux, les **métapleures**.

Le corps présente une métamérie nette. Au niveau de la musculature on distingue les **myoseptes** (cloisons conjonctives) qui séparent les **myomères** musculaires disposés régulièrement en chevron. Les gonades nombreuses sont également métamérisées. Elles sont situées en avant du pore abdominal.

L'amphioxus présente pratiquement tous les caractères énumérés ci-dessus pour définir le plan d'organisation des chordés.

Le tube nerveux (*fig. 5.4.B*) s'étend sur toute la longueur de l'animal. La chorde s'étend du rostre à la pointe de la queue (céphalochordé = chorde dans la tête). Elle se présente comme une baguette élastique formée d'un empilement de cellules aplaties et vacuolisées.

La bouche s'ouvre dans un volumineux pharynx qui occupe près de la moitié du corps. Ses parois sont percées de nombreuses fentes branchiales obliques et parallèles les unes aux autres qui s'ouvrent dans la cavité péribranchiale. Cette dernière communique avec l'extérieur par le pore abdominal.

Le pharynx est parcouru sur toute sa longueur par 2 gouttières ciliées (*fig. 5.5.A*) : une gouttière dorsale ou **gouttière épipharyngienne**, et une gouttière ventrale ou endostyle. Comme chez les tuniciers, le pharynx assure la respiration et l'alimentation de l'animal.

Le tube digestif proprement dit fait suite au pharynx, il aboutit à l'anus. La partie antérieure de l'intestin émet, du côté droit du pharynx, un long cæcum glandulaire, le cæcum digestif (ou hépatique).

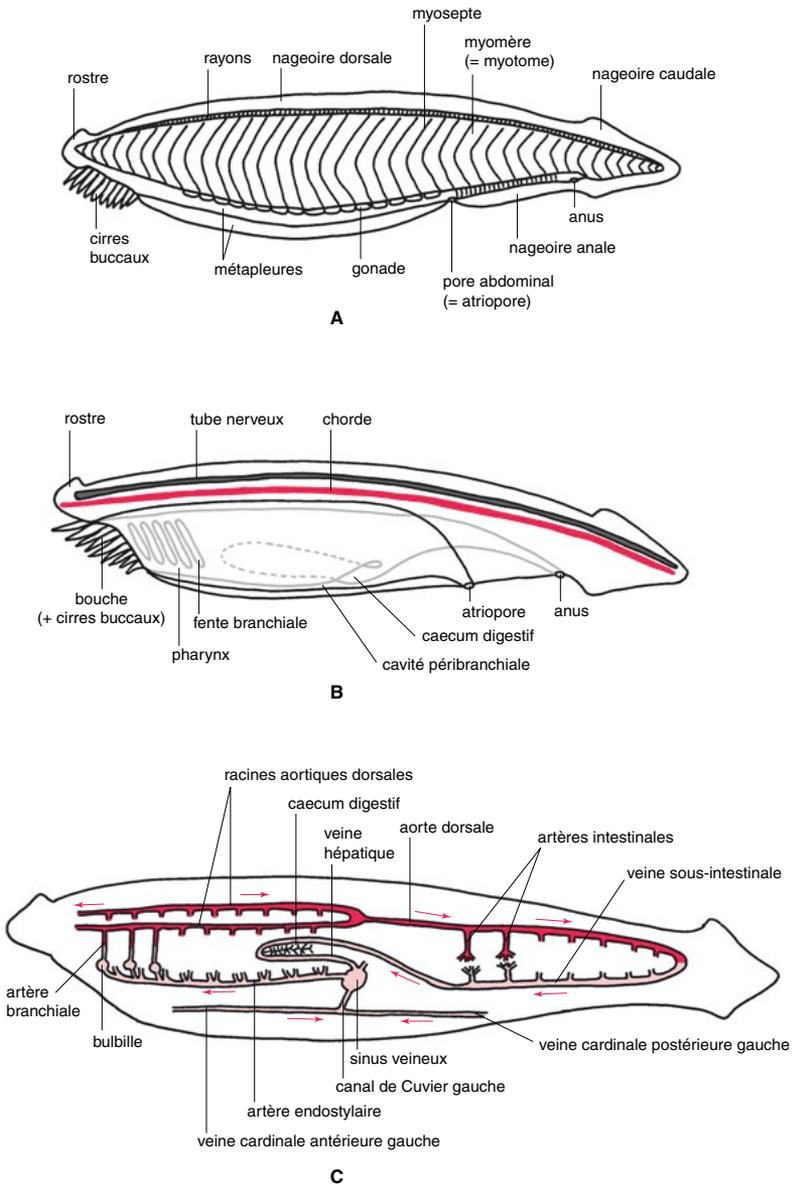


Figure 5.4 Organisation des chordés (2), organisation de l'amphioxus (céphalo-chordé).

A : morphologie externe. **B** : coupe sagittale. **C** : schéma de l'appareil circulatoire.

Le coelome est typique dans la région postérieure où il entoure l'intestin. Dans la région pharyngienne, il se fragmente en 2 coelomes épibranchiaux et un coelome sous-endostylaire qui communiquent entre eux par des canaux situés dans les cloisons branchiales.

L'appareil circulatoire est entièrement clos (*fig. 5.4.C*). Son organisation générale ressemble beaucoup à celle de l'appareil circulatoire des vertébrés à respiration branchiale, mais avec 2 différences importantes : le sang ne contient pas de pigments respiratoires et il n'y a pas de cœur. La propulsion du sang dans les vaisseaux est assurée par plusieurs régions contractiles à activité non coordonnée, en particulier les **bulbilles** à la base des branchies.

Le sang est oxygéné au niveau des branchies. Il en sort dorsalement par 2 racines aortiques qui fusionnent en arrière du pharynx en une **aorte dorsale**. Cette dernière se dirige vers l'arrière et envoie le sang oxygéné à tous les organes. Le sang revient des organes par le système veineux. Toutes les veines (veines cardinales, veine hépatique, canaux de Cuvier) convergent vers le sinus veineux qui envoie le sang vers les branchies par les artères branchiales, ramifications paires de l'artère endostylaire située sous le pharynx. Le sang circule donc de l'avant vers l'arrière du côté dorsal et de l'arrière vers l'avant du côté ventral.

L'excrétion est assurée par des néphridies métamérisées situées au niveau du coelome épibranchial. Leur organisation rappelle celle des protonéphridies des plathelminthes. Chacune d'elles s'ouvre par un pore dans la cavité péribranchiale.

L'amphioxus est gonochorique. Les gonades métamérisées (*fig. 5.4.A*), semblables dans les 2 sexes, sont d'origine coelomique. Lorsque les gamètes sont mûrs les gonades font hernie dans la cavité péribranchiale (*fig. 5.5.A*). Les gamètes passent dans la cavité par simple rupture des parois, ils sont rejetés dans l'eau par l'atriopore.

Les crâniates

Les **crâniates**, comme leur nom l'indique, sont caractérisés par la présence d'un crâne qui protège leur système nerveux céphalique. La corde s'étend sur toute la longueur du corps, mais elle ne pénètre pas dans la tête. Les crâniates regroupent les myxinoïdes et les vertébrés.

Les myxinoïdes

Pendant de nombreuses années, les **myxinoïdes** ont fait partie intégrante des vertébrés, mais ils en sont actuellement exclus, car s'ils possèdent un crâne, ils sont totalement dépourvus de vertèbres.

Les myxinoïdes, animaux marins, ont un corps allongé cylindrique (*fig. 5.5.B*). Ils n'ont pas de cavité péribranchiale, leur pharynx communique avec 6 à 15 paires de poches branchiales qui peuvent,

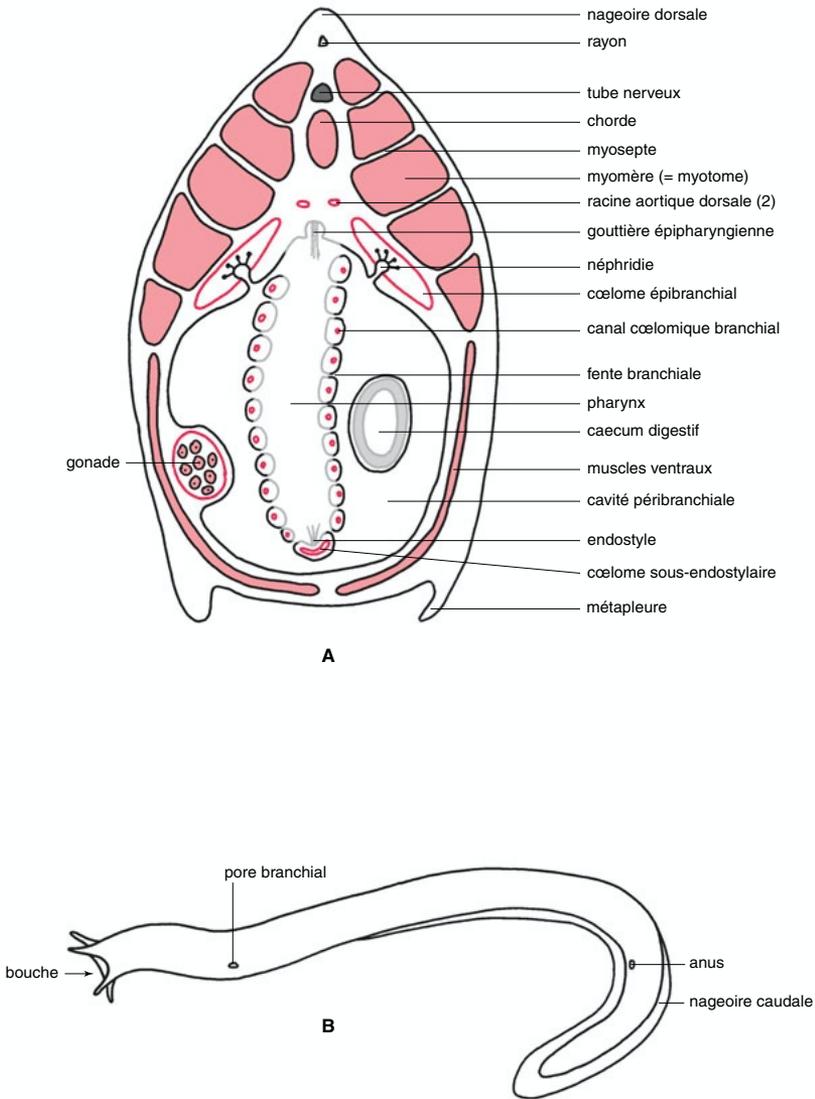


Figure 5.5 Organisation des chordés (3).

A : coupe transversale d'amphioxus au niveau du pharynx. **B :** morphologie externe d'une myxine (crâniate, myxinoïde).

selon les espèces, soit s'ouvrir directement à l'extérieur, soit dans un canal commun qui débouche à l'extérieur par un pore branchial. Ils possèdent un crâne fibreux et cartilagineux et une chorde de grande

taille. Ils possèdent des oreilles internes pourvues d'un seul canal semi-circulaire.

Les myxines sont de redoutables prédateurs qui pénètrent dans la cavité branchiale des téléostéens en passant par les ouïes. Elles produisent un abondant mucus qui recouvre les branchies et asphyxie leur victime. Elles passent ensuite dans le tube digestif et dévorent leur proie de l'intérieur.

Les vertébrés

Ils sont caractérisés par la présence d'un crâne qui protège le système nerveux céphalique et d'une colonne vertébrale qui s'organise autour de la corde de façon à protéger le système nerveux dorsal dans le reste du corps. Comme c'est un groupe important, les 2 derniers chapitres de ce manuel leur sont consacrés.



POINTS CLEFS

- Les deutérostomiens sont des triploblastiques coelomates dont le blastopore embryonnaire donne l'anus. Leur bouche se forme donc secondairement.
- Parmi les deutérostomiens on distingue les épithélioneuriens qui possèdent un système nerveux ganglionnaire, mal dégagé des téguments et les épineuriens dont le système nerveux forme un tube dorsal, au-dessus du tube digestif.
- Les échinodermes ont un plan d'organisation de type épithélioneurien. Leur réseau nerveux est réparti en 3 systèmes : le système oral superficiel, le système oral profond et le système aboral.
- Les échinodermes présentent de nombreuses originalités par rapport aux autres animaux : leurs adultes ont pour la plupart une symétrie pentaradiaire. Leur coelome forme 4 systèmes de cavités plus ou moins emboîtées. Parmi ces 4 systèmes, le plus développé est le système ambulacraire qui leur permet de se déplacer grâce à de petits pieds remplis d'eau de mer, les podias.
- Les épineuriens sont également nommés chordés, car ils possèdent, entre le tube nerveux et le tube digestif, un cordon de cellules mésodermiques vacuolisées qui forme la corde.
- Les urochordés ou tuniciers ont le corps protégé par une tunique sécrétée par l'épiderme. Leurs larves possèdent une queue pourvue d'un tube nerveux et d'une corde. La queue régresse chez beaucoup d'adultes qui sont donc dépourvus de tube nerveux et de corde.

- Chez les céphalochordés, la corde s'étend sur toute la longueur du corps, de l'extrémité céphalique à l'extrémité de la queue. Elle subsiste chez les adultes.
- Les crâniates sont caractérisés par la présence d'un crâne qui protège le système nerveux céphalique. La corde s'étend sur toute la longueur du corps, mais ne pénètre pas dans la tête.
- Parmi les crâniates, les vertébrés sont caractérisés par le développement d'une colonne vertébrale autour de la corde, tandis que les myxinoïdes ne possèdent pas de vertèbres et conservent une corde typique.

QCM/QROC

Donnez des réponses brèves mais précises aux questions suivantes.

- 5.1** Quelles sont les caractéristiques du système nerveux des échinodermes ?
- 5.2** Comment s'effectue la locomotion chez les échinodermes ?
- 5.3** Quelle est la particularité du système nerveux des épineuriens ?
- 5.4** Qu'est ce que la corde ?
- 5.5** Quelle est la particularité de l'endoblaste des chordés ?
- 5.6** À quoi correspondent les siphons des tuniciers ?
- 5.7** D'où vient le nom de céphalochordés ?
- 5.8** Comment l'amphioxus se déplace-t-il ?
- 5.9** À quoi sert le crâne des crâniates ?
- 5.10** Pourquoi les myxines ont-elles été exclues des vertébrés ?

SOLUTIONS

- 5.1** Les échinodermes sont des épithélioneuriens, leur système nerveux reste ganglionnaire, très superficiel, mal dégagé des téguments. Il existe 3 systèmes nerveux : oral superficiel, oral profond et aboral.
- 5.2** Les échinodermes se déplacent grâce à de nombreux pieds ambulacraires (les podias). Ces derniers sont mis en mouvement grâce à l'eau de mer véhiculée par le système aquifère qui est une des 4 parties du coelome.
- 5.3** Le système nerveux des épineuriens forme un tube dorsal par rapport au tube digestif.
- 5.4** La chorde est un cylindre de cellules mésodermiques vacuolisées, situé sous le tube nerveux et qui constitue l'axe de soutien du corps des épineuriens.
- 5.5** L'endoblaste des chordés forme un tube dont la partie antérieure se différencie en appareil respiratoire (branchies ou poumons). Seule la partie postérieure a un rôle digestif.
- 5.6** Les tuniciers possèdent 2 siphons. Le siphon buccal, antérieur, permet l'entrée de l'eau dans le pharynx. Le siphon cloacal, postérieur, permet à l'eau de sortir de la cavité branchiale. Il permet aussi la sortie des excréments et des produits génitaux.
- 5.7** Les céphalocordés sont ainsi nommés parce que leur chorde s'étend sur toute la longueur de leur corps, jusque dans la tête.
- 5.8** L'amphioxus se déplace en nageant grâce à des replis tégumentaires qui forment des nageoires.
- 5.9** Le crâne des crâniates protège le système nerveux céphalique.
- 5.10** Les myxines n'ont pas de vertèbres, elles ne peuvent donc pas faire partie des vertébrés.

Organisation générale des vertébrés

PLAN

- 6.1 Différenciation de l'ectoblaste
- 6.2 Différenciation du mésoblaste
- 6.3 Différenciation de l'endoblaste

OBJECTIFS

- Décrire les organes caractéristiques des vertébrés et expliquer comment ils acquièrent leur structure au cours du développement embryonnaire.

Les vertébrés sont des eumétazoaires, triploblastiques, deutérostomiens, épineuriens (ou chordés). Ce sont des crâniates pourvus de vertèbres, ce qui leur a valu le nom de vertébrés.

Les vertébrés font partie des chordés, ils possèdent donc tous les caractères énumérés au § 5.2, mais ils présentent de nombreuses caractéristiques qui leur sont propres. Pour les présenter de façon logique, elles seront abordées en étudiant la différenciation de chacun des 3 feuilletts embryonnaires.

6.1 DIFFÉRENCIATION DE L'ECTOBLASTE

Au cours du développement embryonnaire l'ectoblaste se différencie en ectoderme (nommé aussi **épiblaste**) qui est à l'origine de l'épiderme de l'adulte et en neuroderme (ou **neuroblaste**) qui est à l'origine du système nerveux. L'ectoderme et le neuroderme collaborent pour édifier les organes des sens. Les vertébrés adultes présentent, au niveau de ces structures, de nombreuses originalités par rapport aux autres animaux.

L'épiderme

L'épiderme est toujours pluristratifié chez l'adulte (*fig. 6.1.B*). Seule la couche inférieure repose sur la lame basale. C'est l'assise germinative

dont les cellules se divisent pour former les autres couches cellulaires. Chez beaucoup de vertébrés les cellules épidermiques produisent des protéines spécifiques, les **kératines**. Ces dernières s'accumulent dans les cellules au fur et à mesure qu'elles s'éloignent de la couche germinative et provoquent leur mort. Les cellules les plus superficielles forment une couche cornée, plus ou moins épaisse, qui protège l'animal, en particulier contre la déshydratation chez les vertébrés terrestres.

Sous la lame basale épidermique se trouve le derme qui est d'origine mésoblastique.

Le système nerveux

Au cours du développement embryonnaire, le tube nerveux dorsal se dilate à l'avant en un **encéphale** complexe constitué au départ de 3 vésicules successives : **prosencephale**, **mésencéphale** et **rhombencéphale**.

Le prosencéphale se divise ultérieurement en 2 vésicules : **téleencéphale** et **diencéphale**, tandis que le rhombencéphale se divise en **métencéphale** et **myéleencéphale**.

L'encéphale est finalement formé, de l'avant vers l'arrière, de 5 vésicules successives : téleencéphale, diencéphale, mésencéphale, métencéphale et myéleencéphale (*fig. 6.1.A*).

De cet encéphale partent 10 à 12 paires de nerfs crâniens dont certains sont en relation avec des organes sensoriels pairs, les organes olfactifs, visuels, stato-acoustiques. Ces organes sensoriels et l'encéphale sont protégés par un ensemble de pièces squelettiques d'origine mésoblastique, le neurocrâne.

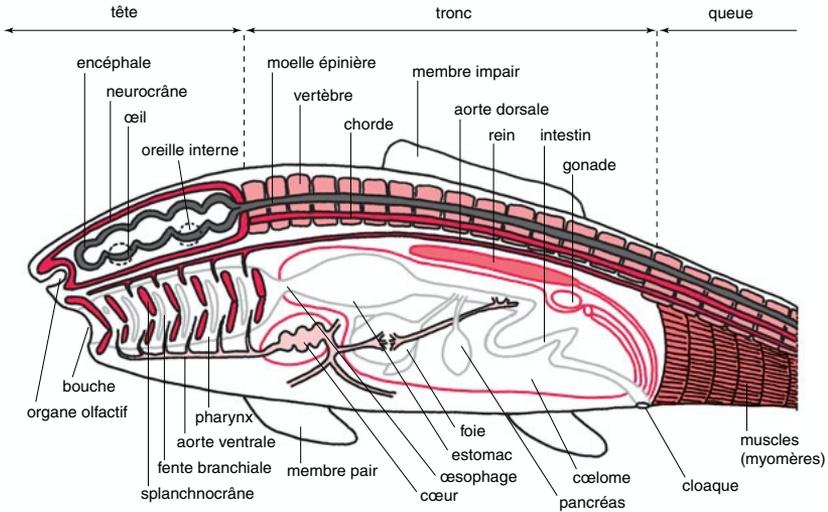
En arrière de l'encéphale, le tube nerveux forme la **moelle épinière** de laquelle partent de nombreuses paires de nerfs rachidiens.

L'encéphale (*fig. 6.2.A et B*)

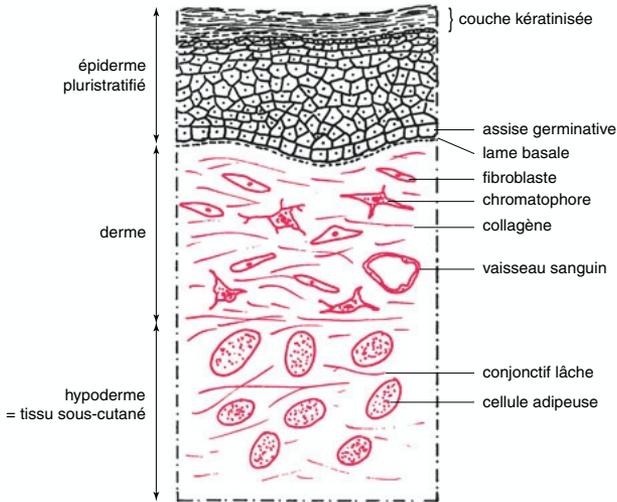
Les différentes vésicules donnent les mêmes structures chez tous les vertébrés, mais la taille et la complexité de ces différentes parties varient selon les groupes considérés.

En se développant chez l'embryon, le téleencéphale émet 2 évaginations qui forment les 2 **hémisphères cérébraux** prolongés par les **lobes olfactifs**. La cavité du téleencéphale est plus ou moins coupée en 2 **ventricules** qui communiquent avec le troisième par les **trous de Monro**. De chaque lobe olfactif part un nerf olfactif qui se rend au sac olfactif.

La cavité du diencéphale forme le troisième ventricule. Son toit s'évagine en organes pariétaux impairs (**organe parapinéal** et **organe pinéal** ou **épiphyse**). Ses parois latérales épaissies forment le **thalamus** ou couches optiques, tandis que son plancher forme l'**hypothalamus** auquel est appendue l'**hypophyse**.



A



B

Figure 6.1

A : Organisation générale d'un vertébré à respiration branchiale. **B :** coupe de téguents de mammifère (vertébré).

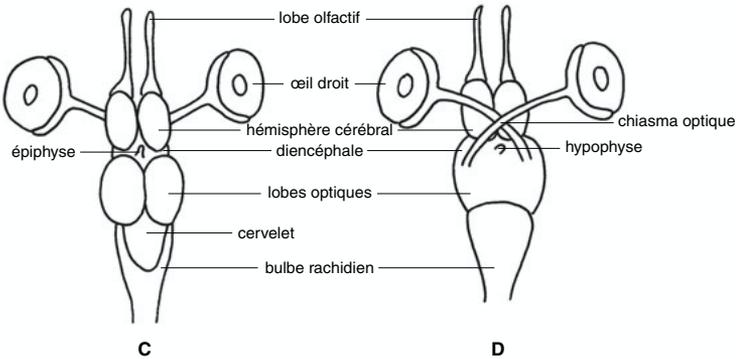
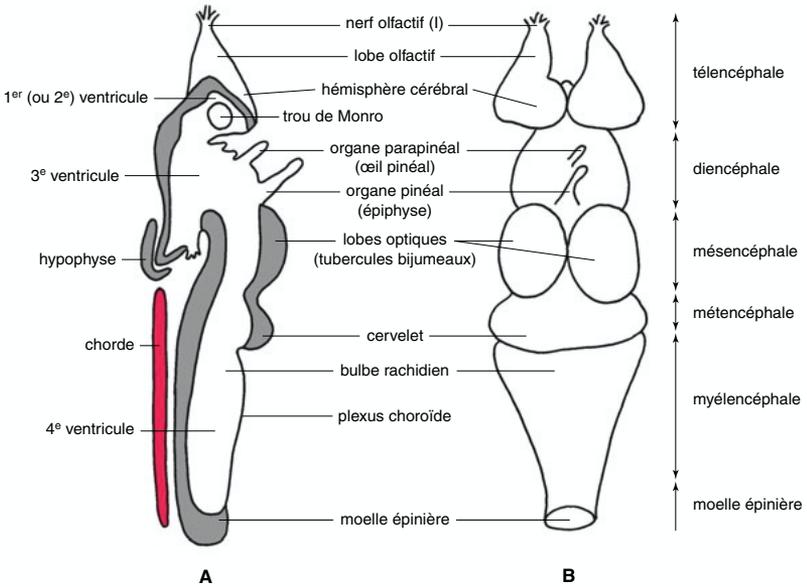


Figure 6.2

A et B : Organisation de l'encéphale d'un embryon de vertébré. **A :** en coupe sagittale. **B :** en vue dorsale. **C et D :** localisation des nerfs optiques chez un téléostéen. **C :** vue dorsale de l'encéphale. **D :** vue ventrale de l'encéphale, chiasma optique.

Le mésencéphale donne les **lobes optiques** (nommés aussi **tubercules bijumeaux** chez les vertébrés non mammaliens et **tubercules quadrijumeaux** chez les mammifères) où aboutissent les nerfs optiques après le **chiasma optique** (*fig. 6.2.C et D*).

Le métencéphale forme le **cervelet**.

Le myélocéphale forme le **bulbe rachidien** creusé du quatrième ventricule, très vaste, recouvert dorsalement par le **plexus choroïde**.

Les nerfs crâniens

Parmi les vertébrés, les **amniotes** possèdent 12 paires de nerfs qui émergent de la boîte crânienne, tandis que les **anamniotes** ne possèdent que les 10 premières paires.

Les nerfs crâniens sont numérotés de I à XII de l'avant vers l'arrière.

Les deux nerfs I (olfactifs) émergent du télencéphale.

Les nerfs II (optiques) sont situés au niveau du diencéphale.

Les nerfs III (oculomoteurs communs), ainsi que les nerfs IV (pathétiques) émergent du mésencéphale.

Les nerfs V (trijumeaux), les nerfs VI (oculomoteurs externes), les nerfs VII (faciaux), les nerfs VIII (acoustiques ou auditifs), les nerfs IX (glossopharyngiens) et les nerfs X (pneumogastriques ou vagues) émergent du rhombencéphale.

Les 2 paires de nerfs caractéristiques des amniotes, les nerfs XI (spinaux) et les nerfs XII (grands hypoglosses) sortent du crâne, mais partent de la moelle épinière, ce sont donc en réalité des nerfs rachidiens.

Les principaux organes sensoriels

Ce sont des structures spécialisées dans la détection des modifications du milieu dans lequel vit l'animal. Ils sont généralement en rapport avec l'extrémité dendritique d'un neurone ganglionnaire (provenant des crêtes neurales) qui transmet l'information, sous forme d'influx nerveux, aux centres nerveux.

L'olfaction

L'olfaction, c'est à dire la détection à distance de substances chimiques, se fait grâce à des invaginations ectodermiques, les sacs olfactifs qui s'ouvrent au niveau des narines externes (*fig. 6.3.A*).

Les sacs olfactifs sont revêtus d'un épithélium olfactif formé de cellules de soutien, de cellules basales et de cellules neurosensorielles ciliées dont les cils, dits atypiques, ne contiennent pas de microtubules centraux (*fig. 6.3.B*). Ces cellules olfactives ne sont pas d'origine épiblastique, ce sont des neurones ganglionnaires bipolaires qui perçoivent les stimuli olfactifs grâce à leurs cils sensoriels, élaborent

un influx nerveux et le transmettent directement aux lobes olfactifs grâce à leurs axones qui forment le nerf I.

Le goût

Les bourgeons du goût ou **neurogemmes**, permettent la détection de substances chimiques par contact. Ils sont formés de cellules de soutien, de cellules basales et de cellules sensorielles d'origine épiblastique pourvues de microvillosités (fig. 6.3.C). Les cellules sensorielles sont innervées par les dendrites de neurones ganglionnaires.

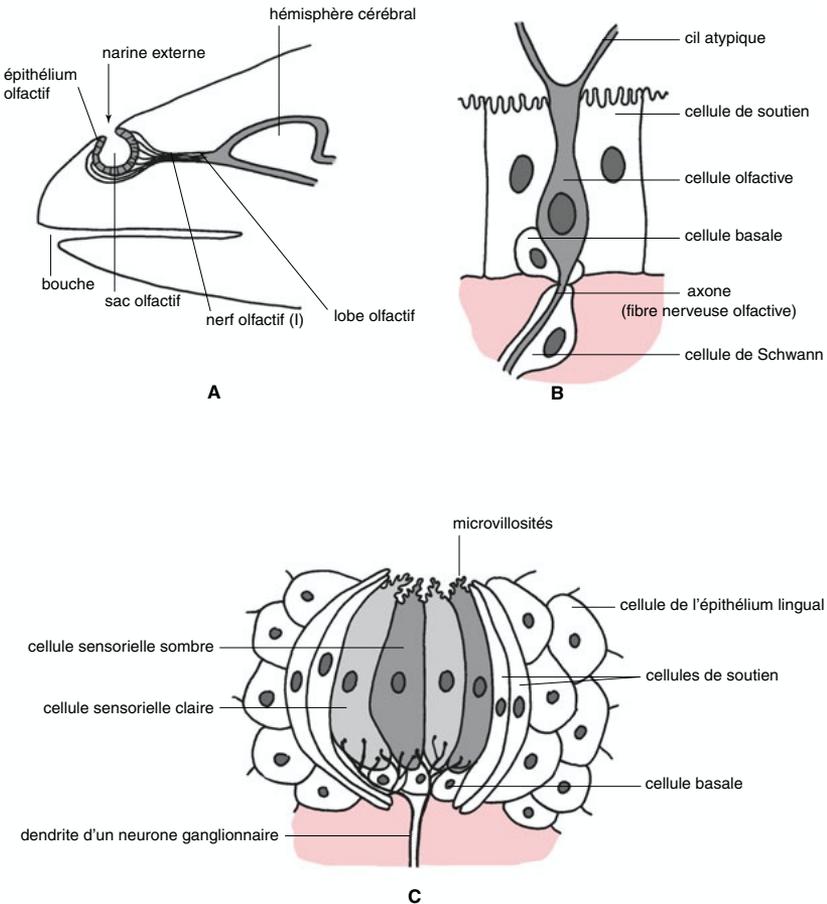


Figure 6.3 Organes des sens des vertébrés (1).

A : organe olfactif d'un téléostéen. **B** : coupe dans la muqueuse olfactive. **C** : coupe dans un bourgeon du goût (neurogemme).

Les bourgeons du goût sont localisés principalement sur la langue et dans la cavité buccale mais peuvent se retrouver à la surface du corps chez les poissons. Les axones des neurones ganglionnaires empruntent le trajet des nerfs VII et IX ainsi que celui du nerf X chez les poissons.

L'audition et l'équilibration

Les organes qui permettent la détection des vibrations sont des mécanorécepteurs. Il en existe 2 types chez les vertébrés : le **système latéral** et l'**organe stato-acoustique**.

Le système latéral (ou de la ligne latérale)

Il n'existe que chez les anamniotes aquatiques. Les récepteurs sensoriels appelés **neuromastes** sont constitués par des plages épithéliales formées de cellules sensorielles ciliées et de cellules de soutien recouvertes par une cupule anhiste (*fig. 6.4.A*). Selon les animaux et leur stade de développement, les neuromastes sont superficiels (*fig. 6.4.B*) ou enfoncés dans des gouttières épidermiques reliées par des canaux qui s'ouvrent à l'extérieur par des pores (*fig. 6.4.C*).

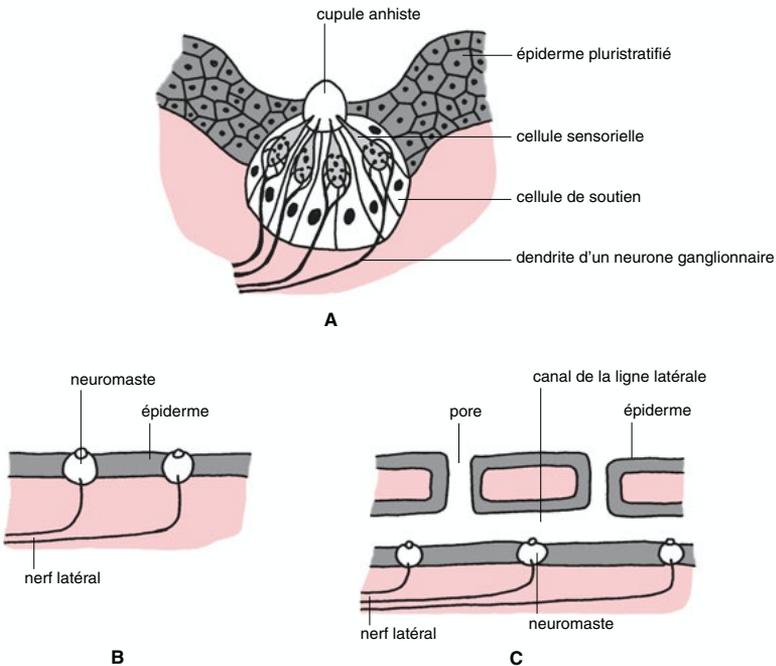


Figure 6.4 Organes des sens des vertébrés (2). La ligne latérale.

A : coupe dans un neuromaste. **B :** neuromastes superficiels. **C :** neuromastes enfoncés.

Les neurones ganglionnaires des neuromastes du tronc et de la queue forment le nerf latéral postérieur, parallèle au nerf X, tandis que ceux des neuromastes céphaliques forment le nerf latéral antérieur parallèle au nerf VII. Les nerfs latéraux aboutissent au cervelet.

L'organe stato-acoustique (labyrinthe membraneux ou oreille interne)

Il existe chez tous les vertébrés, qu'ils possèdent ou non un système latéral. Le **labyrinthe membraneux** est un ensemble de cavités remplies d'un liquide clair, l'**endolymphe** et limitées par un épithélium différencié localement en plages sensorielles. Il provient de la **placode otique** qui se forme chez l'embryon au niveau du rhombencéphale (*fig. 6.5.A*). Cette placode est un épaissement ectodermique qui s'invagine en formant une cavité, la fossette de l'**otocyste** (*fig. 6.5.B*). La fossette se referme en se détachant de l'ectoderme et on obtient une vésicule close, l'otocyste (*fig. 6.5.C*).

Des cellules nerveuses ganglionnaires viennent ensuite innover l'otocyste. Leurs axones forment le nerf VIII.

L'otocyste s'allonge, puis un étranglement le sépare en 2 parties : la partie dorsale constitue la cavité de l'**utricule** qui a seulement un rôle statique (équilibre), tandis que la partie ventrale constitue la cavité du **saccul**e qui joue un rôle à la fois dans l'équilibre et dans l'audition. Un **canal endolympatique** vertical se développe à partir du saccul, près de la communication avec l'utricule (*fig. 6.5.D*).

Au niveau de l'utricule, 2 ou plus généralement 3 diverticules bourgeonnent et se différencient en un système de 2 ou 3 **canaux semi-circulaires** orientés selon les 3 directions de l'espace (*fig. 6.5.E*).

La cavité du saccul s'évagine en un cul-de-sac postérieur, la **lagéna**, qui intervient dans l'équilibre, mais qui est surtout un organe auditif. Chaque canal se renfle en ampoule à l'une de ses extrémités (*fig. 6.5.F*).

Les plages sensorielles sont formées de cellules de soutien et de cellules ciliées atypiques. Il existe 3 types différents de plages sensorielles :

- les crêtes statiques dont la structure ressemble à celle des neuromastes, c'est-à-dire que les cils des cellules sensorielles sont englobés dans une cupule anhiste. Il y a une crête statique dans chaque ampoule des canaux semi-circulaires ;
- les macules statiques dont les cils sont englobés dans une cupule qui contient de très petites concrétions calcaires, les **otoconies**. Il y a 3 macules statiques : une macule utriculaire, une macule sacculaire et une macule lagénaire ;

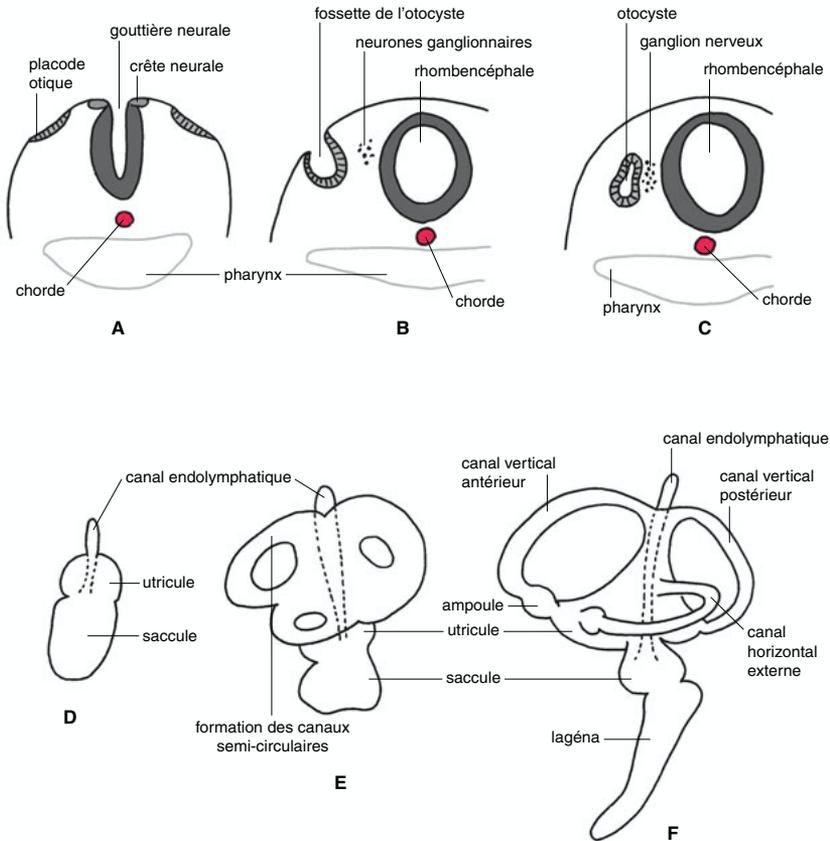


Figure 6.5 Organes des sens des vertébrés (3). L'organe stato-acoustique ou oreille interne.

A : formation de la placode otique. **B** et **C** : invagination de la vésicule de l'otocyste. **D** : formation du saccule, de l'utricule et du canal endolymphatique. **E** : différenciation des canaux semi-circulaires. **F** : formation de la lagéna.

- la papille acoustique (située dans la lagéna) dont les cils sensoriels sont recouverts par une membrane fixée sur les cellules de soutien, la membrane tectrice. La papille acoustique n'existe que chez les **tétrapodes**.

Cette spécialisation des plages sensorielles en organe statique ou acoustique conduit à séparer le labyrinthe membraneux en deux parties sur la base de critères fonctionnels :

- le **vestibule**, organe statique ou d'équilibration comprenant l'utricule, le saccule et les canaux semi-circulaires ;

► la **cochlée**, organe auditif réduit à la lagéna.

Le vestibule statique est une partie constante du labyrinthe membraneux, il est toujours bien développé chez les vertébrés. La cochlée auditive est rudimentaire chez les vertébrés aquatiques à respiration branchiale, elle s'accroît avec le passage à la vie terrestre et atteint son développement maximum chez les mammifères où elle forme le limaçon.

La photosensibilité et la vision

Il existe deux types de cellules photoréceptrices chez les vertébrés : les bâtonnets, plus sensibles à la lumière, mais qui ne permettent pas la vision des couleurs et les cônes qui permettent la vision des couleurs.

Ces cellules photoréceptrices ne sont pas des cellules sensorielles innervées, ni des neurones ganglionnaires, mais des neurones du système nerveux central.

Elles sont caractérisées par la présence d'un segment externe photosensible relié au reste de la cellule par un court étranglement, le segment connectif qui présente la structure d'un cil atypique (*fig. 6.6.A*). Au niveau du segment photosensible, la membrane plasmique s'invagine pour former des disques empilés qui contiennent des photopigments capables d'absorber l'énergie des radiations lumineuses.

À la base de la cellule se trouve le pôle transmetteur qui correspond à une synapse avec un neurone improprement nommé ganglionnaire car il a la même origine que les cellules photoréceptrices (*fig. 6.6.B*).

Les photorécepteurs se forment tous au niveau du diencephale (*fig. 6.6.C et D*). Il peut exister deux yeux latéraux (photosensibilité et vision) et 2 yeux médians dorsaux (photosensibilité seulement).

Les yeux dorsaux

Ils se forment au niveau du toit du diencephale (*fig. 6.6.D*). Aucun vertébré adulte actuel ne possède les deux yeux médians dorsaux. L'œil médian dorsal antérieur ou organe parapinéal n'existe que chez quelques poissons et quelques reptiles (notamment des lézards). L'œil médian dorsal postérieur ou organe pinéal ne conserve ses photorécepteurs que chez quelques poissons, quelques larves d'amphibiens et quelques reptiles. Chez les autres vertébrés, il perd ses photorécepteurs et devient un organe glandulaire, l'épiphyse.

Le plus souvent, chez les espèces qui possèdent un œil médian, le crâne est percé d'un orifice, le **foramen pariétal**. L'œil médian forme alors une vésicule extra-crânienne recouverte par un épithélium non pigmenté qui laisse passer la lumière.

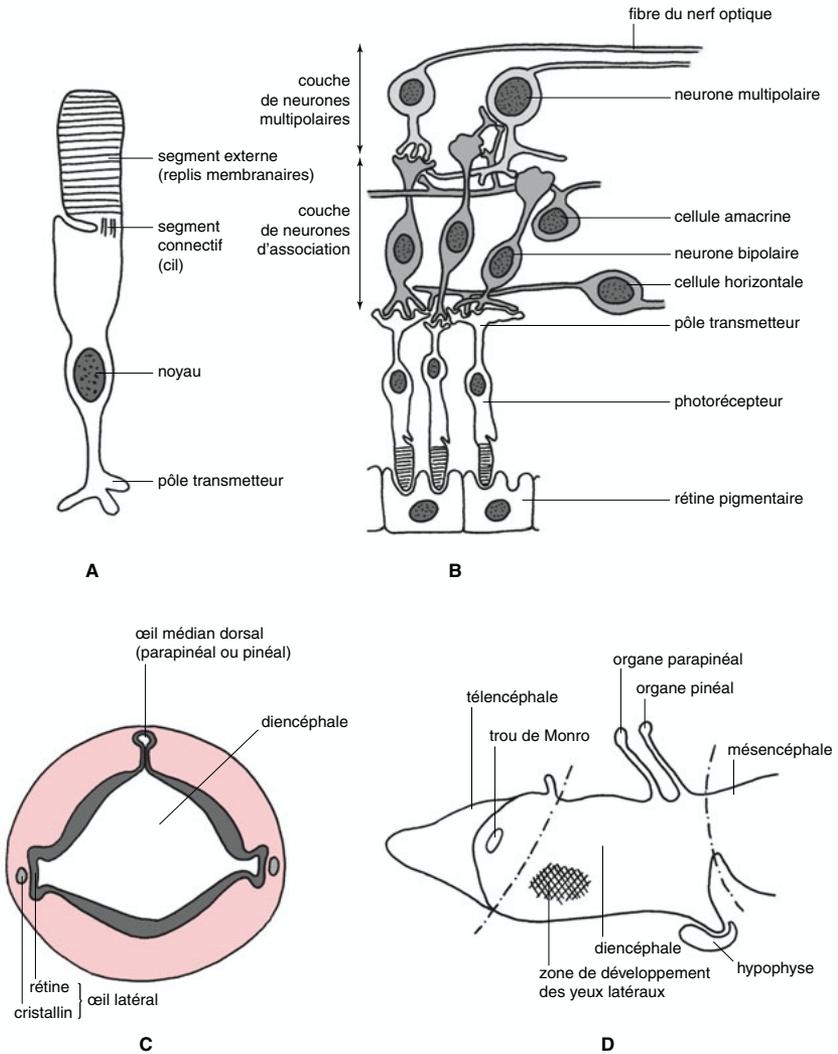


Figure 6.6 Organes des sens des vertébrés (4). Photosensibilité et vision.

A : schéma d'une cellule photoréceptrice (bâtonnet). **B** : coupe de rétilne. **C** et **D** : localisation des différents types d'yeux. **C** : coupe transversale au niveau du diencephale. **D** : coupe longitudinale de l'encéphale.

Les yeux latéraux

Ils se forment au niveau des murs du diencephale (fig. 6.6.C). Ce sont des organes photosensibles et visuels. Ils sont très complexes et l'étude des différentes étapes de leur développement permet de mieux comprendre leur organisation.

Dans un premier temps, le diencephale émet 2 diverticules latéraux, les vésicules optiques primaires (fig. 6.7.A). Ces diverticules se pédiculisent et s'élargissent à leur extrémité. Ils entrent en contact avec l'épiderme qui s'épaissit et forme la placode cristallinienne (fig. 6.7.B).

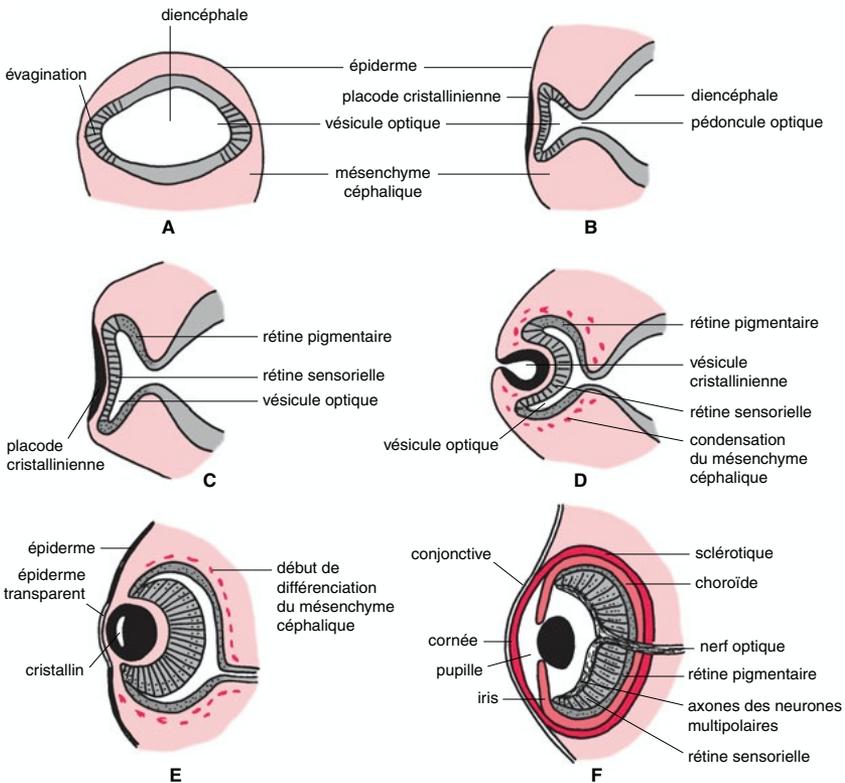


Figure 6.7 Organes des sens des vertébrés (5). Différentes étapes de la différenciation des yeux latéraux des vertébrés.

A : formation des vésicules optiques. **B :** pédiculisation des vésicules optiques et formation de la placode cristallinienne. **C :** début de l'invagination du cristallin. **D :** invagination de la vésicule optique autour du cristallin. **E :** différenciation de la rétine, début d'organisation du mésenchyme céphalique. **F :** mise en place de la sclérotique, de la cornée, de la choroïde, de l'iris et du nerf optique.

Puis les vésicules optiques se dépriment en cupule, leur face interne s'épaissit, c'est la future rétine sensorielle, tandis que leur face externe reste plus mince et se charge de pigments, c'est la future rétine pigmentaire (*fig. 6.7.C*).

La placode cristalliniennne s'invagine aussi et forme une vésicule qui se pédiculise et se détache de l'épiderme, c'est le cristallin dont la cavité centrale s'oblitére progressivement (*fig. 6.7.D*).

Le mésenchyme céphalique commence alors à se différencier autour de la cupule rétinienne (*fig. 6.7.E*) tandis que la rétine sensorielle s'organise en plusieurs couches : une couche de cellules photoréceptrices du côté de la rétine pigmentaire et 2 couches de neurones (*fig. 6.6.B*). Les axones de la dernière couche de neurones forment le nerf optique qui se dirige vers l'encéphale en empruntant l'ancien trajet du pédoncule de la vésicule optique pour aboutir dans les lobes optiques (*fig. 6.7.F*).

Le mésenchyme céphalique forme 2 couches autour de l'œil : la choroïde et la sclérotique.

La **choroïde**, couche nourricière pigmentée, riche en vaisseaux sanguins forme l'**iris** dans la région antérieure. L'iris vient s'appliquer sur le cristallin en ménageant une ouverture circulaire, la pupille.

La **sclérotique** plus résistante, entoure complètement l'œil. Dans la région antérieure elle est transparente et forme la **cornée**. L'épiderme qui recouvre la cornée est lui aussi transparent, c'est la **conjonctive**. Les paupières sont des replis cutanés mobiles qui permettent l'ouverture ou la fermeture de l'œil (*fig. 6.8*).

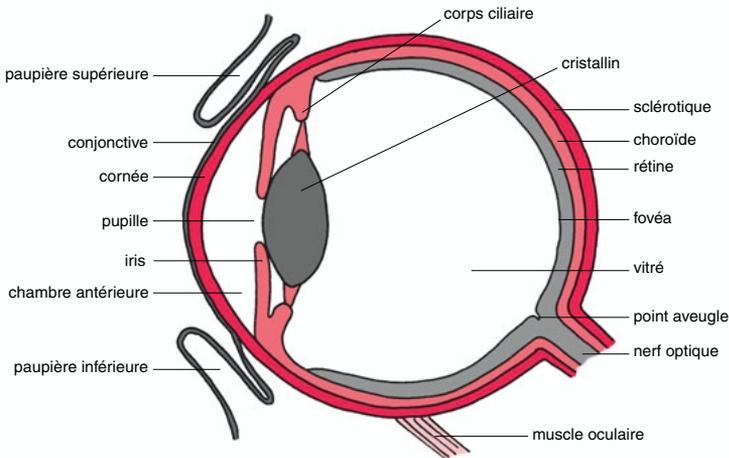


Figure 6.8 Organes des sens des vertébrés (6). Organisation de l'œil humain.



Encart 6. Espace et organes des sens

Lors de séjours de l'homme en état de micropesanteur au cours de vols orbitaux, les fonctions sensorielles peuvent être perturbées.

L'exemple du mal de l'espace illustre particulièrement bien cette situation. Il se manifeste après le décollage, dès les premières minutes passées en micropesanteur. Il atteint plus de la moitié des spationautes, malgré la sélection très sévère et le long entraînement auxquels ils sont soumis. Il persiste durant 2 à 4 jours, voire plus, selon les sujets. Les mécanismes physiologiques du mal de l'espace ne sont pas encore parfaitement élucidés. L'hypothèse la plus probable est celle d'un conflit sensoriel, engendré par les modifications des stimulations sensorielles, en particulier les stimulations visuelles et vestibulaires : absence de référence haut-bas en micropesanteur ; déplacements des otoconies des macules liés à des mouvements brusques de la tête ; mouvements de l'endolymphe au niveau des crêtes ampullaires des canaux semi-circulaires. D'autres récepteurs sensoriels intervenant dans l'orientation spatiale sont à prendre également en compte : les récepteurs cutanés encapsulés du tact, et plus particulièrement ceux de la sole plantaire qui est moins sollicitée en micropesanteur ; les récepteurs musculaires et articulaires de l'appareil locomoteur. Le mal de l'espace peut affecter temporairement les performances du spationaute, et ceci est plus particulièrement marqué lors des missions de courte durée.

Au retour sur terre sont observés des troubles de la posture et de l'équilibre, des vertiges, surtout après des missions spatiales de longue durée. Si ces troubles sont, pour une bonne part, liés aux effets de la micropesanteur sur l'appareil cardio-vasculaire et la modification de la répartition des fluides internes (sang, lymphe), ainsi que sur l'appareil locomoteur (fonte musculaire et osseuse), l'appareil de l'équilibre est aussi impliqué. Un long séjour dans l'espace pourrait altérer les otoconies de l'oreille interne. Des expériences menées avec des rats ou des pleurodèles (batraciens urodèles) adultes ayant séjourné plusieurs mois dans l'espace ont mis en évidence une modification de la morphologie de leurs otoconies. Certaines ont un aspect normal, mais d'autres sont de taille réduite, comme si leur croissance avait été brutalement stoppée. Cette observation suggère que les troubles vestibulaires en micropesanteur pourraient provenir non seulement de perturbations fonctionnelles dans les centres nerveux de l'équilibre, mais peut-être aussi de modifications structurales au niveau même de l'appareil vestibulaire.

L'œil des vertébrés comprend donc des structures d'origine ectoblastique :

- la rétine et le nerf optique qui dérivent du neuroblaste. C'est la partie nerveuse de l'œil qui assure la réception des stimuli visuels et la transmission de l'influx nerveux. La rétine est de type inversé. La fovéa est le point de la rétine où l'acuité visuelle est maximale tandis que le point aveugle, point d'émergence du nerf optique, ne possède pas de photorécepteurs ;
- le cristallin, système optique de l'œil est d'origine épiblastique ainsi que la conjonctive.

L'œil est également formé de structures d'origine mésoblastique :

- la sclérotique et la cornée ;
- la choroïde et l'iris. En s'appliquant sur le cristallin, l'iris partage l'œil en 2 chambres, une chambre antérieure contenant l'humeur aqueuse et une chambre postérieure remplie par le corps vitré.

Le globe oculaire est maintenu dans l'orbite par les muscles oculomoteurs qui s'insèrent sur la sclérotique.

Le toucher

Les stimuli tactiles et thermiques sont perçus au niveau de terminaisons nerveuses libres ou de corpuscules sensoriels (récepteurs encapsulés) dont la forme et la localisation sont très variables selon les groupes.

6.2 DIFFÉRENCIATION DU MÉSOBLASTE

Après la mise en place de la corde médio-dorsale au stade **neurula** (fig. 6.9.A), le mésoblaste latéral se découpe progressivement en 3 parties (fig. 6.9.B) :

- les somites dorsaux ;
- les **néphrotomes** ou pièces intermédiaires, parties plus étroites situées en dessous des somites. Somites et néphrotomes sont métamérisés ;
- les **lames latérales**, non métamérisées, creusées d'une cavité cœlomique.

Cette disposition typique n'est pas présente sur toute la longueur du corps, ce qui permet de distinguer 3 parties dans le corps des vertébrés (fig. 6.1.A) : la tête, le tronc et la queue.

La tête est limitée en arrière par l'extrémité postérieure du neurocrâne. Elle contient l'encéphale et le pharynx. La métamérie des somites y est très altérée, même effacée. Les néphrotomes ne s'individualisent pas et les lames latérales se dissocient précocement sans former de cavité cœlomique.

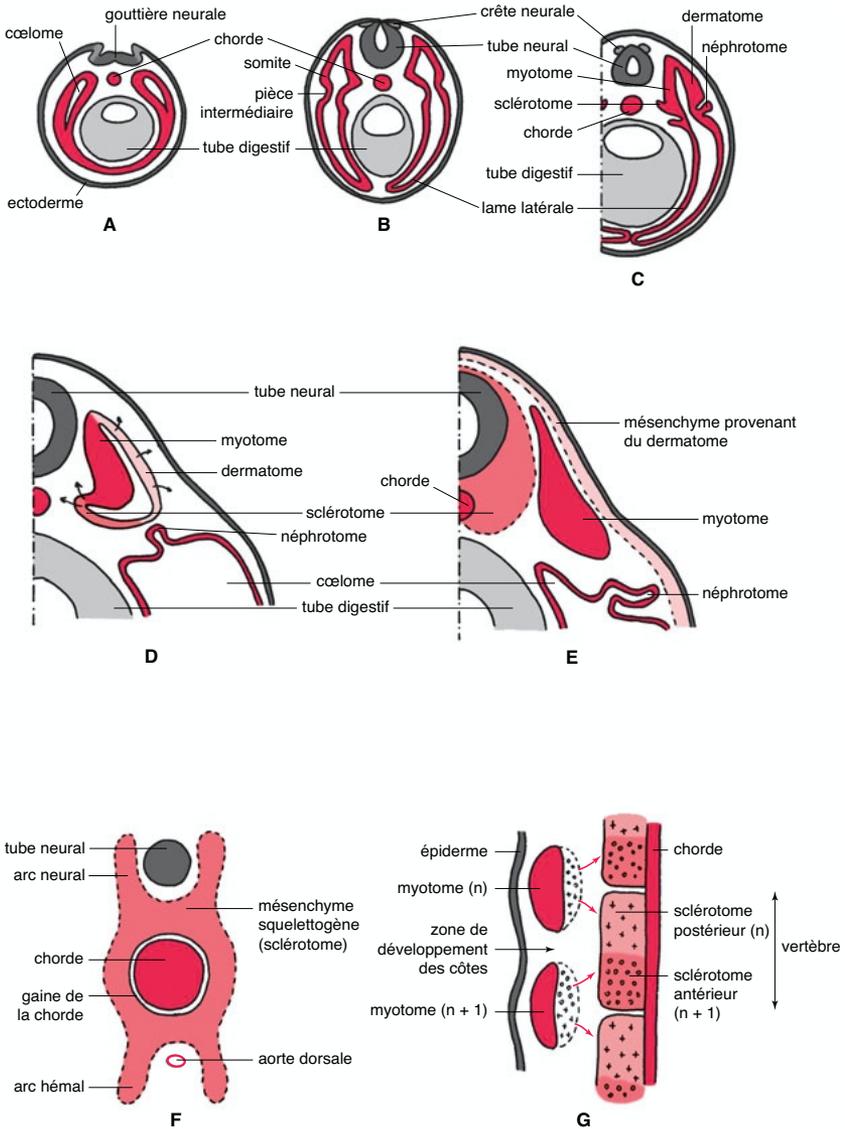


Figure 6.9 Formation de la colonne vertébrale chez les vertébrés.

A à E : étapes successives de la différenciation du mésoblaste latéral chez un embryon de batracien. **A** : neurula moyenne. **B** : neurula âgée. **C** : stade du bourgeon caudal. **D** et **E** : stades ultérieurs. **F** : formation des arcs vertébraux à partir du mésenchyme squelettogène. **G** : formation des vertèbres à partir des somites.

Le tronc renferme le coelome et les viscères (cœur, appareil digestif, appareil uro-génital) qui ne s'étendent généralement pas au-delà du **cloaque** (orifice commun où aboutissent l'anus, les conduits urinaires et les conduits génitaux). Le mésoblaste y est tout à fait typique.

La queue, au-delà du cloaque, est essentiellement musculieuse. Les somites sont métamérisés comme dans le tronc mais, comme dans la tête, les néphrotomes ne s'individualisent pas et les lames latérales se dissocient sans donner de cavité coelomique.

Chez les vertébrés, le mésoblaste donne des structures qui n'ont pas d'équivalent chez les autres animaux. Parmi ces structures le squelette occupe une place importante dans le corps des vertébrés.

Le squelette

Les différents éléments du squelette sont constitués par des variétés de tissu mésenchymateux : le tissu conjonctif, le tissu cartilagineux qui existe déjà chez d'autres animaux (par exemple au niveau du « crâne » des céphalopodes) et le tissu osseux propre aux vertébrés.

La plus grande partie du squelette provient des somites. Ces derniers présentent 3 parties (*fig. 6.9.C*) :

- le **sclérotome** qui participe à la formation du squelette axial (colonne vertébrale) ;
- le **myotome** qui donne les masses musculaires ;
- le **dermatome** qui donne le derme et les os d'origine dermique.

Le squelette axial (colonne vertébrale)

Dans la suite du développement embryonnaire (*fig. 6.9.D*), les somites se séparent des pièces intermédiaires, puis le sclérotome produit un tissu mésenchymateux fibreux, le mésenchyme squelettogène, qui entoure la corde (*fig. 6.9.E*). Ce tissu forme ensuite 2 bandes latéro-dorsales qui entourent le tube neural en formant l'**arc neural** et 2 bandes latéro-ventrales qui entourent l'aorte en formant l'**arc hémal** (*fig. 6.9.F*). L'arc neural se referme au-dessus du tube neural qui devient la moelle épinière ; l'arc hémal reste ouvert sauf dans la queue où il se referme.

Les arcs s'associent à la corde pour former les vertèbres, l'ensemble des vertèbres forme la colonne vertébrale ou squelette axial. En général la corde n'est plus visible chez l'adulte (les modalités de formation des vertèbres varient d'un groupe de vertébrés à l'autre, elles seront détaillées lors de l'étude des différents groupes).

Chez tous les vertébrés, chaque vertèbre est formée par la moitié postérieure du sclérotome d'un somite et par la moitié antérieure du

sclérotome du somite suivant (*fig. 6.9.G*). La métamérie de la colonne vertébrale alterne donc avec celle de la musculature.

Les vertèbres sont généralement en contact avec les côtes. Les côtes sont des baguettes squelettiques métamérisées qui se développent, au niveau du tronc, dans les cloisons conjonctives situées entre les masses musculaires, donc entre les somites. Elles proviennent elles aussi du mésenchyme squelettogène des sclérotomes. Du côté dorsal elles s'insèrent au milieu des vertèbres sur lesquelles elles sont soit soudées, soit articulées. Du côté ventral, elles sont soit libres, soit soudées au sternum.

Le **sternum** se forme indépendamment des côtes, il n'existe pas toujours (pas de sternum chez les poissons, ni chez les serpents). Chez certains oiseaux, il est très développé et porte une carène médio-ventrale, le bréchet.

Côtes et sternum ont un rôle de protection pour le cœur et les poumons. La présence d'une cage thoracique solide permet aux membres antérieurs de réaliser des mouvements étendus.

Le squelette appendiculaire (membres)

Chez la plupart des vertébrés, la locomotion est assurée par des membres formés de plusieurs segments (plurisegmentaires). Les membres sont de 2 types :

- les membres de type nageoire ou membres **ptérygiens**,
- les membres de type marcheur pentadactyle (5 doigts) ou membres **chiridiens**.

Les nageoires sont de 2 types : les nageoires impaires et les nageoires paires. Les membres chiridiens sont toujours pairs.

Les membres sont soutenus par un squelette, le squelette appendiculaire.

Les membres impairs sont reliés plus ou moins directement à la colonne vertébrale, tandis que les membres pairs sont articulés avec des pièces squelettiques qui forment les ceintures (ou squelette zonal) ce qui permet leurs mouvements.

Le squelette des membres et des ceintures provient de la somatopleure et du dermatome. Dans certains cas le myotome peut également participer à leur formation.

Les nageoires

Les nageoires, qu'elles soient impaires (*fig. 6.10 A*) ou paires (*fig. 6.10 B*) sont des replis cutanés soutenus par des rayons squelettiques de 2 types :

- les rayons endosquelettiques profonds ou radiaux sur lesquels s'insère la musculature de la nageoire. Leurs bases peuvent fusionner en un nombre variable de pièces basales ;
- les rayons exosquelettiques qui soutiennent la partie périphérique non musculaire de la nageoire.

Le membre chiridien (fig. 6.10.C)

Il comprend 3 segments articulés :

- le segment proximal ou **stylo-pode** articulé avec la ceinture,
- le segment moyen ou **zeugopode**,
- le segment distal ou **autopode**.

Les noms couramment utilisés pour désigner les différentes parties des membres dépendent de leur situation sur le corps de l'animal. Ainsi le stylo-pode correspond au bras dans le membre antérieur, à la cuisse dans le membre postérieur. Il comporte un seul os, l'humérus dans le bras, le **fémur** dans la cuisse.

Le zeugopode correspond à l'avant-bras dans les membres antérieurs. Il comporte 2 os : le **radius**, situé du côté antérieur ou interne selon l'orientation du membre, et le cubitus ou ulna, situé du côté postérieur ou externe. Dans le membre postérieur, le zeugopode correspond à la jambe. Les 2 os sont le **tibia**, antérieur ou interne et le péroné (appelé aussi fibula) postérieur ou externe.

L'autopode correspond à la main pour le membre antérieur ou au pied pour le membre postérieur. Il comporte 3 sous-régions :

- le **basipode** (poignet ou cheville),
- le **métapode** (paume de la main ou plante du pied),
- l'**acropode** (phalanges des doigts ou des orteils).

Chacune de ces parties est formée de plusieurs os.

Le basipode comprend au maximum 12 os répartis sur 3 rangs. Le premier rang est formé de 3 os : le radial, l'intermédiaire et l'ulnaire dans le membre antérieur, le tibial, l'intermédiaire et le fibulaire dans le membre postérieur. Le deuxième rang est formé de 4 os centraux et le troisième rang de 5 carpiens (ou tarsiens).

Le métapode comporte 5 métacarpiens (ou métatarsiens).

L'acropode regroupe les phalanges des doigts. Le doigt I est situé du côté du radius (ou du tibia), il est donc antérieur ou interne, il est nommé pouce ou pollex pour la main, hallux pour le pied. Dans les deux cas il n'est formé que de deux os. Les quatre autres doigts possèdent trois phalanges. Certains animaux (grenouille, éléphant) présentent un doigt surnuméraire avant le doigt I, il est nommé prépollex ou préhallux.

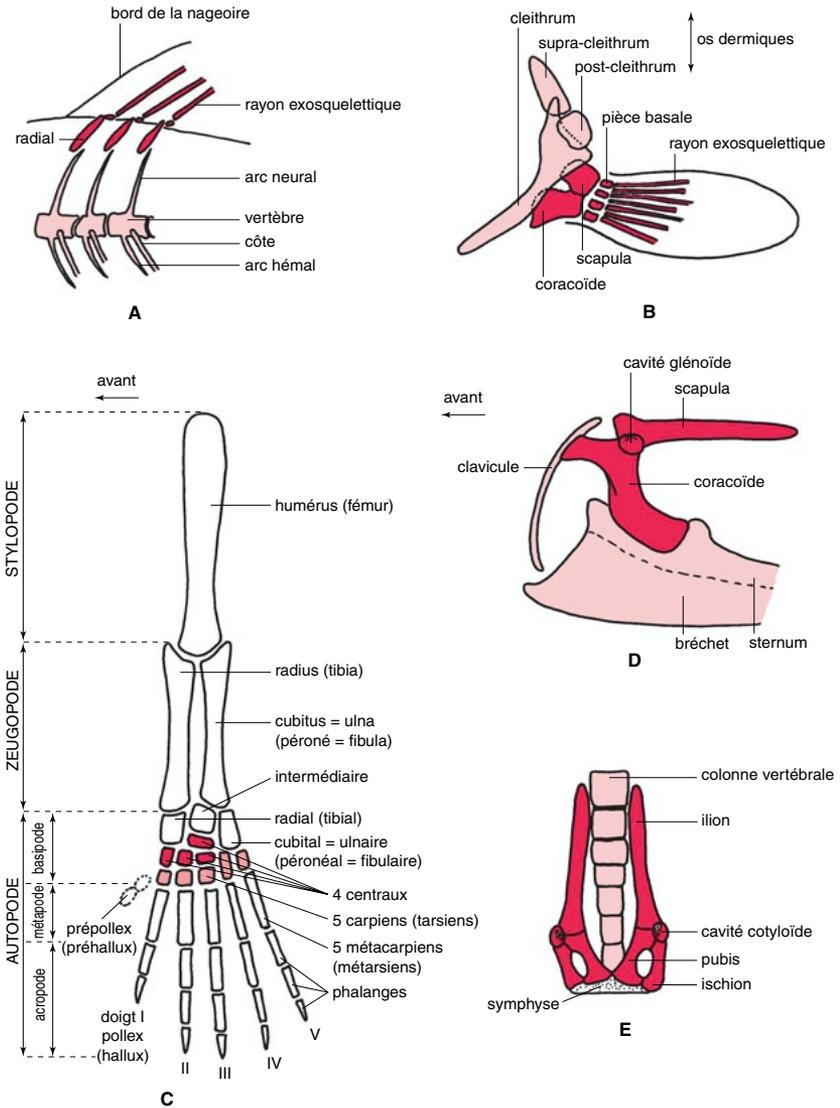


Figure 6.10 Ceintures et membres des vertébrés.

A : nageoire impaire de téléostéen. **B :** nageoire pectorale de téléostéen. **C :** membre chirodien. **D :** ceinture pectorale (scapulaire) d'oiseau. **E :** ceinture pelvienne (bassin) de mammifère.

Les vertébrés qui possèdent 2 paires de membres chirodiens sont des tétrapodes.

Le squelette zonal (ou ceintures)

Les membres pairs s'attachent au corps par des ceintures situées dans la musculature pariétale : la **ceinture scapulaire** ou thoracique ou pectorale pour les membres antérieurs, la **ceinture pelvienne** ou abdominale pour les membres postérieurs.

La ceinture scapulaire (fig. 6.10.B et D)

Elle est composée de chaque côté du corps par 2 ou 3 os :

- la **scapula** dorsale qui n'est jamais soudée à la colonne vertébrale,
- le **coracoïde** postéro-ventral,
- le **pro-coracoïde**, antéro-ventral. Ce dernier est absent chez beaucoup de vertébrés (fig. 6.10.B).

Le point de rencontre de ces 3 os (ou 2 s'il n'y a pas de pro-coracoïde) forme la **cavité glénoïde** (où s'articule l'humérus du membre chirodien). À ces 3 os de base peuvent s'ajouter des os supplémentaires d'origine dermique (os de membrane). Le plus couramment présent est la **clavicule** qui relie le sternum à la scapula ou au coracoïde (fig. 6.10.D). La clavicule n'est jamais en relation avec la cavité glénoïde.

La ceinture pelvienne (fig. 6.10.E)

Elle est formée de chaque côté du corps par 3 os qui existent chez tous les vertébrés :

- l'**ilion** dorsal,
- le **pubis** antéro-ventral,
- l'**ischion** postéro-ventral.

Le point de rencontre de ces 3 os forme la **cavité cotyloïde** où s'articule le fémur.

Les 2 ischions et les 2 pubis peuvent se réunir médio-ventralement pour former des symphyses (la **symphyse pubienne** est la plus fréquente). Chez les tétrapodes, la ceinture pelvienne est souvent nommée bassin.

Le squelette céphalique (crâne)

Sur le plan anatomique on distingue le **neurocrâne** qui entoure l'encéphale et les organes sensoriels, et le **splanchnocrâne** qui entoure la cavité buccale et le pharynx (fig. 6.1.A).

Le neurocrâne

Il est formé de 2 parties : le paléocrâne et le néocrâne. Le paléocrâne se forme à partir du mésenchyme squelettogène des 4 premiers somites. Il est complété à l'arrière par la transformation des vertèbres suivantes qui forment la région occipitale ou néocrâne. La limite entre le paléocrâne et le néocrâne est marquée par la sortie du nerf X.

Le neurocrâne (*fig. 6.11.A et B*) forme une boîte percée d'orifices, en particulier un orifice postérieur pour la sortie de la moelle épinière (foramen magnum) et les orifices de sortie des nerfs crâniens.

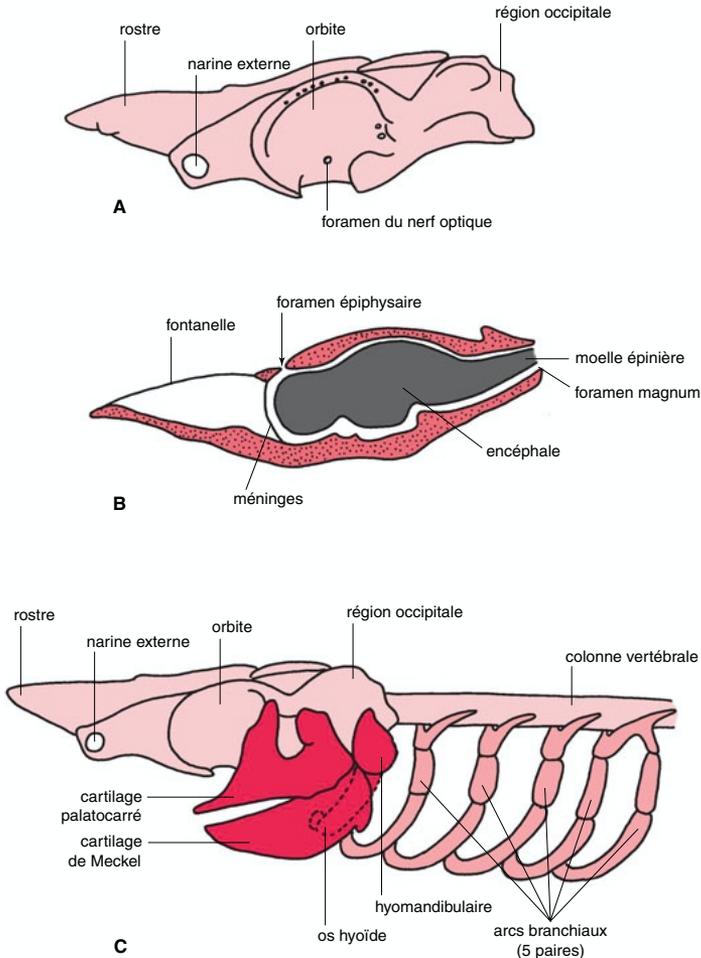


Figure 6.11 Le crâne des vertébrés (exemple des chondrichthyens).

A : neurocrâne vu de profil. **B :** neurocrâne en coupe sagittale. **C :** relations entre le neurocrâne et le splanchnocrâne.

Le splanchnocrâne

Il provient du squelette viscéral, constitué par les arcs viscéraux (généralement au nombre de 7 paires, sauf chez certains requins qui en ont 8 et même 9 paires).

Chez les **gnathostomes**, vertébrés à mâchoire articulée, le premier arc viscéral ou **arc mandibulaire** se divise en 2 (*fig. 6.11.C*). La première partie, située du côté dorsal, est le cartilage palato-carré. C'est un os horizontal qui s'applique contre la base du crâne et forme le rebord squelettique supérieur de la bouche. La deuxième partie, le cartilage de Meckel, est oblique et forme la mâchoire inférieure ou mandibule.

Le deuxième arc ou **arc hyoïde** se divise également en 2. Il donne une partie dorsale ou os hyomandibulaire qui intervient dans la suspension de la mâchoire inférieure au crâne. La partie ventrale ou os hyoïde reste indépendante.

Les arcs viscéraux suivants portent les branchies chez les vertébrés aquatiques à respiration branchiale. Ils portent alors le nom d'arcs branchiaux. Ils sont formés chacun de 4 pièces articulées réunies ventralement par une pièce impaire. Chez les vertébrés à respiration pulmonaire, ils régressent au cours du développement embryonnaire.

L'appareil uro-génital

L'appareil urinaire

L'excrétion est assurée par 2 reins, formés de tubules urinaires ou **néphrons** qui élaborent l'urine et par 2 canaux évacuateurs : les **uretères** qui aboutissent généralement au cloaque. Ces canaux peuvent se réunir pour former une vessie.

Les néphrons et les uretères se développent à partir des pièces intermédiaires ou néphrotomes (*fig. 6.9.C, D et E*). Chez l'embryon les néphrons sont métamérisés, mais la disposition métamérique ne se voit plus chez l'adulte car il se forme au cours du développement 2 ou 3 reins successifs nommés **pronéphros**, **mésonephros** et **métanéphros**.

Le pronéphros

Il se développe à partir des néphrotomes proches de la tête. Dans chacun d'eux, le feuillet pariétal (la somatopleure) se soulève et se creuse en un tubule urinaire qui communique avec le coelome par un **néphrostome** cilié (*fig. 6.12.A*). Les tubules se recourbent vers l'arrière et se rejoignent pour former l'uretère primaire ou **canal de Wolff** (*fig. 6.12.B et C*). L'uretère primaire s'allonge et vient s'ouvrir à l'extérieur au niveau du cloaque. La splanchnopleure se soulève

également et forme le **glomérule de Malpighi** irrigué par une artériole provenant de l'aorte (*fig. 6.12.A*).

Dans la suite du développement les relations entre le tubule urinaire, le glomérule et le cœlome peuvent varier. On observe ainsi 4 types différents de néphrons : les néphrons ouverts à glomérule extranéphronique (*fig. 6.12.D*), les néphrons ouverts à glomérule intranéphronique (*fig. 6.12.E*), les néphrons fermés glomérulés (*fig. 6.12.F*) et les néphrons fermés aglomérulés (*fig. 6.12.G*).

En général le pronéphros n'existe que chez les embryons et il n'est pas toujours fonctionnel. Il peut subsister chez les adultes, mais il est très rarement fonctionnel.

Le mésonéphros

Il se développe à partir des néphrotomes suivants ; chacun d'entre eux forme un tubule qui fusionne avec l'uretère primaire (*fig. 6.12.H*). Le glomérule se branche directement sur le tubule. Chaque tubule bourgeonne de nouveaux tubules, ce qui efface peu à peu la métamérie.

Le métanéphros

Il n'existe que chez les amniotes. Il se forme à partir des 3 derniers néphrotomes. Ces derniers fusionnent en un amas qui grossit beaucoup et dans lequel se forment de nombreux néphrons (*fig. 6.12.H*). Ces néphrons sont reliés directement au cloaque par un uretère secondaire formé par un bourgeonnement de l'extrémité cloacale de l'uretère primaire en direction du métanéphros.



Ne pas confondre les termes néphrostome et néphrotome. Le néphrostome (de stome = bouche) correspond à l'ouverture du néphron dans le cœlome. Ce terme est également utilisé pour les métanéphridies des protostomiens. Le néphrotome (de tome = couper) correspond à la partie du mésoderme latéral qui se détache des somites pour former les reins.

L'appareil génital

La reproduction asexuée est totalement inconnue chez les vertébrés, ils se reproduisent uniquement par voie sexuée.

Les vertébrés sont généralement gonochoriques. Les gamètes sont produits dans une paire de gonades (testicules ou ovaires). Leur transport est assuré par une paire de voies génitales ou gonoductes (spermiductes ou oviductes). La fécondation est externe (seulement si elle se réalise en milieu aquatique), ou interne, ce qui nécessite généralement la différenciation d'organes copulateurs permettant l'introduction des gamètes mâles dans les voies génitales femelles.

L'appareil génital est en étroites relations avec l'appareil excréteur. Les gonades se développent au voisinage du mésonéphros.

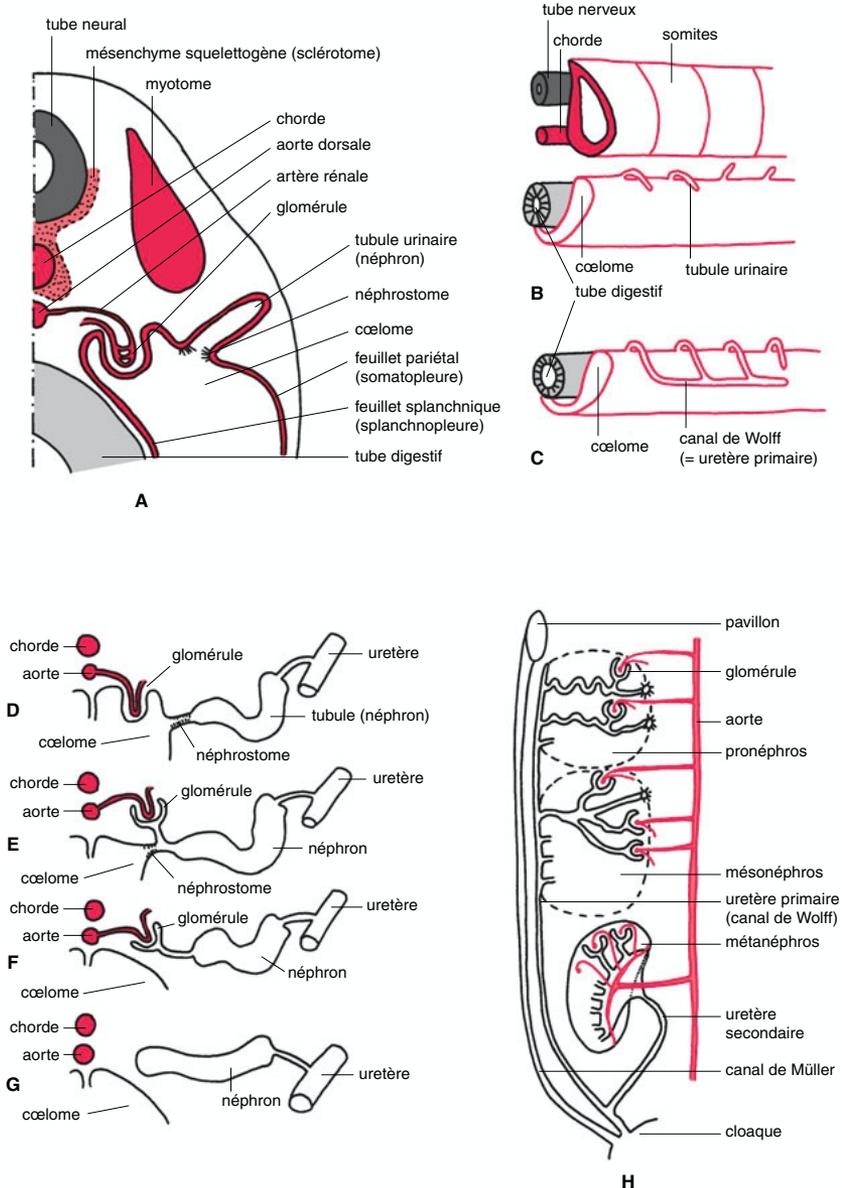


Figure 6.12 L'appareil urinaire des vertébrés.

A : différenciation d'un néphron. **B** et **C** : deux étapes de la formation de l'uretère primaire (ou canal de Wolff). **D** : néphron ouvert à glomérule extranéphronique. **E** : néphron ouvert à glomérule intranéphronique. **F** : néphron fermé gloméculé. **G** : néphron fermé agloméculé. **H** : position respective des 3 reins successifs des vertébrés.

Les gonades

Ce sont des organes mixtes provenant de la colonisation d'une ébauche mésoblastique provenant de l'épithélium coelomique dorsal, les **crêtes génitales** (stériles, mais qui ont un rôle nourricier) par des cellules germinales d'origine endoblastique.

Les premières cellules germinales ou cellules germinales primordiales apparaissent à des stades très précoces du développement embryonnaire dans des territoires endoblastiques bien précis, comme par exemple les macromères du pôle végétatif des embryons d'amphibiens (*fig. 6.13.A*) ou le sac vitellin de l'embryon humain. Leur destinée dépend obligatoirement de leur installation dans les crêtes génitales. Elles effectuent donc une migration (*fig. 6.13 B et C*) vers ces ébauches qu'elles colonisent (*fig. 6.13.D*) et dans lesquelles elles pourront évoluer en gamètes.

Au début du développement les gonades sont indifférenciées et totalement identiques dans les 2 sexes, puis, en fonction du sexe génétique des individus, les gonades se différencient en testicule ou en ovaire, tandis que les cellules germinales se différencient en gamètes mâles ou femelles.

Les conduits génitaux (ou gonoductes)

Ils se mettent en place, chez les mâles comme chez les femelles, pendant le stade indifférencié. Puis, selon le sexe génétique de l'individu, l'un des 2 systèmes persiste et se différencie, tandis que l'autre régresse et généralement disparaît.

Le gonoducte mâle (*fig. 6.13.E*) est formé par le canal de Wolff ou uretère primaire. Ce dernier est utilisé comme **canal déférent** (ou spermiducte) chez les mâles de tous les vertébrés. S'il s'agit de vertébrés chez lesquels le rein adulte est un mésonéphros, le canal de Wolff sert à la fois d'uretère et de spermiducte, c'est donc un urospermiducte. Chez les mâles qui ont un métanéphros avec un uretère secondaire, le canal de Wolff ne sert plus au passage de l'urine, c'est uniquement un spermiducte.

Le gonoducte femelle est un nouveau canal qui se met en place pendant la phase indifférenciée, le **canal de Müller** (*fig. 6.13.F*). Il se développe à partir d'une invagination de l'épithélium coelomique en forme d'entonnoir au niveau du pronéphros. Cet entonnoir reste ouvert dans le coelome et constitue le pavillon de l'oviducte. L'extrémité aveugle du canal s'allonge vers l'arrière en longeant le canal de Wolff et va s'ouvrir, indépendamment du canal de Wolff, dans le cloaque. Chez les femelles qui possèdent un mésonéphros, le canal de Wolff subsiste pour éliminer l'urine. Chez les femelles qui possèdent un métanéphros, le canal de Wolff régresse.

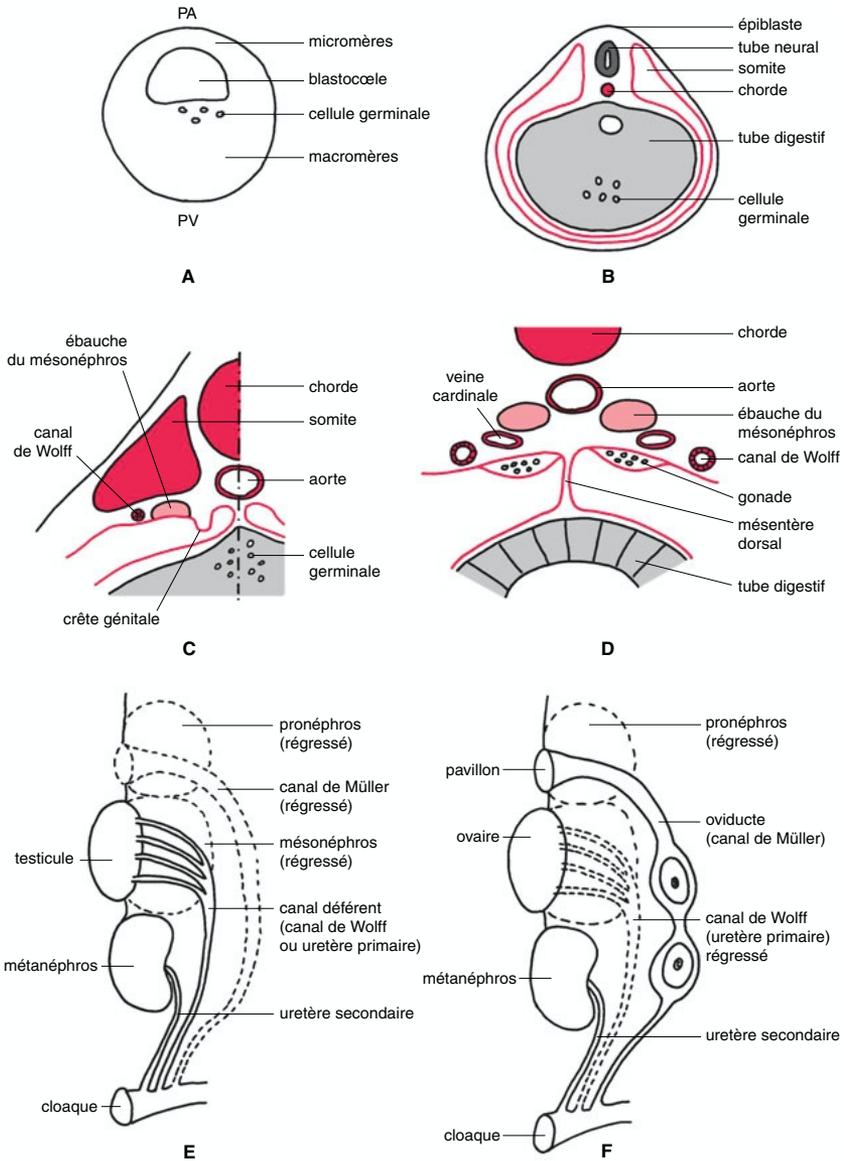


Figure 6.13 L'appareil génital des vertébrés.

A à D : différentes étapes de la colonisation des crêtes génitales par les cellules germinales chez un batracien (**A** : stade gastrula. **B** : stade neurula. **C** : formation des crêtes génitales stériles. **D** : gonade au stade indifférencié). **E** : appareil uro-génital d'un mâle amniote. **F** : appareil uro-génital d'une femelle amniote.

PA = pôle animal, PV = pôle végétatif.

En général, chez les mâles, la différenciation des testicules entraîne la régression des canaux de Müller. La régression est le plus souvent totale, toutefois quelques vestiges peuvent subsister chez certains vertébrés adultes.

L'appareil circulatoire

Il se différencie à partir de la splanchnopleure. On distingue 2 systèmes circulatoires : le système sanguin et le système lymphatique.

Le système circulatoire sanguin

Il est formé d'un ensemble de canaux, les vaisseaux sanguins, dans lesquels circule un liquide, le sang. Le liquide est mis en mouvement par un organe contractile qui joue le rôle de pompe, le cœur.

C'est un système clos car, au niveau des organes, les vaisseaux communiquent entre eux par un réseau de capillaires. Il est donc entouré, sur toute sa surface, par un endothélium. Mis à part les cellules sanguines, les cellules du corps ne sont jamais en contact direct avec le sang, l'endothélium s'interpose toujours entre elles et le sang.

Le rôle du sang est de répartir dans le corps le dioxygène et les nutriments, de prendre en charge les déchets du métabolisme cellulaire pour les conduire aux organes excréteurs et de distribuer les hormones aux organes cibles.

Comme chez tous les chordés, le sang circule de l'avant vers l'arrière dans un ou plusieurs vaisseaux dorsaux et revient vers l'avant par un système de vaisseaux ventraux. Le cœur est situé du côté ventral, à l'avant de l'animal, un peu en arrière du pharynx (*fig. 6.1.A*).

Les vaisseaux qui sortent du cœur sont nommés artères (circulation centrifuge), ceux qui amènent le sang au cœur sont des veines (circulation centripète).



Pour attribuer le nom de veine ou d'artère à un vaisseau sanguin le seul critère valable est le sens de circulation du sang par rapport au cœur. Il ne faut pas tenir compte du degré d'oxygénation du sang. Les termes « sang artériel » pour désigner du sang bien oxygéné et celui de « sang veineux » pour désigner du sang peu oxygéné, sont utilisés couramment mais ils ne sont pas corrects. En effet il existe des veines qui transportent du sang oxygéné (les veines pulmonaires) et des artères qui transportent du sang non oxygéné (l'artère pulmonaire ou l'aorte ventrale).

Le sang contient différents types de cellules sanguines :

- des globules rouges ou érythrocytes, porteurs d'un pigment respiratoire, l'hémoglobine. Ils assurent le transport du dioxygène. Ils possèdent toujours un noyau, sauf chez les mammifères où ils sont souvent nommés hématies. Les globules rouges ne sortent jamais des vaisseaux sanguins ;

- des globules blancs ou leucocytes (il en existe 5 types avec des rôles différents chez les mammifères). La plupart d'entre eux peuvent sortir des vaisseaux pour aller dans les tissus. Ils sont considérés comme des cellules conjonctives migratrices.

Le cœur est composé, chez l'embryon, de 4 cavités successives : **sinus veineux**, **atrium**, **ventricule** et **bulbe**. Ces 4 cavités sont présentes chez les vertébrés aquatiques à respiration branchiale, mais le passage à la vie aérienne et le développement de la respiration pulmonaire entraînent le cloisonnement du cœur en 2 moitiés : une moitié gauche qui transporte le sang oxygéné et une moitié droite qui transporte le sang non oxygéné. Le cloisonnement du cœur n'est pas toujours complet, si bien que sa structure varie d'un groupe à un autre (l'atrium se cloisonne en 2 **oreillettes**, mais le ventricule n'est pas toujours cloisonné).

L'appareil circulatoire varie donc beaucoup selon les groupes, et surtout en fonction du mode de respiration (branchial ou pulmonaire). Il sera étudié au fur et à mesure de l'étude des différents plans d'organisation de vertébrés.

Le système lymphatique

Son rôle est de drainer la lymphe interstitielle qui se trouve en excès dans les tissus. Il est formé de capillaires clos qui naissent dans les organes. Ces capillaires s'unissent en vaisseaux qui vont se jeter dans le système circulatoire au niveau de grosses veines. C'est un système uniquement centripète, les vaisseaux du **système lymphatique** sont tous des veines.

Chez certains animaux, la grenouille par exemple, les veines lymphatiques peuvent se dilater pour former des sinus (ou sacs) lymphatiques.

Les ganglions lymphatiques sont des renflements situés sur les vaisseaux lymphatiques. Chez certains vertébrés, la paroi des veines lymphatiques est contractile et forme des cœurs lymphatiques.

6.3 DIFFÉRENCIATION DE L'ENDOBLASTE

Comme chez tous les chordés, il se différencie en 2 parties : le pharynx à l'avant et le tube digestif à l'arrière.

Le pharynx

Il est percé (au moins chez l'embryon) de fentes viscérales situées entre les arcs viscéraux du splanchnocrâne (*fig. 6.1.A*).

Chez les vertébrés aquatiques à respiration branchiale, des lamelles branchiales richement vascularisées se développent sur les arcs viscéraux. Les fentes viscérales deviennent alors des fentes branchiales. Ces dernières communiquent directement avec l'extérieur et non par

l'intermédiaire d'une cavité péribranchiale comme chez les urochordés et les céphalochordés.

Les vertébrés à respiration aérienne possèdent des **poumons**. Ces derniers proviennent également du pharynx, ils se développent à partir d'un diverticule impair ventral qui bourgeonne en arrière de la dernière fente branchiale (fig. 6.14.A). Ce diverticule se divise ensuite en 2 ébauches qui s'allongent dans la cavité générale en repoussant la splanchnopleure (fig. 6.14.B). La splanchnopleure produit un mésenchyme qui double l'épithélium pulmonaire endoblastique. Ce dernier forme des alvéoles, tandis qu'un important réseau vasculaire se développe dans le mésenchyme. La splanchnopleure forme la plèvre viscérale.

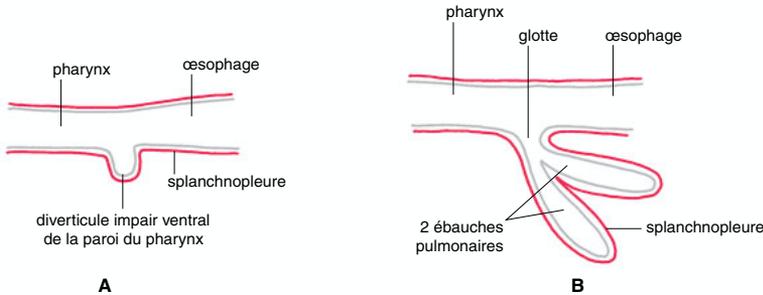


Figure 6.14 Formation des poumons chez les vertébrés.

A : évagination impaire de la paroi ventrale du pharynx. **B** : dédoublement de l'ébauche.

Le tube digestif

Il est d'origine endoblastique, mais comme chez la plupart des triploblastiques, il possède un stomodéum et un proctodéum d'origine ectoblastique.

Le stomodéum donne la cavité buccale qui contient la plupart du temps une langue et des dents, tandis que le proctodéum donne le cloaque.

Le pharynx fait suite à la cavité buccale, puis on a l'œsophage, l'estomac et l'intestin (fig. 6.1.A). La bouche et le pharynx sont utilisés pour la préhension et la réception des aliments. L'œsophage a un rôle de conduction. L'estomac est un organe de stockage des aliments ingérés où commence la digestion enzymatique (sécrétion d'une protéase, la pepsine). La digestion s'achève dans l'intestin qui assure également l'absorption des nutriments. L'élimination des déchets non digérés s'effectue au niveau du rectum qui débouche soit directement à l'extérieur par l'anus, soit le plus souvent dans un cloaque où aboutissent également les conduits urinaires et les conduits génitaux.

À ce tube digestif s'ajoutent 3 types de glandes digestives :

- les glandes salivaires au niveau de la bouche (elles n'existent pas toujours, par exemple les vertébrés aquatiques comme les poissons n'ont souvent que des cellules à mucus isolées dans l'épithélium buccal) ;
- le **foie**, situé au niveau de la région antérieure de l'intestin (duodénum), sécrète la bile. Cette dernière ne contient pas d'enzymes, mais joue un rôle important dans la digestion des graisses en activant la lipase et en émulsionnant les lipides. Par ailleurs le foie joue un rôle important dans le métabolisme intermédiaire c'est-à-dire la synthèse ou la dégradation de molécules complexes comme le glycogène par exemple ;
- le **pancréas**, situé un peu plus en arrière, a lui aussi 2 fonctions : la partie exocrine sécrète de nombreuses enzymes qui sont déversées dans l'intestin (une amylase, une lipase et une protéase, la trypsine), tandis que la partie endocrine sécrète des hormones : le glucagon et l'insuline.



POINTS CLEFS

- L'épiderme des vertébrés est pluristratifié et ses cellules synthétisent de la kératine.
- Le tube nerveux dorsal se dilate à l'avant pour former l'encéphale constitué de 5 vésicules successives : télencéphale, diencéphale, mésencéphale, métencéphale et myélocéphale. Dix à douze paires de nerfs crâniens partent de l'encéphale. Dans le tronc et la queue le tube nerveux forme la moelle épinière d'où partent les nerfs rachidiens.
- Les organes des sens sont très développés chez les vertébrés, en particulier l'organe stato-acoustique (oreille interne) et l'organe visuel (yeux latéraux).
- Le squelette (d'origine mésoblastique) occupe un volume important du corps. Le tissu osseux n'existe que chez les vertébrés. La colonne vertébrale qui s'organise autour de la corde est le caractère qui permet de différencier les vertébrés des autres chordés. Elle maintient le corps et protège la moelle épinière. Les membres qui assurent la locomotion, sont soit de type nageoire (membres ptérygiens) ou de type marcheur pentadactyle (membres chirodiens). Ils s'attachent au corps par des ceintures. Le neurocrâne protège l'encéphale et les organes sensoriels, tandis que le splanchnocrâne soutient la cavité buccale et le pharynx.
- L'excrétion est assurée par 2 reins et 2 uretères. Les reins se développent à partir des pièces intermédiaires ou néphrotomes (d'origine mésoblastique). Trois types de reins peuvent être observés : le pronéphros chez les

embryons ; le mésonéphros chez les anamniotes adultes et chez les embryons d'amniotes ; le métanéphros chez les amniotes adultes. L'urine produite par le pro- et le mésonéphros est évacuée par l'uretère primaire ou canal de Wolff, celle produite par le métanéphros par l'uretère secondaire.

- Les gonades se développent au voisinage du mésonéphros. Les conduits génitaux se forment très tôt, alors que les gonades sont encore indifférenciées. Le gonoducte mâle est le canal de Wolff. Le gonoducte femelle est le canal de Müller.
- L'appareil circulatoire est entièrement clos. Les contractions du cœur mettent le sang en mouvement dans les vaisseaux. Le sang circule de l'avant vers l'arrière dans des vaisseaux dorsaux et de l'arrière vers l'avant dans des vaisseaux ventraux. La circulation est centrifuge dans les artères, centripète dans les veines.
- L'endoblaste forme le pharynx à l'avant et le tube digestif à l'arrière. L'appareil respiratoire (branchies ou poumons) se différencie au niveau du pharynx.

QCM/QROC

Pour chaque paragraphe indiquez-la ou les réponses exactes.

6.1 L'épiderme des vertébrés adultes est :

- a) unistratifié ;
- b) pluristratifié ;
- c) d'origine endoblastique.

6.2 L'encéphale des vertébrés est :

- a) d'origine neuroblastique ;
- b) formé au départ de 3 vésicules : le prosencéphale, le mésencéphale et le métencéphale ;
- c) protégé par le splanchnocrâne.

6.3 Parmi les organes des sens :

- a) le labyrinthe membraneux appartient au système latéral ;
- b) les neuromastes sont les organes du goût ;
- c) la sclérotique et la choroïde de l'œil sont des dérivés mésodermiques.

6.4 Le squelette axial :

- a) est formé par l'ensemble des vertèbres ;
- b) dérive du dermatome ;
- c) présente une métamérie qui alterne avec celle des somites.

6.5 Le membre chiridien est :

- a) formé de 3 segments articulés (stylopode, zeugopode, autopode) ;
- b) directement relié à la colonne vertébrale ;
- c) présent chez tous les vertébrés.

6.6 L'appareil urinaire :

- a) assure l'élimination des déchets toxiques solubles, issus du métabolisme cellulaire ;
- b) est constitué par 2 reins et 2 spermiductes ;
- c) est constitué par le mésonéphros chez les amniotes.

6.7 L'appareil circulatoire des vertébrés :

- a) est un système ouvert ;
- b) comprend des artères où le sang est toujours bien oxygéné ;
- c) comporte un cœur creusé de 4 cavités qui sont, de l'arrière vers l'avant, le sinus veineux, l'atrium, le ventricule et le bulbe.

6.8 Les poumons des vertébrés :

- a) proviennent d'une évagination dorsale de l'œsophage ;
- b) sont tapissés par un épithélium pulmonaire d'origine endoblastique ;
- c) communiquent avec une cavité péribranchiale.

SOLUTIONS

- 6.1 Réponse **b**).
- 6.2 Réponse **a**).
- 6.3 Réponse **c**).
- 6.4 Réponses **a**) et **c**).
- 6.5 Réponse **a**).
- 6.6 Réponse **a**).
- 6.7 Réponse **c**).
- 6.8 Réponse **b**).



Organisation des principaux types de vertébrés

PLAN

- 7.1 L'organisation des pétromyzontidés
- 7.2 L'organisation des chondrichthyens
- 7.3 L'organisation des téléostéens
- 7.4 L'organisation des batraciens
- 7.5 L'organisation de type reptilien
- 7.6 L'organisation des oiseaux
- 7.7 L'organisation des mammifères

OBJECTIFS

Décrire les caractéristiques morphologiques et anatomiques des principaux groupes de vertébrés.

7.1 L'ORGANISATION DES PÉTRYMYZONTIDÉS

Ce sont des vertébrés aquatiques à respiration branchiale, dépourvus de mâchoire (agnathes) et de membres pairs (apodes). Ils sont anamniotes et **hétérothermes**, c'est-à-dire que leur température corporelle varie en fonction de celle de leur environnement.

Morphologie externe

Les **pétromyzontidés**, communément appelés **lamproies** possèdent une bouche circulaire en forme de ventouse. Ils ont des yeux latéraux et une seule narine médiane. Leur corps est allongé, ils sont apodes, c'est à dire qu'ils ont des nageoires impaires (nageoire dorsale et nageoire caudale), mais pas de nageoires paires (*fig. 7.1.A*). Ils présentent latéralement 7 paires d'orifices branchiaux, ce qui leur a valu le nom de « flûtes à 7 trous ».

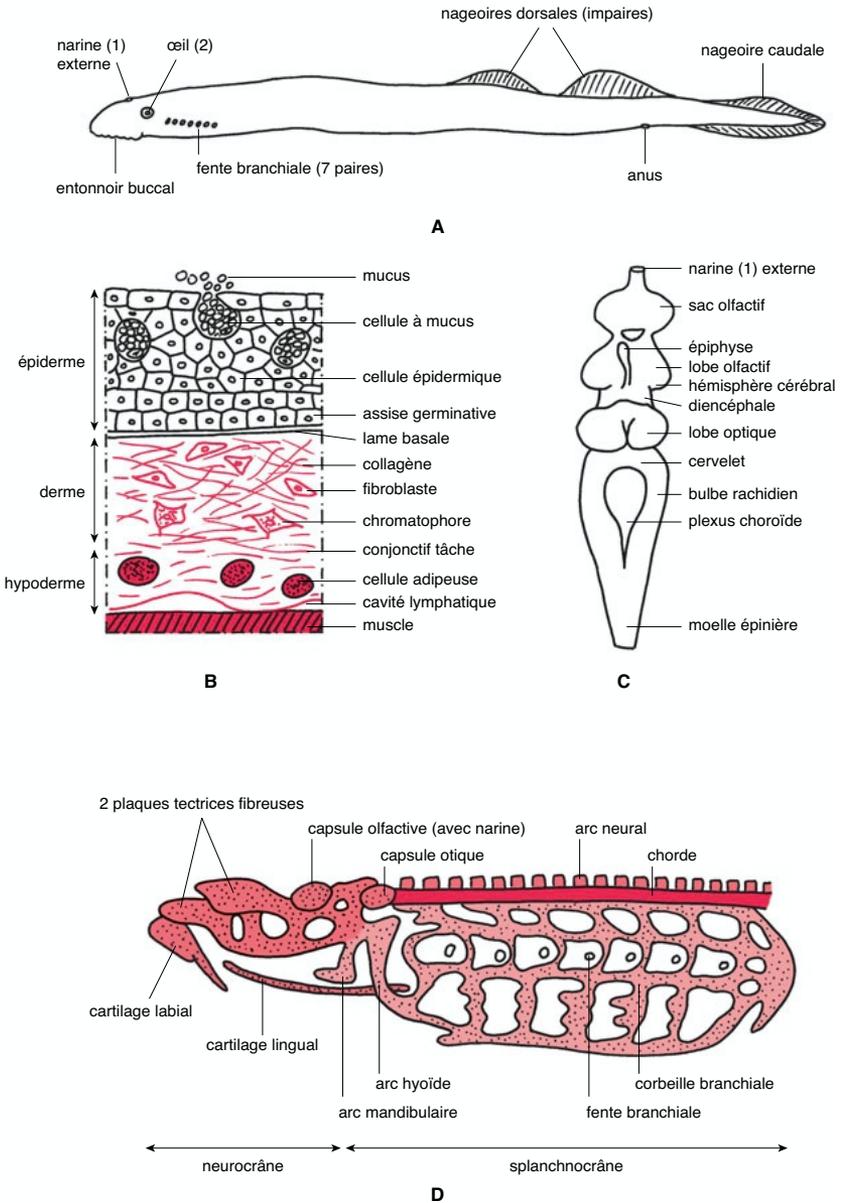


Figure 7.1 Organisation des pétromyzontidés (1).

A : morphologie externe. **B :** coupe de tégument. **C :** encéphale en vue dorsale. **D :** squelette crânien.

Anatomie interne

Les téguments

Leur épiderme est nu, il ne produit pas de couche cornée. Il contient de nombreuses cellules à mucus qui viennent déverser leur contenu à sa surface. Le tissu sous-cutané est creusé de vastes cavités lymphatiques (*fig. 7.1.B*).

Le squelette

Il reste cartilagineux et ne s'ossifie jamais. La chorde persiste chez l'adulte, mais des arcs neuraux se développent à partir du mésenchyme squelettogène. Ils protègent la moelle épinière et forment, avec la chorde, un début de colonne vertébrale (*fig. 7.1.D*).

Le crâne est fermé dorsalement par du tissu fibreux. Les arcs viscéraux qui soutiennent les branchies forment une corbeille. La langue et la bouche ont un squelette cartilagineux.

Le système nerveux

Les hémisphères cérébraux sont très petits et les lobes olfactifs très gros (*fig. 7.1.C*). Il n'y a qu'un seul sac olfactif. Le diencephale, les lobes optiques et le cervelet sont peu développés. Le bulbe rachidien est bien développé. Dix paires de nerfs crâniens partent de l'encéphale.

Les organes des sens sont comparables à ceux des chondrichthyens ou des téléostéens (*voir § 7.2 ou 7.3*), sauf l'oreille interne qui n'a que 2 canaux semi-circulaires au lieu de 3.

Le système digestif

Les lamproies se fixent sur un poisson pour en sucer le sang grâce à leur bouche en forme d'entonnoir tapissé de dents cornées. La langue râpeuse agit comme un piston (*fig. 7.2.A*). Le pharynx est très court, l'œsophage est muni de valves qui empêchent le reflux du sang avalé. Il n'y a pas d'estomac. L'intestin contient une **valvule spirale** comme celle des chondrichthyens (*voir § 7.2*). Il existe des glandes salivaires qui débouchent sous la langue, la salive contient une substance anti-coagulante.

L'appareil circulatoire

Le sang provenant des organes arrive au cœur par le sinus veineux, il passe dans l'atrium, dans le ventricule, dans le bulbe puis dans l'**aorte ventrale** (*fig. 7.2.A*). Cette dernière se ramifie en 7 paires d'artères branchiales afférentes appelées également **arcs aortiques** car elles longent les arcs viscéraux.

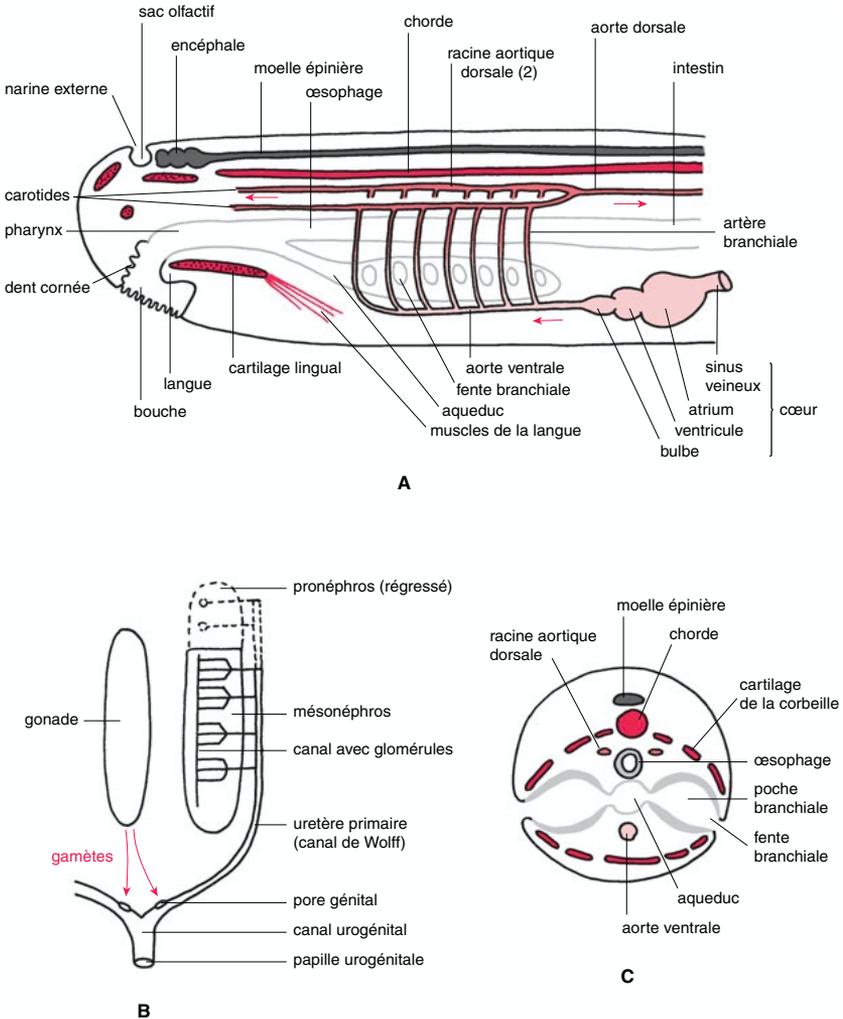


Figure 7.2 Organisation des pétromyzontidés (2).

A : coupe sagittale. **B** : appareil uro-génital (d'après Beaumont et Cassier). **C** : coupe transversale au niveau des poches branchiales.

Le sang est oxygéné au niveau des poches branchiales, il est repris dorsalement par 2 **racines aortiques dorsales** qui envoient le sang vers la tête par les carotides et qui fusionnent en arrière en formant l'aorte dorsale. Le sang oxygéné est ensuite distribué aux organes par les ramifications de l'**aorte dorsale**.

L'appareil respiratoire

L'appareil respiratoire s'isole du pharynx. Un diverticule médian, l'**aqueduc** ou canal branchial ventral se ramifie dans 7 paires de poches branchiales qui s'ouvrent à l'extérieur par 7 paires d'orifices branchiaux (*fig. 7.2.A et C*).

En principe, chez les vertébrés aquatiques à respiration branchiale, l'eau entre par la bouche et ressort par les fentes branchiales, mais lorsque la lamproie est fixée sur un autre animal par sa ventouse buccale, l'eau entre et sort par les fentes branchiales.

L'appareil uro-génital

Les adultes ont des reins de type mésonéphros (*fig. 7.2.B*). Les 2 uretères se réunissent en un canal impair qui aboutit en arrière de l'anus. Les lamproies n'ont pas de cloaque.

Au cours du développement embryonnaire les 2 ébauches génitales fusionnent en une gonade impaire qui s'étend sur presque toute la longueur du corps. Il n'y a pas de conduits génitaux : les gamètes tombent dans le coelome et passent dans le canal excréteur impair par 2 pores.

7.2 L'ORGANISATION DES CHONDRICHTHYENS

Les chondrichthyens (et les téléostéens qui seront étudiés au § 7.3) sont communément appelés « poissons ». Ce terme qui n'a aucune valeur systématique, désigne l'ensemble des vertébrés gnathostomes, anamniotes, hétérothermes qui se déplacent à l'aide de nageoires. Ils sont généralement aquatiques et respirent à l'aide de branchies. Les chondrichthyens (poissons cartilagineux) possèdent comme leur nom l'indique, un squelette entièrement cartilagineux. Ce caractère les sépare totalement des téléostéens dans la classification phylogénétique.

Morphologie externe

Les **chondrichthyens** sont essentiellement représentés par les requins (*fig. 7.3.A*) et les raies (*fig. 7.3.B*). Ils possèdent une paire de nageoires pectorales (elles forment les ailes de la raie) et une paire de nageoires pelviennes. Ils ont le plus souvent 4 nageoires impaires, 2 dorsales, une caudale et une anale. La nageoire caudale est dissymétrique, de type hétérocerque (*fig. 7.3.G*). La bouche et les narines sont du côté ventral. Les fentes branchiales, au nombre de 5 paires (sauf chez certains requins) sont latérales chez les requins et ventrales chez les raies dont le corps est aplati.

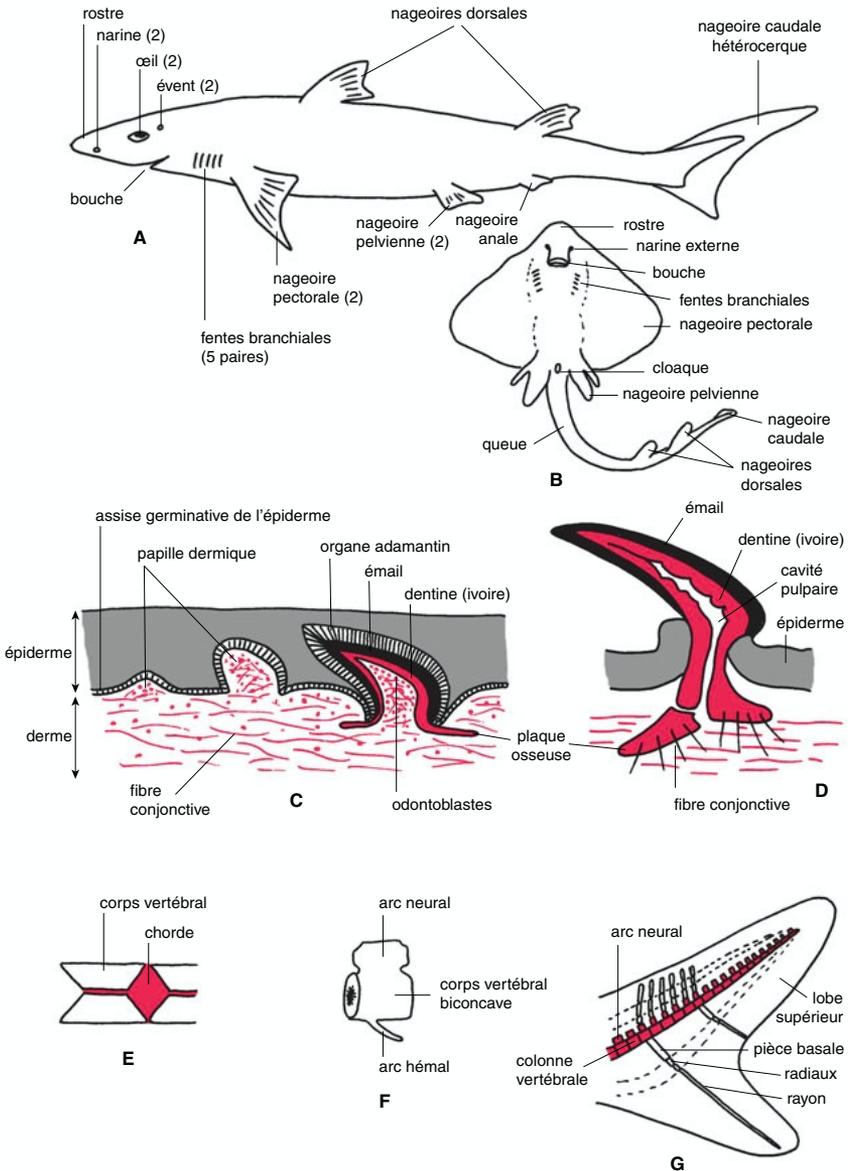


Figure 7.3 Organisation des chondrichthyens (1).

A : requin vu de profil. **B :** raie vue par la face ventrale. **C :** différentes étapes de la formation d'une écaille placode. **D :** écaille placode. **E :** coupe sagittale dans la colonne vertébrale. **F :** vertèbre vue de profil. **G :** nageoire caudale hétérocerque.

Anatomie interne

Les téguments

L'épiderme n'est pas kératinisé, il est riche en cellules à mucus. La peau est rendue rugueuse par la présence d'**écailles placoïdes**. Ces écailles ont une origine mixte, dermo-épidermique, elles se forment de la même manière que les dents.

Dans un premier temps, le derme se soulève et refoule l'épiderme vers l'extérieur (*fig. 7.3.C*). Au contact du derme, les cellules épidermiques forment un épithélium à cellules cylindriques (l'**organe adamantin**). Ces cellules (les **adamantoblastes**) sécrètent du côté du derme, une substance très dure et brillante, l'**émail**.

Les cellules du derme situées sous l'émail (les **odontoblastes**) sécrètent une substance semblable à de l'os compact, l'**ivoire** (ou **dentine**). En même temps une plaque osseuse se forme dans le derme et se soude à l'écaille qui émerge à l'extérieur en traversant l'épiderme (*fig. 7.3.D*).

Les écailles placoïdes peuvent être très petites et jointives (peau râpeuse des raies ou des requins) ou former des boucles comme chez certaines raies.

Le squelette

Il est entièrement cartilagineux, mais en de nombreuses régions le cartilage se calcifie et devient très dur.

Le squelette axial (colonne vertébrale)

La gaine qui entoure la chorde produit du cartilage qui se calcifie et forme le corps vertébral. La chorde subsiste, mais elle est étranglée au niveau de chaque corps vertébral (*fig. 7.3.E*).

Les arcs cartilagineux se soudent ensuite au corps vertébral (*fig. 7.3.F*). Les vertèbres ainsi formées à partir de la chorde sont des vertèbres cordacentriques. Le corps vertébral est biconcave, les vertèbres sont **amphicœles** (2 cavités). Les côtes sont courtes et cartilagineuses.

Le squelette zonal et appendiculaire

La colonne vertébrale va jusqu'à l'extrémité du lobe supérieur de la nageoire caudale, les 2 lobes de la nageoire sont dissymétriques (nageoire **hétérocerque**).

Le squelette des nageoires paires est comparable à celui de la figure 6.10.B. Les ceintures sont cartilagineuses et noyées dans la musculature.

Le squelette céphalique (crâne)

Le neurocrâne forme une boîte cartilagineuse percée d'orifices (fig. 6.11.A et B). L'arc mandibulaire se divise en 2 parties et forme une mâchoire articulée (fig. 6.11.C). La mâchoire est suspendue au crâne par l'os hyomandibulaire, c'est une **suspension de type hyostylique**.

Chaque arc branchial est disposé en arrière d'une fente branchiale qui communique avec une poche branchiale. Entre l'arc mandibulaire et l'arc hyoïde se trouve une fente branchiale modifiée, l'**évent ou fente hyomandibulaire**.

Le système nerveux et les organes des sens

L'encéphale est petit par rapport à l'animal entier. Il est caractérisé par le développement important des lobes olfactifs, du cervelet et du bulbe rachidien (fig. 7.4.A). Il n'y a pas d'œil pinéal, l'épiphyse est seulement glandulaire. Les chondrichthyens possèdent 10 paires de nerfs crâniens.

Les sacs olfactifs communiquent avec les 2 narines externes ventrales. Le système latéral (ligne latérale) est bien développé et l'oreille interne possède 3 canaux semi-circulaires. Le canal endolymphatique s'ouvre à l'extérieur sur la face dorsale par un petit orifice situé en arrière des yeux.

Les yeux latéraux ont des paupières, le cristallin est sphérique ou légèrement elliptique, il est très proche de la cornée. Il ne change pas beaucoup de forme, l'accommodation se fait surtout par changement de forme du globe oculaire.



Encart 7. Les poissons électriques

De nombreux chondrichthyens comme la torpille et certaines raies, possèdent des **organes électrogènes**. En général ces organes dérivent des muscles. Au cours du développement les myoblastes perdent peu à peu leurs myofibrilles et forment des électroplaques syncytiales et aplaties qui reçoivent une fibre nerveuse sur une de leur face. Les électroplaques, entourées d'une sorte de gelée anhiste, sont regroupées en prismes comme des piles montées en série. Les différences de potentiel provoquées par l'influx nerveux (120 à 150 mV) sur une des faces sont sommées ce qui permet d'atteindre plusieurs centaines de volts.

Des organes électriques existent aussi chez certains téléostéens comme le gymnote ou anguille électrique et le malaptérure ou poisson-chat africain. Ils sont utilisés comme organe de défense ou d'attaque ou de capture des proies.

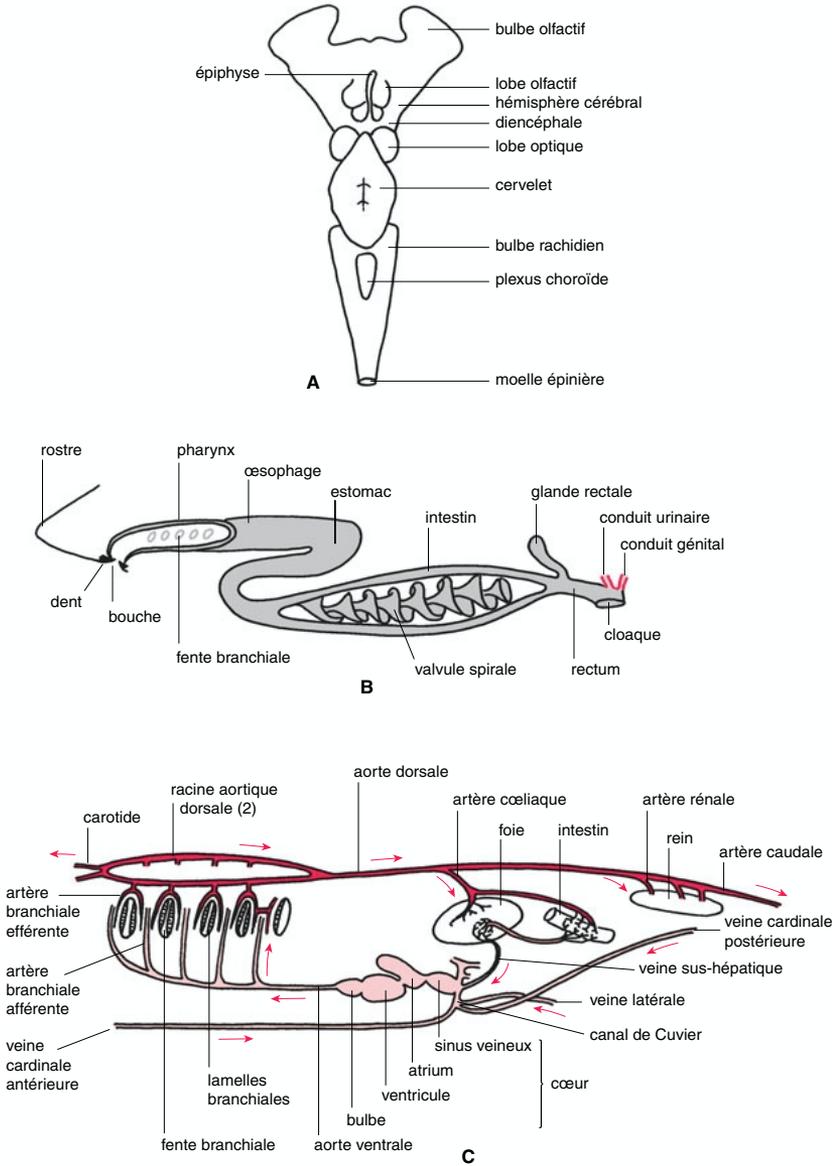


Figure 7.4 Organisation des chondrichthyens (2).

A : encéphale. **B** : tube digestif. **C** : appareil circulatoire.

Le sens gustatif est très développé et les bourgeons du goût s'étendent hors de la cavité buccale, sur la tête et le tronc, parfois même jusqu'à la nageoire caudale.

L'appareil digestif

La bouche ventrale est garnie de dents qui ont la même structure et la même formation que les écailles placoïdes. Ces dents sont en général disposées sur le pourtour de la bouche (*fig. 7.4.B*). Leur production est continue, au fur et à mesure que les dents fonctionnelles sont usées, d'autres les remplacent.

Le pharynx émet de chaque côté les poches branchiales sur les parois desquelles se développent les lames branchiales (*fig. 7.5.B*).

L'œsophage est court et large, l'estomac volumineux (*fig. 7.4.B*). Il est souvent replié sur lui-même. L'intestin est court et présente un repli interne disposé en spire, la **valvule spirale**, qui augmente la surface d'absorption. Au niveau du rectum se trouve la **glande rectale** qui joue un rôle important dans la concentration et l'excrétion de l'excès de NaCl présent dans le milieu intérieur (ce sont des animaux marins qui avalent beaucoup plus de NaCl qu'ils n'en ont besoin).

Le tube digestif se termine dans le cloaque où aboutissent également les conduits génitaux et urinaires. Le foie volumineux est formé de 3 lobes, le pancréas est souvent constitué de 2 lobes annexés à la partie antérieure de l'intestin.

L'appareil circulatoire

Le cœur ventral est juste en arrière du pharynx. Ses 4 cavités, sinus veineux, atrium, ventricule et bulbe (*fig. 7.5.A*) sont traversées par du sang non oxygéné (« cœur veineux ») et envoient ce sang vers l'avant dans une aorte ventrale située sous le pharynx (*fig. 7.4.C*). L'aorte ventrale se ramifie latéralement en 5 paires d'artères branchiales afférentes ou arcs aortiques qui se capillarisent dans les branchies. Le sang, oxygéné au niveau des lamelles branchiales, ressort dorsalement dans des artères branchiales efférentes qui se réunissent pour former les carotides vers la tête et 2 racines aortiques dorsales vers l'arrière. Ces dernières se réunissent dorsalement en arrière du pharynx en une aorte dorsale qui longe la colonne vertébrale et irrigue tous les organes (artère cœliaque vers l'estomac et le début de l'intestin, artères mésentériques pour l'intestin, artères rénales pour les reins, artères iliaques pour les nageoires pelviennes et artère caudale vers la queue). Les organes utilisent le dioxygène puis le sang revient vers l'avant par un système veineux complexe. Les veines cardinales antérieures et postérieures se réunissent de chaque côté pour former les canaux de Cuvier qui aboutissent dans le sinus veineux du cœur.

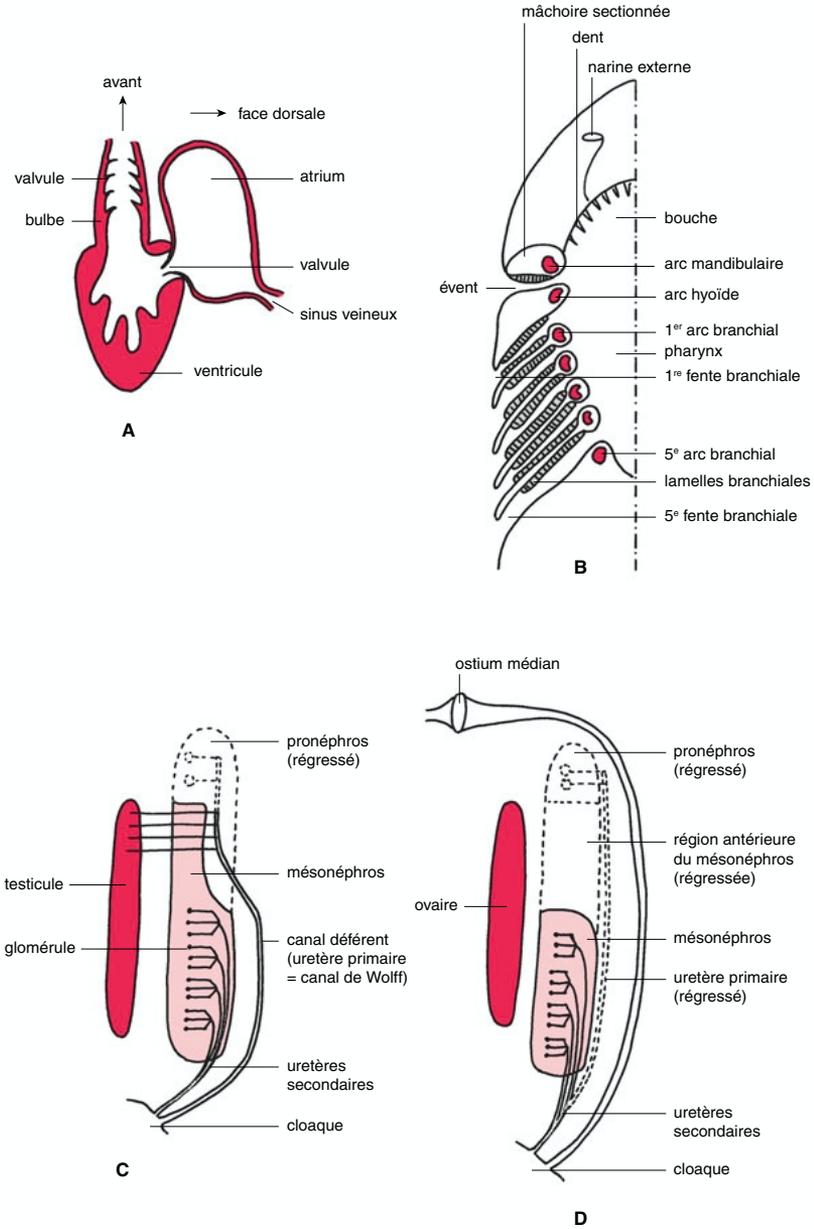


Figure 7.5 Organisation des chondrichthyens (3).

A : coupe sagittale dans le cœur. **B** : coupe frontale au niveau des branchies. **C** : appareil uro-génital mâle. **D** : appareil uro-génital femelle. (C et D, d'après Beaumont et Cassier.)

L'appareil respiratoire

Les branchies sont formées de lamelles portées par les arcs viscéraux (*fig. 7.5.B*). Les vaisseaux afférents et efférents se ramifient dans ces lamelles dont la paroi extrêmement fine laisse diffuser le dioxygène dans un sens, le dioxyde de carbone dans l'autre. L'eau entre par la bouche et ressort par les fentes branchiales.

L'appareil uro-génital

Au cours du développement embryonnaire, le pronéphros disparaît tandis que la partie antérieure du mésonéphros perd en grande partie sa fonction urinaire. Elle disparaît chez les femelles, mais les tubules subsistent chez les mâles et servent à l'évacuation du sperme (*fig. 7.5.C*). La partie postérieure est urinaire, elle bourgeonne des canaux collecteurs qui se rejoignent pour former les uretères secondaires qui aboutissent au cloaque.

Chez les femelles les canaux de Müller fusionnent dans la région antérieure et forment un ostium unique médian (*fig. 7.5.D*).

7.3 L'ORGANISATION DES TÉLÉOSTÉENS

Avec près de 30 000 espèces dont beaucoup sont connues pour leurs qualités alimentaires (truite, brochet, bar, perche...) les **téléostéens** représentent le groupe le plus important des animaux communément appelés « poissons ».

Ce sont des vertébrés gnathostomes, anamniotes, à respiration branchiale qui possèdent des membres de type nageoire. Ils se différencient des chondrichthyens par un squelette totalement ossifié (téléostéen = os achevé), une nageoire caudale symétrique, des écailles dermiques minces et souples, des branchies recouvertes par un opercule.

Morphologie externe

La plupart des téléostéens ont un corps fusiforme (*fig. 7.6.A*). Ils possèdent en général 2 paires de nageoires paires et des nageoires impaires dont le nombre varie selon les espèces. Leur nageoire caudale est symétrique (**homocercue**). Les branchies sont recouvertes par un **opercule** osseux. L'eau qui sert à la respiration sort par les ouïes ou fentes operculaires.

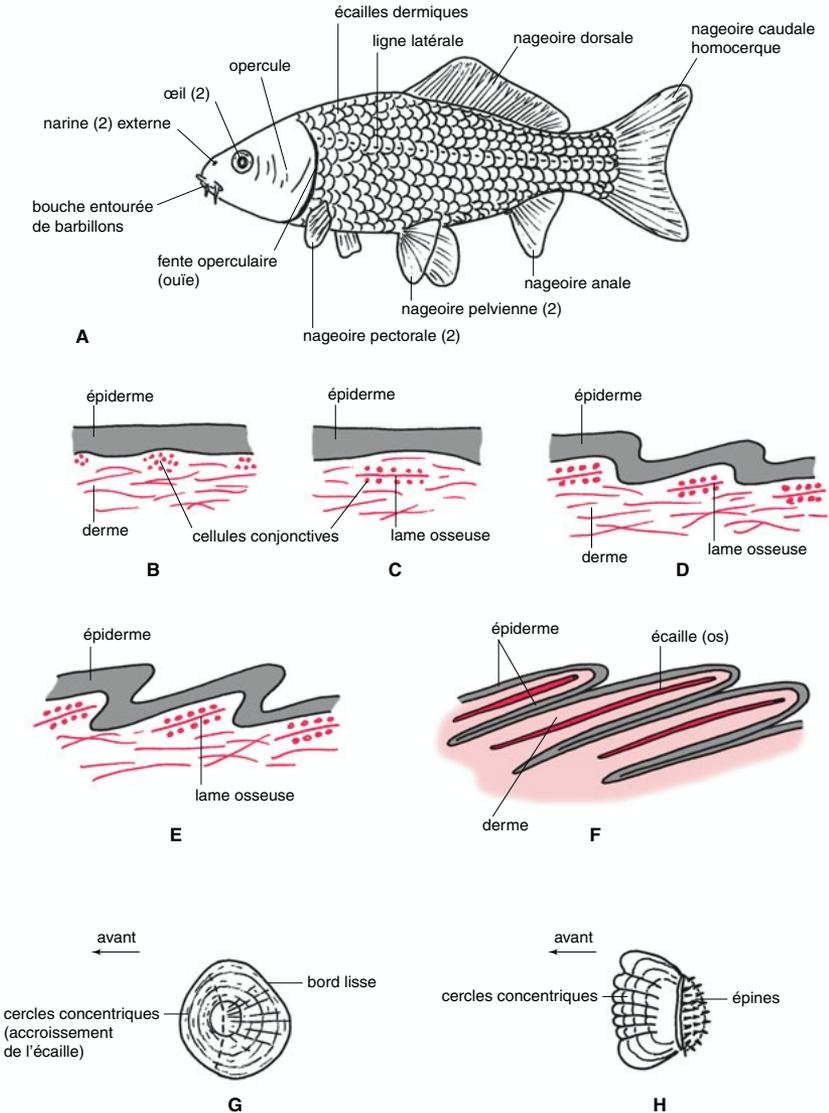


Figure 7.6 Organisation des téléostéens (1).

A : carpe vue de profil. **B à F** : étapes successives de la formation des écailles élasmoïdes.

G : écaille cycloïde. **H** : écaille cténoïde.

Anatomie interne

Les téguments

L'épiderme pluristratifié non kératinisé, contient de nombreuses cellules à mucus. Le derme est formé de 2 couches différentes : le derme lâche, situé sous la lame basale épidermique, dans lequel se forment les écailles, et le derme dense plus profond. L'hypoderme n'existe pas.

Les téléostéens possèdent des **écailles élasmoïdes**. Ce sont de petites lamelles osseuses, résistantes mais souples, alignées en rangées longitudinales sur toute la surface du corps.

Elles se développent dans des sortes de sacs dermiques imbriqués les uns sur les autres. Dans un premier temps, des cellules conjonctives se regroupent dans le derme (*fig. 7.6.B*) et sécrètent une lame osseuse très fine : c'est la future écaille (*fig. 7.6.C*). Cette dernière grandit (*fig. 7.6.D et E*) en repoussant l'épiderme qui finit par envelopper totalement les écailles (*fig. 7.6.F*). L'épiderme ne forme jamais d'émail.

Les écailles grandissent par leur périphérie pendant toute la vie de l'animal. La croissance est ralentie en hiver, il y a alors formation de cercles concentriques dont le nombre permet de connaître l'âge de l'animal. Chez certains téléostéens comme la truite, les cercles sont concentriques sur toute la surface de l'écaille, le bord de l'écaille est lisse, ce sont des écailles cycloïdes (*fig. 7.6.G*). Chez d'autres, comme le bar, les cercles n'occupent pas toute la surface, les écailles portent de petits denticules à leur surface et sur leur pourtour, ce sont des écailles cténoïdes (*fig. 7.6.H*).

Le squelette

Il est totalement ossifié.

Le squelette axial et appendiculaire

Le corps vertébral se forme par prolifération des arcs, la corde dorsale disparaît totalement (*fig. 7.7.A*). Les vertèbres sont arcocontriques (ou autococontriques). Elles sont amphicoèles comme chez les chondrichthyens.

La colonne vertébrale est formée de 2 types de vertèbres : à l'avant du corps, les vertèbres troncales dans lesquelles l'arc hémal reste ouvert (*fig. 7.7.B*) et à l'arrière, les vertèbres caudales dans lesquelles l'arc hémal se ferme (*fig. 7.7.C*). Les vertèbres troncales portent des côtes. Il n'y a pas de sternum.



Certains téléostéens (le brochet et le bar par exemple) possèdent des arêtes. Dans le langage courant les arêtes sont souvent confondues avec les côtes. En réalité, les arêtes sont des os supplémentaires qui se forment, comme les côtes, dans les myoseptes, mais dont la liaison avec la colonne vertébrale est souvent moins forte.

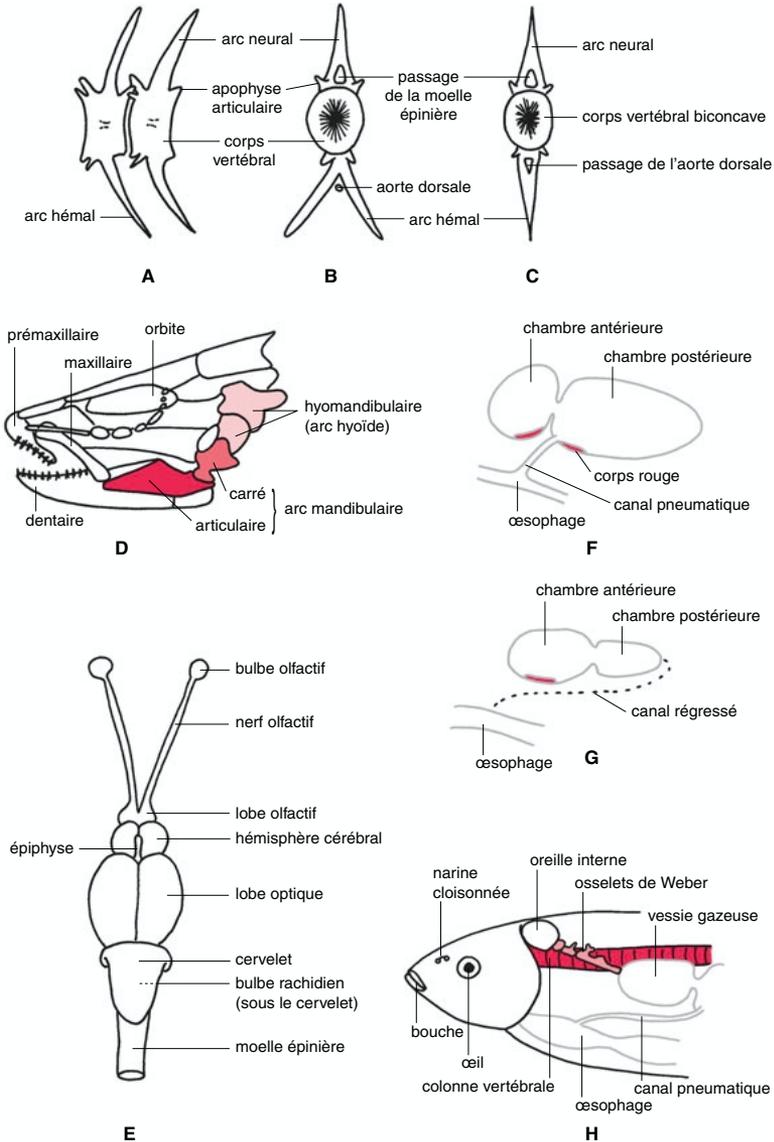


Figure 7.7 Organisation des téléostéens (2).

A : vertèbres vues de profil. **B** : vertèbre troncale vue de face. **C** : vertèbre caudale vue de face. **D** : squelette crânien. **E** : encéphale en vue dorsale. **F** : vessie gazeuse physostome. **G** : vessie gazeuse physocliste. **H** : osselets de Weber.

Les nageoires paires et impaires ont été décrites dans le § 6.2 (*fig. 6.10.A et B*). La nageoire caudale est homocerque : la colonne vertébrale ne pénètre pas dans la nageoire et les 2 lobes sont symétriques.

Le crâne

Le crâne se développe comme chez les chondrichthyens, mais il s'ossifie (*fig. 7.7.D*), et ceci de 2 façons différentes : soit par ossification enchondrale, c'est-à-dire par destruction du cartilage préexistant qui est remplacé par du tissu osseux ; ou par ossification dermique, c'est-à-dire par formation, dans le derme, de pièces osseuses nouvelles qui s'ajoutent au crâne primitif. Le squelette du crâne des téléostéens est très complexe et présente assez peu d'analogie, bien que les noms des os soient les mêmes, avec le crâne des autres vertébrés.

La suspension de la mâchoire se fait grâce à l'hyomandibulaire comme chez les chondrichthyens, c'est une suspension de type hyostylique.

Le système nerveux et les organes des sens

Les hémisphères cérébraux sont bien visibles, les lobes optiques sont bien développés et masquent le diencephale. Le cervelet recouvre en partie le bulbe rachidien (*fig. 7.7.E*). Dix paires de nerfs crâniens partent de l'encéphale.

Les narines externes sont subdivisées en 2 par un repli longitudinal (*fig. 7.7.H*). Comme chez tous les vertébrés aquatiques à respiration branchiale, les sacs olfactifs sont en cul-de-sac (*fig. 6.3.A*).

La ligne latérale est bien développée (*fig. 7.6.A*).

Les yeux n'ont pas de paupières, le cristallin est totalement sphérique et ne change pas de forme.

L'appareil digestif

Les dents se développent sur les os qui entourent la cavité buccale. Il en existe même sur les arcs branchiaux.

Le tube digestif présente une organisation classique, cependant certains téléostéens comme la carpe n'ont pas d'estomac. L'intestin ne présente pas de valvule spirale. Il est plus long que chez les chondrichthyens et présente parfois des cæcums pyloriques qui augmentent la surface absorbante.

Beaucoup de téléostéens possèdent une poche membraneuse, la **vessie gazeuse** qui se développe à partir de la paroi dorsale de l'œsophage (*fig. 7.7.F*). Cette poche, souvent cloisonnée intérieurement, est gonflée de dioxygène mélangé à de l'azote et à un peu de gaz carbonique. Le dioxygène est sécrété par des plages épithéliales richement vascularisées, les corps rouges, et il peut être repris par le

sang en cas de nécessité. La vessie gazeuse peut être libre dans la cavité abdominale ou appliquée à la colonne vertébrale et à la base du crâne. Elle peut rester en communication avec le tube digestif par un canal pneumatique chez les téléostéens physostomes ou s'isoler complètement du tube digestif chez les physoclistes (*fig. 7.7.G*).

La vessie gazeuse joue un rôle hydrostatique passif, son volume varie en fonction inverse de la pression à laquelle l'animal est soumis. Chez les physostomes, elle pourrait également avoir un rôle respiratoire en accumulant de l'air avalé en surface. Chez certains téléostéens, elle pourrait aussi avoir un rôle auditif. En effet, elle est souvent reliée à l'oreille interne par la chaîne des osselets de Weber (*fig. 7.7.H*) et pourrait permettre une amplification des vibrations sonores.

L'appareil circulatoire

L'aorte ventrale se ramifie en 4 paires d'artères branchiales afférentes ou arcs aortiques (*fig. 7.8.A*). Ces arcs aortiques longent les arcs viscéraux 3 à 6 (les arcs 1 et 2 participent à la formation de la mâchoire). Pour éviter une confusion entre arc viscéral et arc aortique, les arcs aortiques sont généralement numérotés en chiffres romains. Au niveau du cœur, le bulbe est réduit à 2 valvules tandis que la base de l'aorte ventrale forme un cône musculéux, le **cône artériel** (*fig. 7.8.B*).

L'appareil respiratoire

Les 4 paires de branchies ne sont pas reliées à la paroi externe du corps (*fig. 7.8.C*). Elles sont libres dans une vaste cavité branchiale recouverte par l'opercule. L'eau entre par la bouche et ressort par les fentes operculaires appelées communément ouïes.

L'appareil uro-génital (*fig. 7.8.D*)

Le pronéphros peut subsister chez les téléostéens, mais il perd en général ses fonctions excrétrices. Il y a toutefois quelques exceptions, par exemple le chabot conserve un pronéphros fonctionnel à l'état adulte.

En général le mésonéphros est très long, l'urine est collectée par les uretères primaires ou canaux de Wolff. Ces derniers fusionnent très vite en un sac renflé ou vessie qui débouche par l'orifice (ou papille) urinaire. Il n'y a pas de cloaque, les différents orifices débouchent séparément à l'extérieur.

Chez la plupart des téléostéens, l'appareil génital est indépendant de l'appareil excréteur. La cavité centrale de la gonade (testicule ou ovaire) se prolonge en arrière par un canal issu de la crête génitale. Ces canaux aboutissent à l'extérieur au niveau de la papille génitale située entre l'anus et l'orifice urinaire.

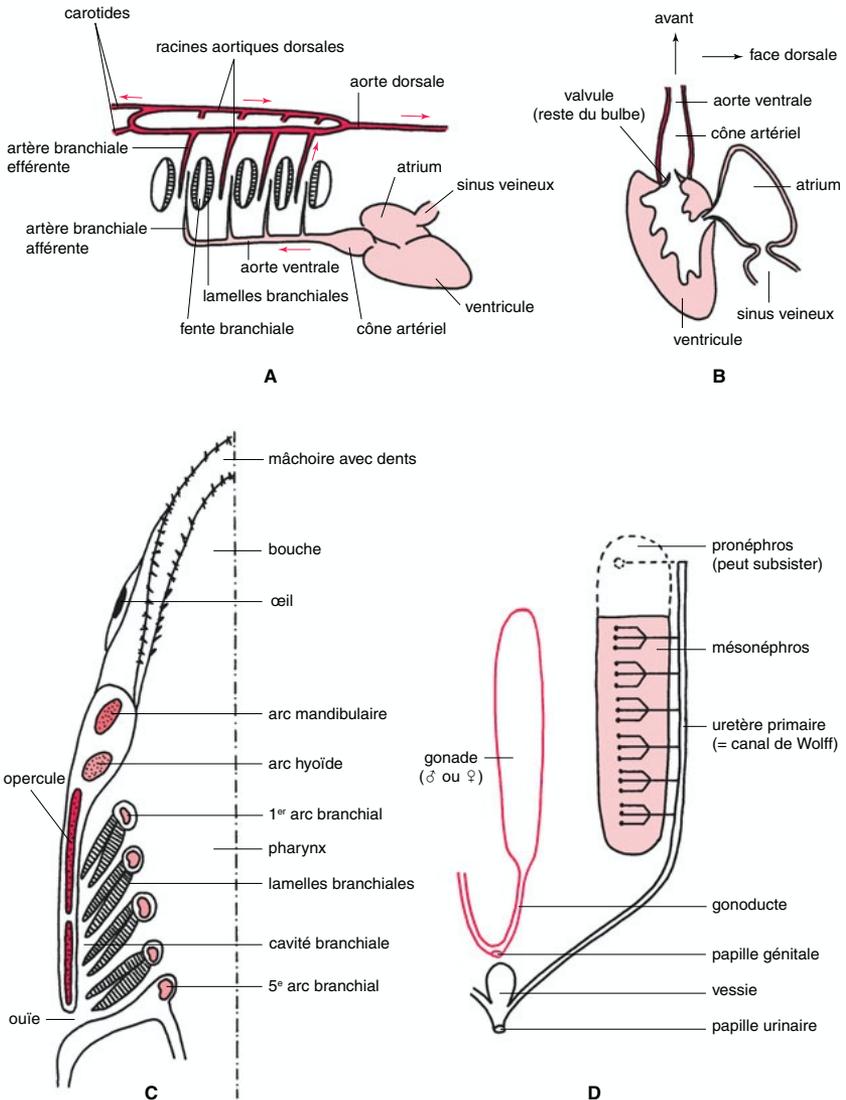


Figure 7.8 Organisation des téléostéens (3).

A : appareil circulatoire branchial. **B** : coupe sagittale dans le cœur. **C** : coupe frontale au niveau des branchies. **D** : appareil uro-génital (d'après Beaumont et Cassier).

7.4 L'ORGANISATION DES BATRACIENS

Ce sont des vertébrés gnathostomes, tétrapodes, anamniotes et hétérothermes. Leur développement post-embryonnaire comporte le plus souvent des métamorphoses. Les larves vivent dans l'eau et ont une respiration branchiale, tandis que les adultes ont une respiration pulmonaire. Cette caractéristique leur vaut aussi le nom d'amphibiens (2 vies).

Morphologie externe

Les batraciens sont représentés par les **urodèles** comme le triton (*fig. 7.9.A*) et les **anoures** comme la grenouille (*fig. 7.9.B*). Les batraciens ont 2 paires de membres chiridiens. Leur peau est nue, riche en glandes. Les larves possèdent une queue. Cette dernière subsiste chez les urodèles adultes et disparaît chez les anoures adultes.

Anatomie interne

Les téguments

L'épiderme pluristratifié possède une très mince couche superficielle kératinisée, limitée à une seule assise cellulaire qui s'élimine régulièrement par lambeaux. De très nombreuses glandes épidermiques pluricellulaires sont plus ou moins enfoncées dans le derme sous-jacent : les glandes muqueuses qui maintiennent la peau humide (les amphibiens ont une respiration cutanée importante) et les glandes séreuses, plus grandes en général, qui produisent des sécrétions souvent venimeuses (*fig. 7.9.C*).

Dans le derme, les chromatophores sont abondants et contiennent divers pigments. Les changements de couleur sont sous contrôle hormonal.

Chez les anoures, le derme est séparé de la musculature par de grands espaces pleins de lymphe sur lesquels la peau glisse. Ces sacs lymphatiques n'existent pas chez les urodèles.

Le squelette

Le squelette axial

La colonne vertébrale possède 5 régions différentes (*fig. 7.10.A*) :

- la région cervicale, représentée par une seule vertèbre cervicale (nommée atlas) articulée au crâne par 2 condyles,
- la région dorsale dont les vertèbres portent des côtes réduites,
- la région lombaire dont les vertèbres ne sont pas très différentes de celles de la région dorsale et portent également des côtes réduites,

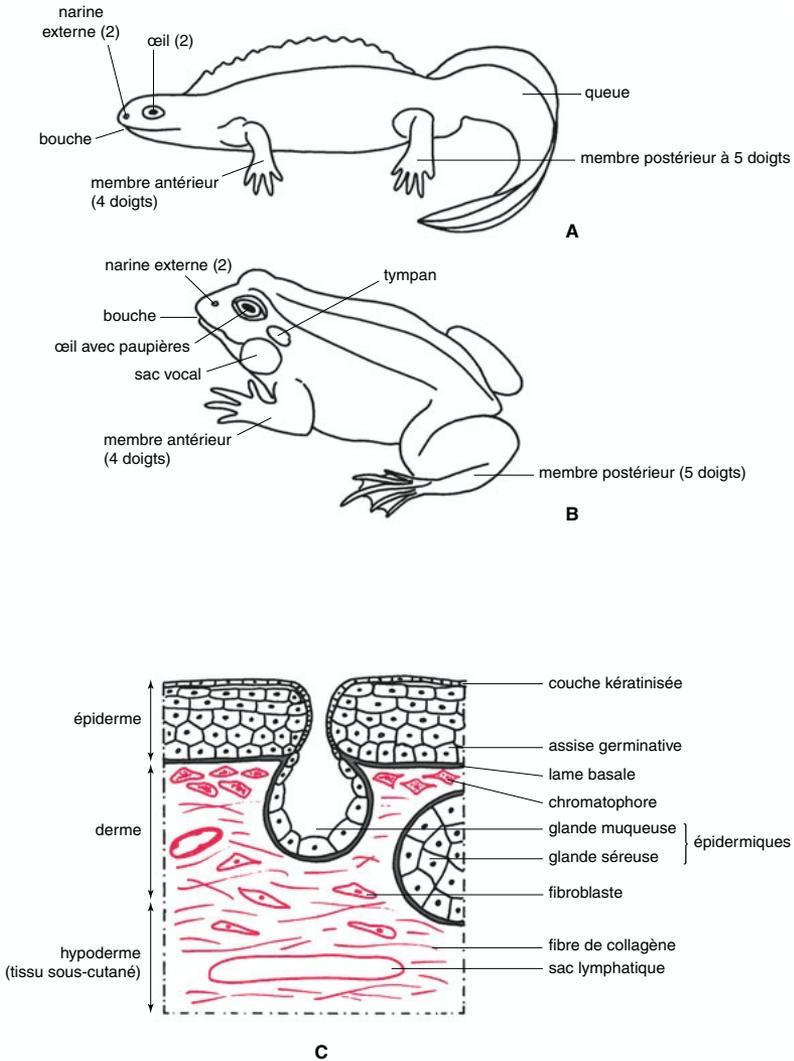


Figure 7.9 Organisation des batraciens (1).

A : triton (urodèle) vu de profil. **B** : grenouille (anoure) vue de profil. **C** : coupe au niveau des téguments d'un anoure.

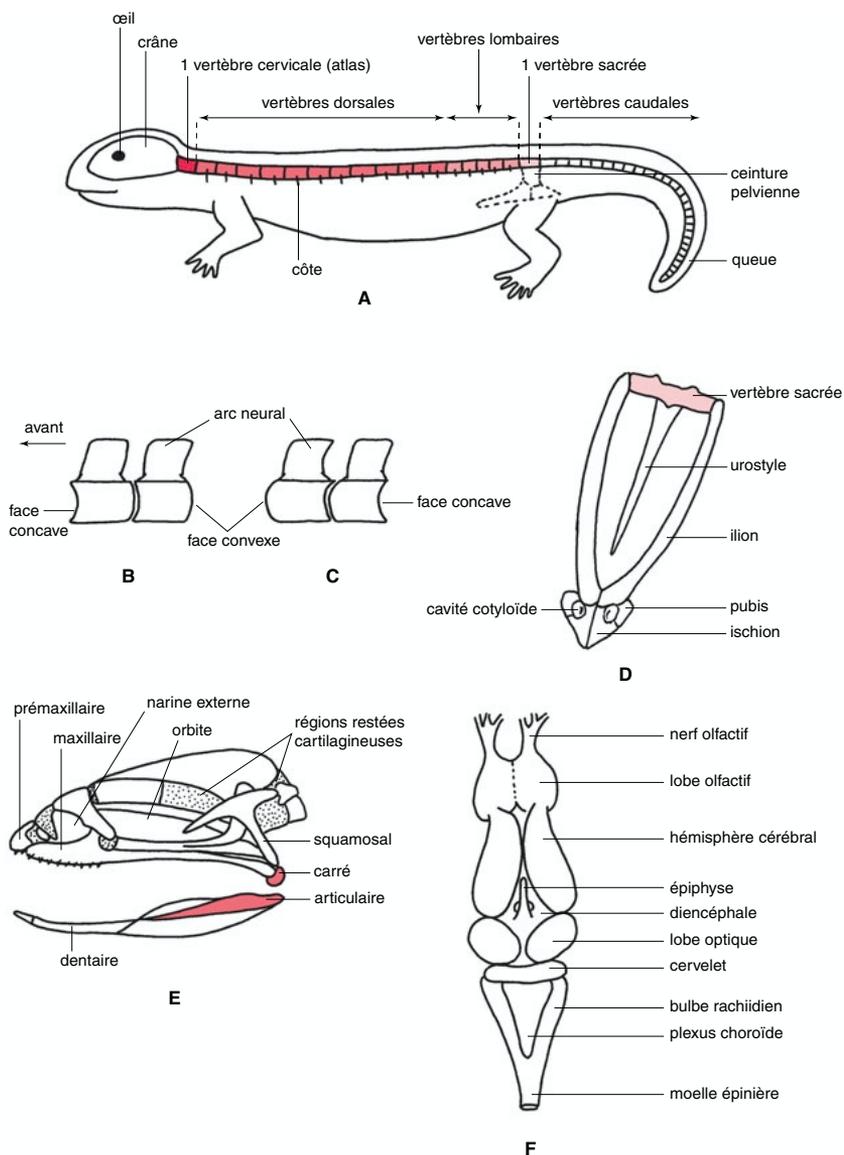


Figure 7.10 Organisation des batraciens (2).

A : squelette axial d'un urodèle (d'après Beaumont et Cassier). **B** : vertèbres procoèles. **C** : vertèbres opisthocœles. **D** : ceinture pelvienne (bassin) de grenouille. **E** : squelette crânien. **F** : encéphale en vue dorsale.

- la région sacrée représentée par une vertèbre sacrée sur laquelle s'articule la ceinture pelvienne,
- la région caudale formée par les vertèbres caudales. Ces dernières sont nombreuses chez les urodèles. Elles se soudent en une pièce unique, l'**urostyle** chez les anoures (fig. 7.10.D).

Les vertèbres sont articulées entre elles, elles sont **procoèles** (corps vertébral concave en avant) chez les anoures (fig. 7.10.B), **opisthocèles** (corps vertébral concave en arrière) chez les urodèles (fig. 7.10.C).

Le crâne

Le crâne cartilagineux s'ossifie en de nombreux points, il est recouvert par des os de membrane beaucoup moins nombreux que chez les téléostéens.

L'os hyomandibulaire n'intervient pas dans la suspension de la mâchoire car il participe à la formation de l'oreille moyenne. La suspension de la mâchoire se fait par l'**os carré** qui provient de l'arc mandibulaire (fig. 7.10.E). C'est une **suspension autostylique** dite de type reptilien.

Les arcs viscéraux postérieurs à l'arc hyoïde existent chez les larves puisqu'elles ont une respiration branchiale. Ils régressent à la métamorphose et se soudent à l'os hyoïde situé à la base de la langue.

Les membres

Les membres sont typiquement chiridiens, toutefois les 5 doigts ne sont présents qu'aux membres postérieurs, les membres antérieurs n'en ont que 4.

Le système nerveux et les organes des sens

Le système nerveux central

Les hémisphères cérébraux sont séparés et reliés par des commissures. Les lobes olfactifs sont plus ou moins fusionnés à la base (fig. 7.10.F). Au niveau du diencéphale, l'épiphysse est vestigiale chez les urodèles, elle forme une vésicule extra-crânienne chez les anoures (juste sous la peau). Les lobes optiques sont bien développés. Le cervelet est très petit. Les batraciens possèdent 10 paires de nerfs crâniens.

Les organes des sens

Le passage de la vie aquatique chez les larves à la vie aérienne chez les adultes entraîne de nombreuses modifications au niveau des organes des sens. Ainsi au niveau de l'olfaction, l'épithélium olfactif ne recouvre plus totalement les fosses nasales car les narines externes servent non seulement à la détection des odeurs, mais aussi à la respiration aérienne.

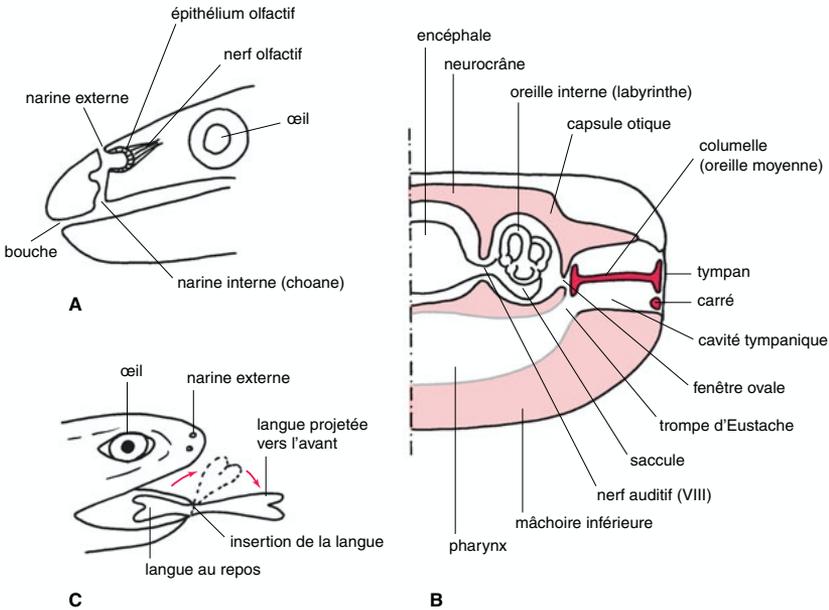


Figure 7.11 Organisation des batraciens (3).

A : organe olfactif. **B** : oreille. **C** : langue d'une grenouille.

Les sacs olfactifs communiquent avec la bouche par les narines internes appelées aussi **choanes** (fig. 7.11.A).

En ce qui concerne l'audition et l'équilibration, le système latéral existe chez les larves. Il est formé de neuromastes superficiels répartis en lignes sur la tête et le long du corps. Il existe encore chez les adultes qui conservent des mœurs aquatiques. L'oreille interne est prolongée par l'oreille moyenne (fig. 7.11.B). La capsule otique présente une ouverture latérale, la **fenêtre ovale** contre laquelle s'appuie la **columelle** qui est formée par l'os hyomandibulaire. Du côté externe, la columelle s'appuie sur le **tympan** qui est en continuité avec la peau. La columelle se trouve dans une cavité, la cavité tympanique qui communique avec le pharynx par la **trompe d'Eustache**.

Les yeux possèdent deux paupières (fig. 7.9.B), le cristallin est aplati du côté antérieur, l'accommodation se fait par déplacement du cristallin.

L'appareil digestif

La bouche peut s'ouvrir largement, les dents de petites dimensions s'implantent dans les os de la voûte buccale (maxillaire supérieur

compris), il y en a rarement sur la mandibule inférieure. Certains n'ont pas de dents comme par exemple les crapauds. La langue s'insère souvent au plancher buccal par son extrémité antérieure. Certains peuvent la projeter brusquement hors de la bouche pour capturer des proies (fig. 7.11.C).

Le tube digestif ne présente pas de caractères particuliers mis à part le rectum qui se dilate en ampoule où peuvent vivre de nombreux unicellulaires et de nombreux nématodes. Le rectum aboutit dans un cloaque.

L'appareil circulatoire

L'appareil circulatoire des larves (fig. 7.12.A) ressemble à celui des téléostéens, avec 4 paires d'arcs aortiques (les arcs III, IV, V et VI). Les arcs III, IV et V se capillarisent dans les trois paires de branchies, tandis que l'arc VI irrigue les poumons qui existent déjà, mais ne sont pas encore fonctionnels.

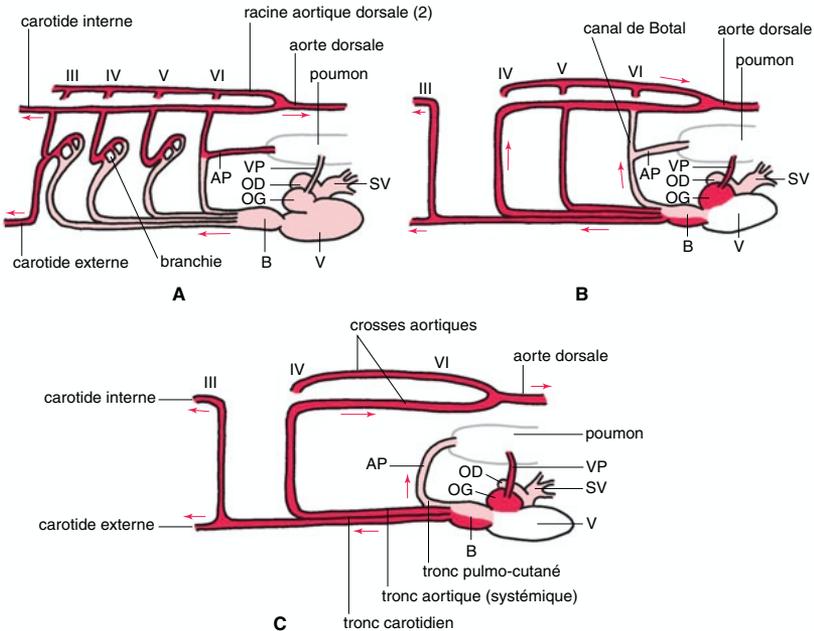


Figure 7.12 Organisation des batraciens (4). Vues latérales de l'appareil circulatoire.

A : chez les larves de batraciens. **B :** chez les urodèles adultes. **C :** chez les anoures adultes.

AP = artère pulmonaire, B = bulbe, OD = oreillette droite, OG = oreillette gauche, SV = sinus veineux, V = ventricule, VP = veine pulmonaire, III, IV... = arcs aortiques.

Au moment de la métamorphose, les branchies régressent, les arcs aortiques deviennent continus et se spécialisent. L'arc III forme le tronc carotidien qui irrigue la tête. L'arc IV devient le tronc aortique (ou systémique) formé de deux crosses aortiques qui se réunissent en une artère impaire située sous la colonne vertébrale, l'aorte dorsale. Cette dernière irrigue le tronc et la queue. L'arc VI donne les artères pulmonaires et les artères cutanées car la respiration cutanée est importante chez les batraciens.

Chez les urodèles adultes (*fig. 7.12.B*) l'arc V subsiste ainsi que le **canal de Botal** (partie de l'arc VI située entre les artères pulmonaires et les crosses aortiques). Chez les anoues adultes (*fig. 7.12.C*), l'arc V et le canal de Botal disparaissent. Les trois arcs aortiques sont indépendants.

La mise en place des poumons entraîne des modifications importantes au niveau du cœur. Le sang oxygéné dans les poumons revient au cœur pour être envoyé dans les autres organes par les arcs III et IV. Le cœur reçoit donc deux types de sang : le sang oxygéné venant des poumons et le sang non oxygéné venant des organes.

Pour que le système soit efficace, il faut éviter que les deux types de sang se mélangent au niveau du cœur. Ceci se réalise grâce au cloisonnement du cœur. Chez les batraciens, le cloisonnement reste partiel : l'atrium se cloisonne en deux oreillettes, mais le ventricule ne se cloisonne pas (*fig. 7.13.A*). Le bulbe est partiellement cloisonné. Le sang des veines caves (sang non oxygéné provenant des organes) passe du sinus veineux à l'oreillette droite qui l'envoie, via le ventricule et le bulbe, vers l'arc VI et les poumons. Le sang oxygéné au niveau des poumons revient au cœur par les veines pulmonaires qui aboutissent dans l'oreillette gauche. Ce sang passe ensuite dans le ventricule, le bulbe et les arcs III et IV. Un mélange sang oxygéné/sang non oxygéné est possible au niveau du ventricule, mais il reste limité pour plusieurs raisons : les deux types de sang n'ont pas la même viscosité, ils ne suivent pas le même trajet dans le ventricule et les deux oreillettes ne se contractent pas simultanément.

L'appareil respiratoire

Les larves possèdent des branchies, tandis que les adultes possèdent 2 poumons à structure rudimentaire (*fig. 7.13.B*), reliés à la cavité buccale par une **trachée** divisée en 2 **bronches** externes plus ou moins développées. La trachée se dilate en larynx vers l'avant et s'ouvre dans le pharynx au niveau de la **glotte**.

Trachée et larynx sont peu marqués chez les urodèles, ils se développent chez les anoues, surtout chez certains mâles dont le larynx devient un organe vocal pourvu de cordes vocales. Ces dernières sont des

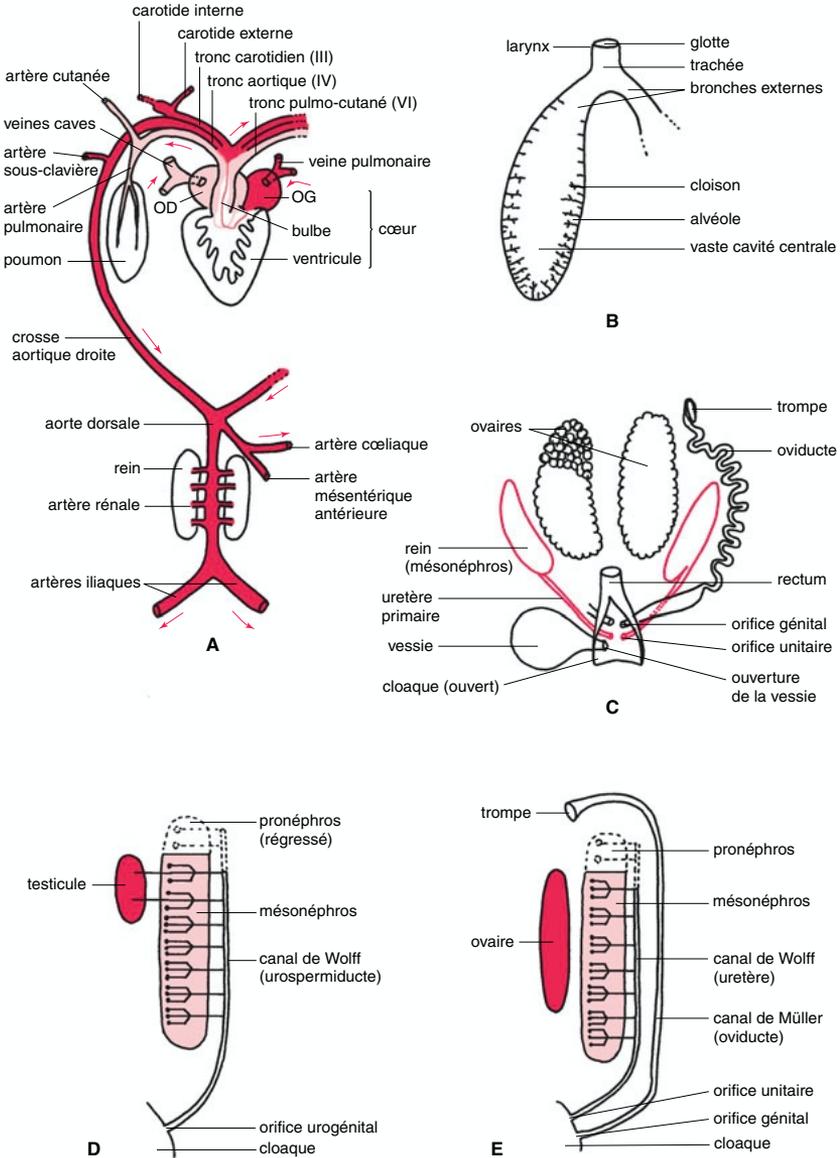


Figure 7.13 Organisation des batraciens (5).

A : dissection de l'appareil circulatoire d'une grenouille. **B** : poumon sacculaire. **C** : dissection de l'appareil uro-génital femelle d'une grenouille. **D** : schéma de l'appareil urogénital mâle. **E** : schéma de l'appareil uro-génital femelle. (D et E, d'après Beaumont et Cassier.)
OD = oreillette droite, OG = oreillette gauche, III, IV et VI = arcs aortiques.

replis de la muqueuse qui forment des lames élastiques capables de vibrer en émettant des sons au passage de l'air expulsé par les poumons. Les sacs vocaux gonflables sont des évaginations du plancher buccal qui amplifient les sons en jouant le rôle de caisses de résonance.

Les poumons possèdent une vaste lumière, ce sont des poumons sacculaires (en forme de sac). Leur paroi est à peu près lisse chez les urodèles, tandis que chez les anoures, elle forme des cloisons plus ou moins plissées qui délimitent des logettes ou **alvéoles**.

Les mouvements respiratoires se font grâce à la langue. La bouche étant fermée, la langue se soulève vers le plafond buccal et chasse l'air par les narines. Lorsque la langue s'abaisse, l'air entre par les narines et pénètre dans les poumons.

La respiration pulmonaire ne joue pas un rôle prépondérant dans les échanges respiratoires des batraciens. Ces derniers se font surtout au niveau de la peau qui doit être maintenue humide en permanence (respiration cutanée) et au niveau de la muqueuse bucco-pharyngée qui est très irriguée (respiration bucco-pharyngée).

L'appareil uro-génital

Le rein fonctionnel est un mésonéphros. Les batraciens possèdent une vessie urinaire, mais cette dernière n'est pas en rapport immédiat avec les uretères. Il s'agit d'une évagination ventrale du cloaque. L'urine y pénètre par rapprochement des orifices urinaires et de l'orifice vésical (*fig. 7.13.C*).

L'appareil génital des urodèles est proche de celui des téléostéens. Celui des anoures est tout à fait typique des anamniotes. Chez les mâles (*fig. 7.13.D*), les testicules entrent en rapport avec le mésonéphros et le sperme est évacué par les canaux de Wolff (uretères primaires) qui sont donc des uro-spermiductes. Chez les femelles (*fig. 7.13.E*), les canaux de Müller donnent les oviductes et les canaux de Wolff servent uniquement d'uretères.

7.5 L'ORGANISATION DE TYPE REPTILIEN



Le terme de reptiles, utilisé dans le langage courant pour désigner les vertébrés à peau sèche et écailleuse et dont le mode de locomotion est la reptation, n'a aucune valeur sur le plan phylogénétique. Ils sont répartis en 4 groupes parfois très éloignés l'un de l'autre : les **sphénodontiens** (*fig. 7.14.A*) ; les **chéloniens** ou tortues (*fig. 7.14.B*) ; les **squamates** (serpents, *fig. 7.14.C* et lézards, *fig. 7.14.D*) et les crocodyliens (*fig. 7.14.E*). Pourtant ces animaux présentent de nombreux caractères communs, si bien qu'ils seront traités ensemble dans ce chapitre.

Les chéloniens, les squamates, les sphénodontiens et les crocodiliens sont des vertébrés gnathostomes, tétrapodes, amniotes et hétérothermes.

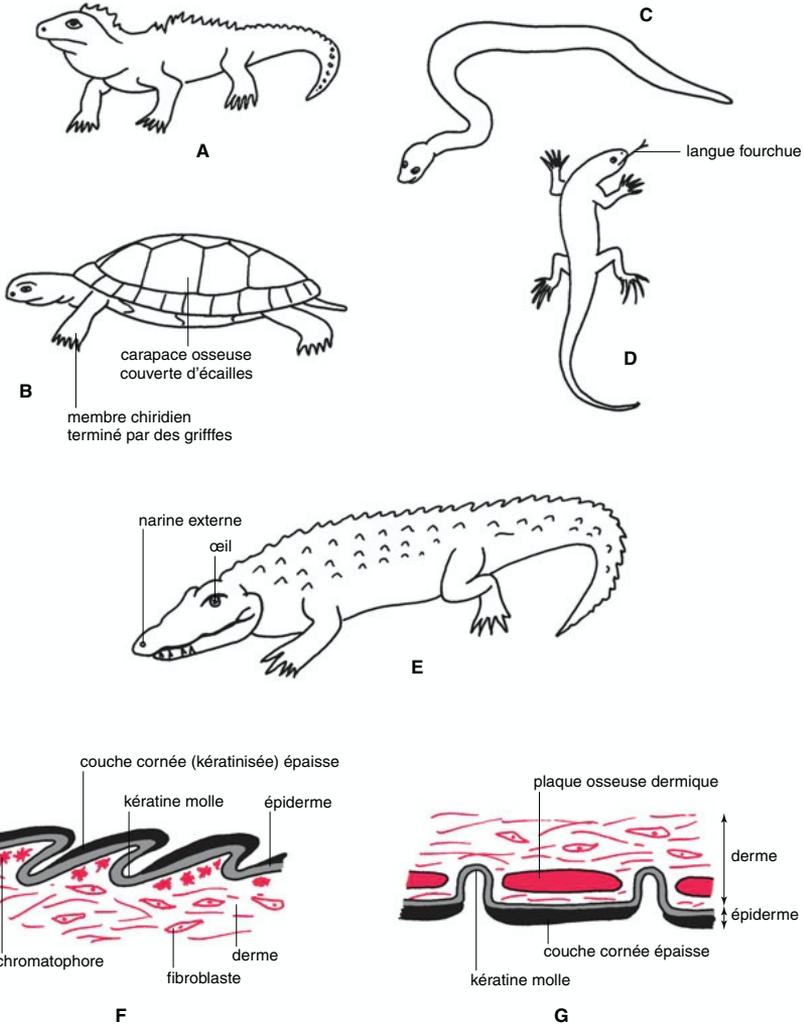


Figure 7.14 Organisation de type « reptilien » (1).

A : sphénodon (rhynchocéphales). **B** : cistude (tortues ou chéloniens). **C** : python ou boa (squamates). **D** : lézard (squamates). **E** : crocodile. **F** : écailles épidermiques. **G** : plaques ventrales des crocodiles.

Morphologie externe

Les « reptiles » ont 2 paires de membres chirodiens déjetés sur les côtés et qui soulèvent à peine l'animal dont le ventre frotte ou presque sur le sol. C'est cette marche rampante qui leur a valu le nom de « reptiles ». Leur peau est sèche et forme souvent des écailles.

Anatomie interne

Les téguments

La couche cornée épidermique est épaisse et les glandes cutanées sont rares, c'est pourquoi la peau est toujours sèche.

Chez les lézards et les serpents, l'épiderme forme des papilles plates, les écailles, imbriquées les unes sur les autres et recouvertes d'une couche cornée épaisse. Entre les écailles, la couche de kératine est plus molle, ce qui permet leur articulation (*fig. 7.14.F*). Le derme s'ossifie souvent sous les épaissements épidermiques, il forme ainsi les plaques osseuses de la carapace des tortues et les plaques ventrales des crocodiles (*fig. 7.14.G*).

La couche cornée des serpents se desquame en une fois, formant une mue dont le serpent sort par une fente qui s'ouvre au niveau de la tête. Celle des lézards se desquame en plusieurs fois, par lambeaux. Chez les crocodiliens et les chéloniens, la couche cornée s'élimine par simple usure.

Les doigts des « reptiles » se terminent par des griffes. Les griffes sont des étuis cornés qui se développent autour de la phalange terminale des doigts.

Le derme est riche en chromatophores qui peuvent se contracter ou s'étaler en provoquant des changements de couleur parfois rapides comme c'est le cas chez les caméléons.

Le squelette

Le squelette axial

Les différentes régions de la colonne vertébrale (*fig. 7.15.A*) sont comparables à celles des batraciens, sauf chez les serpents où on ne distingue que les régions du tronc et de la queue. Les vertèbres sont procoèles avec un corps vertébral concave à l'avant, convexe à l'arrière.

Les « reptiles » présentent une caractéristique importante, qui existe chez tous les amniotes, au niveau des 2 premières vertèbres cervicales, l'**atlas** et l'**axis**. Au cours du développement, le centre de la première vertèbre (atlas) se soude au centre de la deuxième (axis), formant ainsi une sorte de pivot, l'apophyse odontoïde, autour de laquelle le reste de l'atlas peut tourner (*fig. 7.15.B*). Cette particularité assure à la tête une mobilité considérable.

Chez les serpents, les côtes restent libres et servent de points d'appui dans la reptation. Chez les autres « reptiles », les côtes antérieures fusionnent avec le sternum qui ferme la cage thoracique du côté ventral.

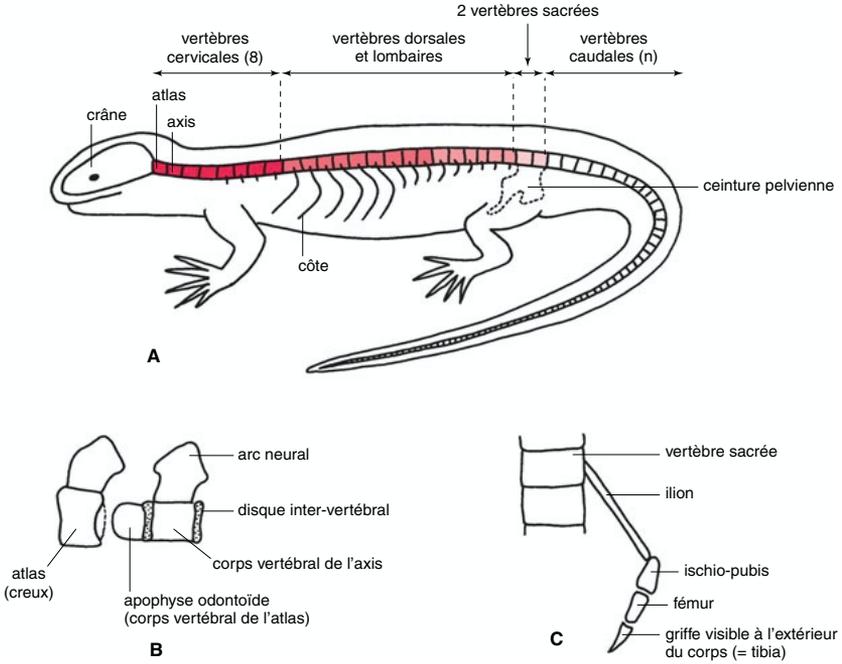


Figure 7.15 Organisation de type « reptilien » (2).

A : squelette axial d'un lézard (d'après Beaumont et Cassier). **B** : atlas et axis. **C** : ceinture pelvienne d'un boa.

Les membres et les ceintures

Les membres chirodiens sont de type transversal, c'est-à-dire qu'ils sont pliés en Z de telle sorte que le zeugopode devient vertical. Le corps est donc soulevé au-dessus du sol de la hauteur du zeugopode, ce qui leur donne une démarche rampante. Les membres de certains lézards s'atrophient. Ils disparaissent chez les orvets, mais les ceintures subsistent. Chez les serpents, les membres et les ceintures disparaissent, sauf chez les boas où persistent quelques vestiges de la ceinture pelvienne et des membres postérieurs dont une partie est visible à l'extérieur sous forme de 2 griffes (fig. 7.15.C).

Le crâne

Il est presque entièrement ossifié. On distingue différents types :

➤ Chez les chéloniens, le crâne est de type **anapside** (fig. 7.16.A).

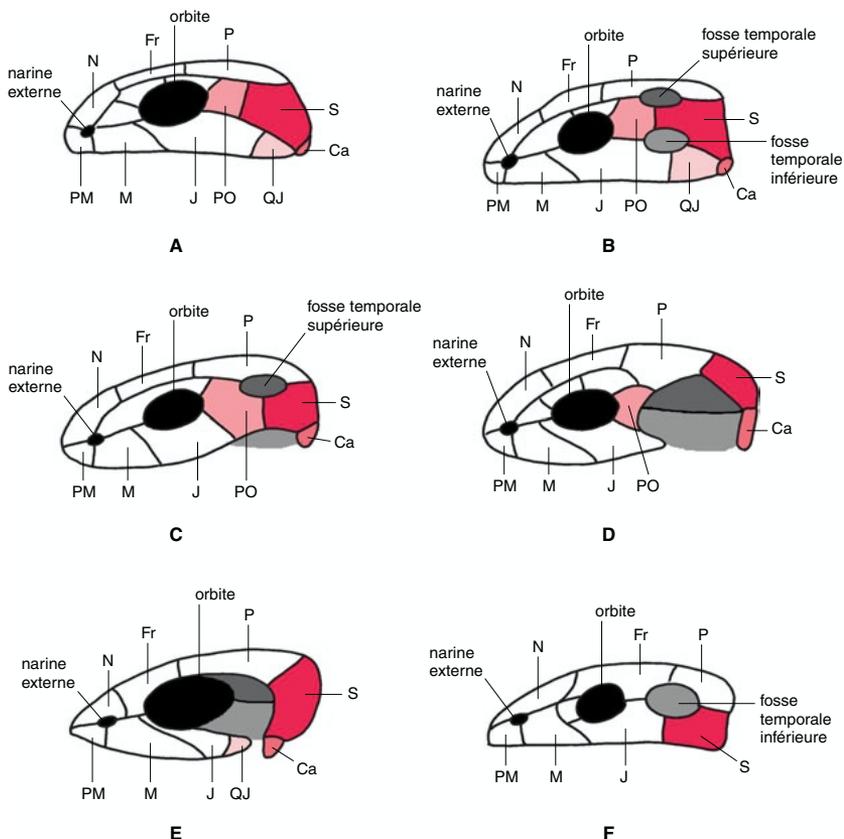


Figure 7.16 Les différents types de crâne des amniotes.

A : crâne anapside de tortue. **B** : crâne diapside de crocodile. **C** : crâne de lézard (type saurien). **D** : crâne de serpent (type ophidien). **E** : crâne d'oiseau. **F** : crâne de mammifère.

Ca = carré, Fr = frontal, J = jugal, M = maxillaire, N = nasal, P = pariétal, PM = prémaxillaire, PO = post-orbitaire, QJ = quadratojugal, S = squamosal.

Le toit du crâne (formé d'os dermiques) est complet, interrompu seulement au niveau des organes des sens olfactifs (narines externes), visuels (orbites) et pariétal (orifice impair pour l'œil pinéal).

- Chez les crocodiliens, le crâne est de type **diapside** (fig. 7.16.B). Il présente 2 paires d'ouvertures, les **fosses temporales** supérieures et inférieures. La barre osseuse temporale supérieure, formée par le post-orbitaire et le squamosal, sépare ces 2 fosses l'une de l'autre. La barre temporale inférieure (formée par le quadratojugal) limite la fosse temporale inférieure à la base.

- Chez les lézards (type saurien), la fosse temporale inférieure s'ouvre par disparition de la barre temporale inférieure (*fig. 7.16.C*).
- Chez les serpents (type ophidien) les 2 fosses temporales fusionnent par rupture des 2 barres temporales : le crâne est largement ouvert latéralement (*fig. 7.16.D*).

La suspension de la mâchoire est autostylique de type reptilien comme chez les batraciens (entre l'os carré et l'**articulaire**).

Le système nerveux et les organes des sens

Les hémisphères cérébraux et le cervelet sont plus volumineux que chez les batraciens (*fig. 7.17.A*). Les lobes olfactifs restent bien développés. Comme tous les amniotes, ils possèdent 12 paires de nerfs crâniens. Les organes des sens présentent certaines particularités.

L'olfaction

Les fosses nasales comprennent deux parties (*fig. 7.17.B*) : une région antérieure, le vestibule, qui communique avec l'extérieur par les narines externes et une région postérieure qui s'ouvre à l'arrière du plafond buccal par les narines internes (ou choanes). L'épithélium olfactif se trouve au niveau de la région postérieure, le vestibule est tapissé par un épithélium cilié banal. Une cloison, le cornet partage les sacs olfactifs en 2 chambres olfactives ou méats.

La photosensibilité et la vision

Les yeux latéraux sont généralement globuleux, la sclérotique devient cartilagineuse ou osseuse. Les yeux possèdent 3 paupières : supérieure, inférieure et membrane nictitante qui passe devant l'œil de l'angle interne vers l'angle externe. Chez les serpents, les paupières sont transparentes et soudées par leur bord, formant la lunette qui donne une certaine fixité au regard.

Chez de nombreux lézards et le sphénodon, l'organe parapinéal forme un œil pinéal avec une rétine rudimentaire uniquement photosensible. Cet œil extra-crânien (il sort du crâne par l'orifice pinéal) est simplement recouvert par un épithélium non pigmenté.

L'audition

L'oreille moyenne est typique chez les lézards. Il n'y a pas de tympan ni de cavité tympanique chez les serpents, la columelle relie la fenêtre ovale à l'os carré. Les serpents ne détectent pas les sons mais sont sensibles aux vibrations mécaniques. Chez les crocodiles, l'oreille interne présente un développement du sens auditif, la lagéna forme une vraie cochlée, le tympan est au fond d'un court conduit auditif externe.

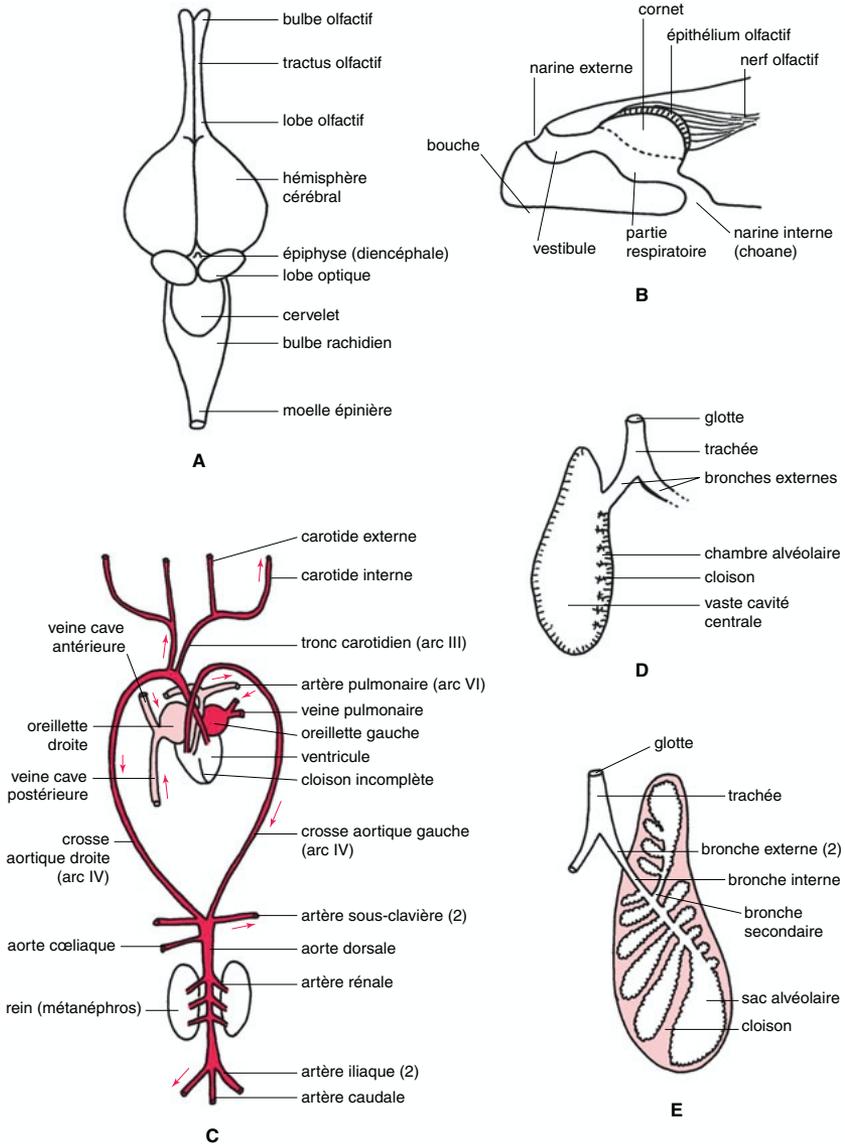


Figure 7.17 Organisation de type « reptilien » (3).

A : encéphale en vue dorsale. **B :** organe olfactif. **C :** appareil circulatoire. **D :** poumon sacculaire de petit lézard. **E :** poumon parenchymateux de varan.

L'appareil digestif

Il ne présente pas de grandes particularités. Tous les « reptiles » possèdent des dents, sauf les tortues qui ont un bec corné d'origine épidermique. Selon les groupes les dents se fixent sur les os de la cavité buccale ou sur les maxillaires supérieurs ou sur une partie de la mandibule. Chez les serpents, certaines dents (ou crochets), plus développées que les autres, servent à inoculer du venin. Les dents des « reptiles » sont remplacées plusieurs fois au cours de leur vie.

L'appareil circulatoire

Le cœur possède 2 oreillettes et un ventricule plus ou moins cloisonné (*fig. 7.17.C*). La cloison ventriculaire n'est complète que chez les crocodiles.

Les arcs aortiques sont comparables à ceux des anoues adultes : l'arc III donne les carotides, l'arc IV donne 2 **crosses aortiques** et l'arc VI donne les artères pulmonaires. La crosse aortique gauche se branche au-dessus de la partie droite du ventricule, le sang y est donc mélangé.

L'appareil respiratoire

Chez les petits lézards et les serpents, les poumons sont de type sacculaire comme chez les batraciens (*fig. 7.17.D*). Mais chez les grands lézards comme les varans, chez les tortues et chez les crocodiles, la structure pulmonaire se complique par pénétration de la bronche externe dans la chambre centrale qui disparaît (*fig. 7.17.E*). Cette bronche interne se ramifie, directement ou par l'intermédiaire de bronches secondaires, dans des chambres respiratoires alvéolisées séparées par des cloisons. Les poumons, privés de leur cavité centrale, deviennent des organes spongieux nommés poumons parenchymateux.

Chez les serpents (sauf le boa), et les lézards serpentiformes, le poumon gauche s'atrophie (chez la couleuvre par exemple) ou disparaît complètement (chez la vipère par exemple).

La mécanique respiratoire est très différente de celle des batraciens. Le rôle principal est joué par les muscles intercostaux. Leur contraction distend la cage thoracique et assure l'inspiration. Leur relâchement, combiné à la contraction des muscles abdominaux et à celle des muscles lisses de la paroi pulmonaire, provoque l'expiration.

L'appareil uro-génital

Il est tout à fait typique des amniotes (*fig. 6.13.E et F*). Les reins adultes sont des métanéphros, il y a donc des uretères secondaires qui assurent l'élimination de l'urine. Le canal de Wolff (uretère primaire)

n'a pas de rôle excréteur, il donne le spermiducte chez les mâles, régresse chez les femelles. Chez les femelles, le canal de Müller donne l'oviducte.

7.6 L'ORGANISATION DES OISEAUX

Ce sont des vertébrés gnathostomes, tétrapodes, amniotes et **homéothermes**.

Morphologie externe

Les oiseaux sont caractérisés par leurs membres antérieurs transformés en ailes, leur corps couvert de plumes et leurs mâchoires qui forment un bec recouvert d'un étui corné.

Il existe différents types d'oiseaux. Ils ont des ailes, mais tous ne volent pas. Certains sont marcheurs ou coureurs comme par exemple le kiwi, l'autruche, le nandou (*fig. 7.18.A*), l'émeu, le casoar. Ils sont souvent regroupés sous le terme de **ratites**. D'autres ont les ailes transformées en palettes natatoires, comme le manchot (*fig. 7.18.B*) et forment le groupe des **impennes**. Les oiseaux qui pratiquent le vol aérien ont un sternum bien développé avec une carène médio-ventrale, le **bréchet** sur lequel s'insèrent les muscles du vol. Ils sont souvent regroupés sous le terme de **carinates** (*fig. 7.18.C*).

Anatomie interne

Les téguments

La peau est mince et ne renferme pas de glandes, à l'exception des glandes uropygiennes qui s'ouvrent à l'extrémité du croupion, à la base de la queue. Ces glandes sécrètent un sébum gras avec lequel l'oiseau lisse ses plumes. Elles sont plus développées chez les espèces aquatiques, mais certains oiseaux n'en possèdent pas.

Les plumes

La production cutanée (ou phanère) caractéristique des oiseaux est la plume. Une **plume** présente un axe, creux du côté proximal (la hampe ou calamus), plein du côté distal (le rachis). Le rachis porte des filaments parallèles, les barbes qui portent elles-mêmes des filaments plus fins, les barbules (*fig. 7.18.D*). Il existe différents types de plumes : les grandes plumes des ailes (**rémigés**) et de la queue (**rectrices**), regroupées sous le nom de **pennes** ou plumes du vol et les plumes plus petites, plus souples qui couvrent le corps, nommées **tectrices** ou plumes de contour. Les petites plumes situées sous les précédentes et d'aspect cotonneux sont appelées duvet ou plumules.

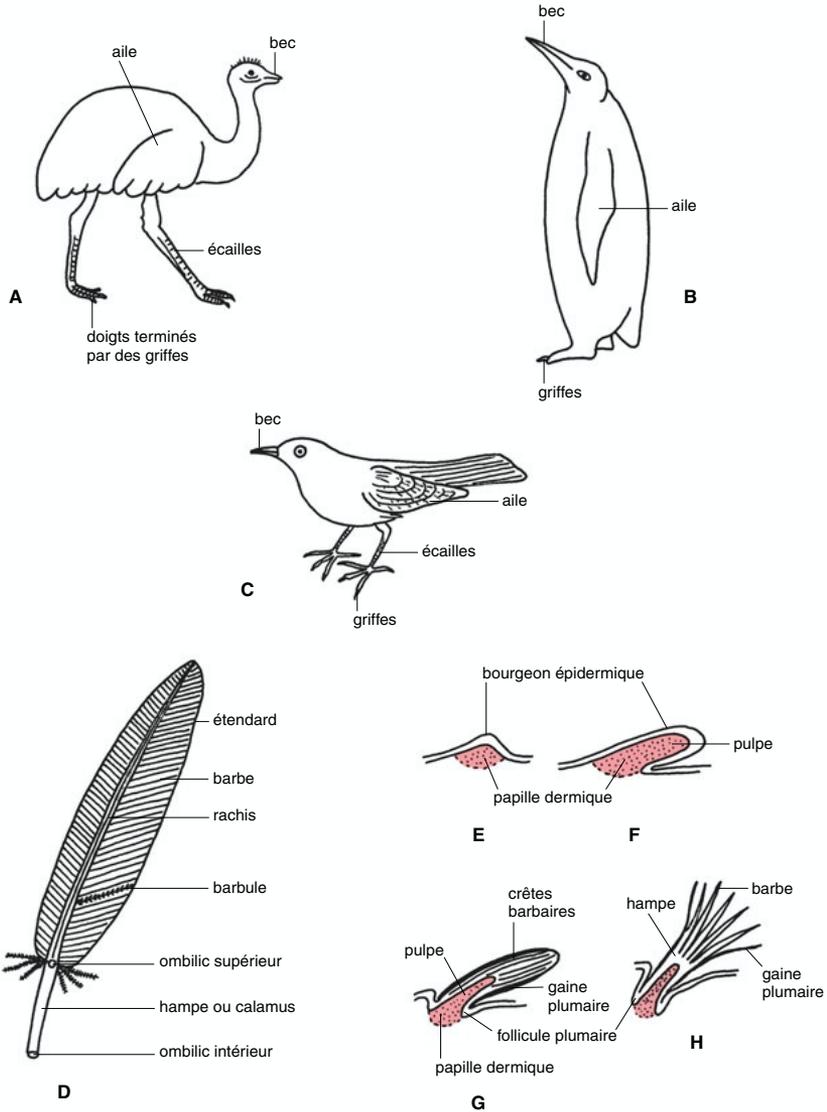


Figure 7.18 Organisation des oiseaux (1).

A : nandou (ratites). **B** : manchot (impennes). **C** : merle (carinates). **D** : plume. **E à H** : différentes étapes de la différenciation d'une plume.

Les plumes ont une origine dermo-épidermique. Une papille dermique vascularisée se soulève en entraînant un bourgeon épidermique (*fig. 7.18.E*). Le bourgeon s'allonge en un cylindre épidermique oblique qui entoure un axe dermique ou pulpe (*fig. 7.18.F*). Puis le bourgeon s'enfonce progressivement par sa base sous la surface de la peau, entraînant l'épiderme qui s'invagine en un follicule plumaire. Les différentes parties de la plume se kératinisent dans l'épiderme épais de la zone apicale du bourgeon. L'ensemble de l'ébauche plumaire est entouré d'une gaine kératinisée (*fig. 7.18.G*). La rupture de cette gaine libère les constituants de la plume (*fig. 7.18.H*).

Le bec

Au cours du développement embryonnaire, la peau s'épaissit autour de chaque mâchoire, elle se kératinise en formant un étui (en général d'une seule pièce). Les 2 étuis constituent le bec.

Les écailles et les griffes

Les membres postérieurs sont couverts d'écailles semblables à celles des « reptiles », ils se terminent par des griffes beaucoup plus épaisses dorsalement que ventralement. Les griffes sont des étuis cornés qui se développent autour de la phalange terminale des doigts.

Le squelette

Le squelette axial

La colonne vertébrale présente 2 grandes parties bien distinctes (*fig. 7.19.A*) :

- les vertèbres cervicales nombreuses qui forment un cou long, mince et souple ;
- les autres vertèbres (dorsales, lombaires, sacrées, caudales) qui sont plus ou moins soudées entre elles et forment, avec les ceintures, un tout solide. Les vertèbres sacrées soudées forment le **sacrum**, les vertèbres caudales se soudent également en un seul os, le **pygostyle**.

Les vertèbres sont **hétérocoèles ou « en selle »**, c'est à dire que les articulations des corps vertébraux ont la forme d'une selle de cheval, concave dans un sens, convexe dans l'autre (*fig. 7.19.B*).

Chez les carinates, le sternum présente un bréchet bien développé (*fig. 7.19.A*).

Le crâne

Il dérive du type diapside, mais les 2 fosses temporales fusionnent entre elles et fusionnent également avec l'orbite, ce qui forme une vaste cavité latérale (*fig. 7.16.E*). L'articulation de la mâchoire est autostylique de type reptilien (*fig. 7.19.C*). L'adaptation au vol est

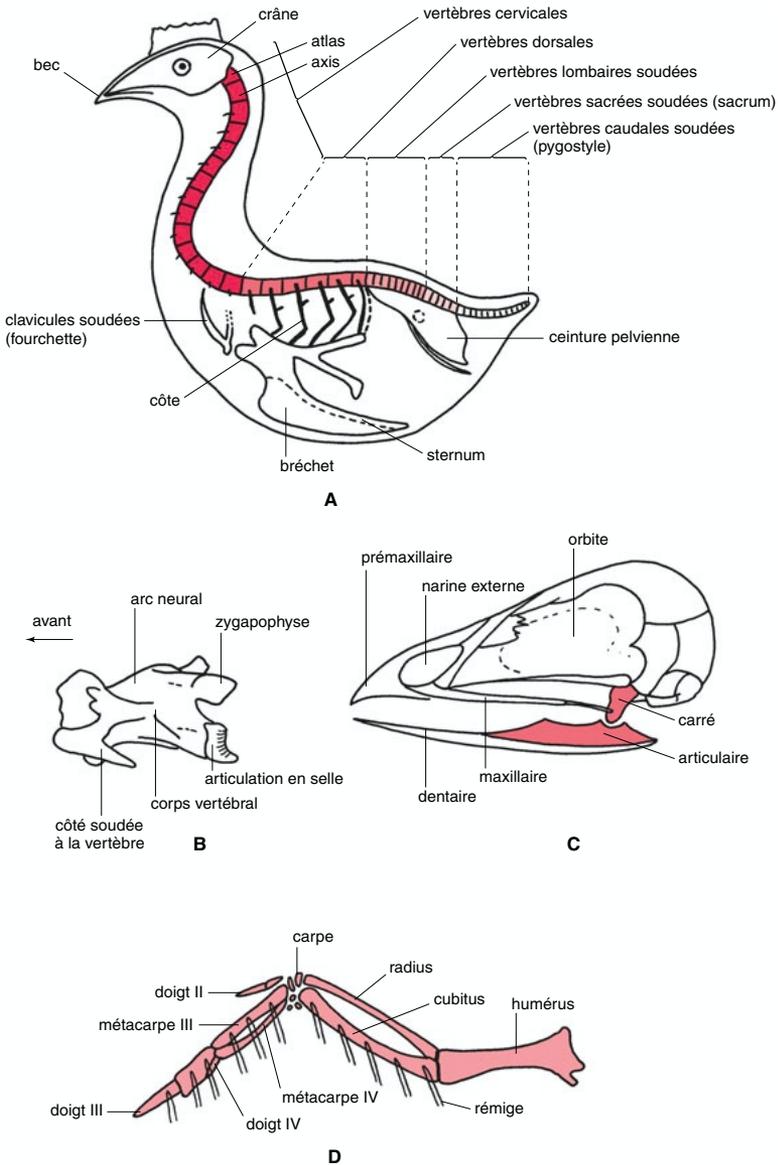


Figure 7.19 Organisation des oiseaux (2).

A: squelette axial (d'après Beaumont et Cassier). **B**: vertèbre cervicale. **C**: crâne.

D: squelette de l'aile.

marquée par un allègement du crâne dû à l'absence de cartilage, à l'amincissement des os, ainsi qu'à la pneumatisation de certains os.

Les membres et les ceintures

Les membres antérieurs se transforment en ailes (*fig. 7.19.D*). C'est la main qui est la plus modifiée, elle présente une réduction du nombre de doigts, ainsi qu'une réduction des os du carpe et du métacarpe. Les rémiges qui ont un rôle prépondérant dans le vol s'insèrent sur les os de la main et de l'avant-bras.

Les clavicules se soudent ventralement et forment la fourchette (*fig. 7.19.A*) qui maintient les articulations des bras écartées pendant le vol. Chez les bons voiliers, la fourchette vient s'appuyer ou même se souder au bréchet.

Le système nerveux et les organes des sens

L'encéphale des oiseaux ressemble assez à celui des « reptiles », simplement les lobes olfactifs sont moins développés, alors que les hémisphères cérébraux et le cervelet sont plus développés (*fig. 7.20.A*). Il y a 12 paires de nerfs crâniens.

Les organes olfactifs ressemblent aussi à ceux des « reptiles », mais il y a 2 cornets dans les sacs olfactifs, donc 3 chambres olfactives.

L'oreille interne se complique. La lagéna s'allonge en un canal cochléaire ce qui améliore l'audition. Au niveau de l'oreille moyenne, les 2 trompes d'Eustache se réunissent et s'ouvrent dans le palais par un orifice commun. L'oreille externe existe, mais elle est très peu développée, le tympan est situé, comme chez les crocodiliens, au fond d'un court conduit auditif externe.

La vue est très développée. Les cellules visuelles sont plus petites et plus nombreuses dans la rétine, ce qui augmente l'acuité visuelle. Les pupilles sont très larges, ce qui donne des images plus lumineuses. Chez beaucoup d'oiseaux les yeux sont latéraux, ce qui les oblige à tourner la tête pour que l'image se forme sur la fovéa, cependant certains d'entre eux comme l'aigle, la buse ou l'hirondelle possèdent dans chaque œil une fovéa latérale qui leur permet de voir nettement devant eux sans avoir à tourner la tête. Les oiseaux ont 3 paupières (supérieure, inférieure et membrane nictitante).

L'appareil digestif

Les oiseaux n'ont pas de dents, mais un bec corné très dur. La langue est plus ou moins développée selon les espèces. L'œsophage se dilate en un jabot dans lequel s'accumulent les aliments ingurgités (*fig. 7.20.B*). L'estomac est divisé en 2 parties : le ventricule succenturié dont la paroi glandulaire sécrète des enzymes digestives et le gésier, poche à

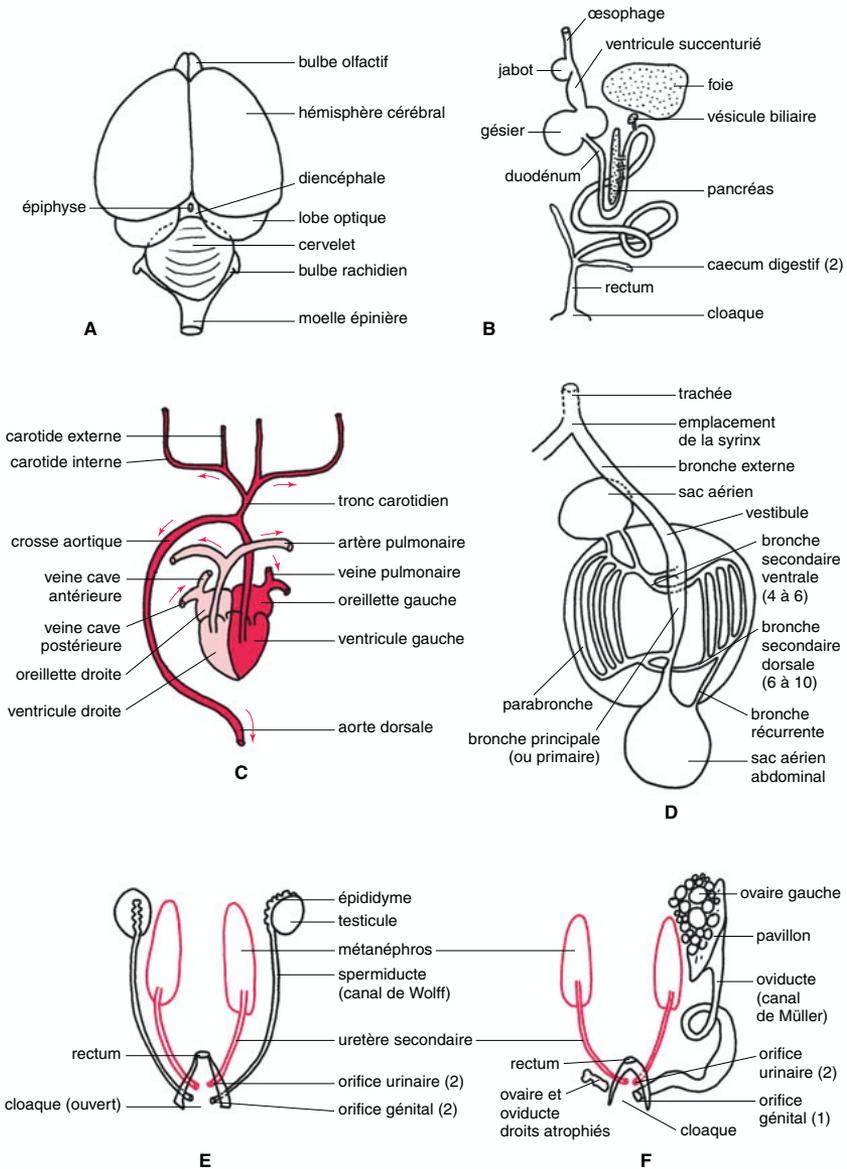


Figure 7.20 Organisation des oiseaux (3).

A : encéphale. **B :** tube digestif. **C :** appareil circulatoire. **D :** appareil respiratoire.

E : appareil uro-génital mâle. **F :** appareil uro-génital femelle.

parois musculeuses très épaisses qui broie les aliments. L'intestin est plus ou moins circonvolé et porte 2 cæcums plus ou moins longs. Le rectum s'ouvre dans un cloaque.

L'appareil circulatoire

Le cœur est entièrement cloisonné (*fig. 7.20.C*), il possède 2 oreillettes et 2 ventricules. L'oreillette droite reçoit le sang des veines caves, elle communique avec le ventricule droit qui envoie le sang vers les poumons par la crosse pulmonaire. L'oreillette gauche reçoit le sang des veines pulmonaires, elle communique avec le ventricule gauche qui envoie le sang oxygéné dans la crosse aortique, puis dans les carotides et l'aorte. Il n'y a qu'une seule crosse aortique, la droite.

L'appareil respiratoire

Les poumons des oiseaux se caractérisent par l'absence d'alvéoles (ils ont une structure entièrement tubulaire) et par le développement de diverticules extra-pulmonaires, les sacs aériens (*fig. 7.20.D*).

Chaque poumon est traversé par une bronche primaire (bronche principale) qui se renfle à la sortie en un sac aérien abdominal. De chaque bronche primaire se détachent des bronches secondaires dorsales ou ventrales qui se ramifient beaucoup. Les ramifications dorsales et ventrales s'anastomosent et forment un système de tubules, les **para-bronches** au niveau desquelles s'effectuent les échanges gazeux.

Les **sacs aériens** sont des diverticules pulmonaires situés en dehors de la cavité pleurale, et qui résultent du bourgeonnement de la bronche primaire ou du bourgeonnement de certaines bronches secondaires. Ils envahissent la cavité péritonéale, s'insinuent entre les faisceaux musculaires et pénètrent même à l'intérieur de certains os : les os pneumatisés, où ils occupent la place de la moelle osseuse.

Les sacs aériens entrent à nouveau en communication avec les poumons par les bronches récurrentes qui s'anastomosent avec les bronches secondaires. Les sacs aériens ne jouent aucun rôle dans les échanges gazeux, ils ont un rôle mécanique, ils agissent comme des soufflets qui assurent une circulation continue de l'air dans les para-bronches.

L'enveloppe cœlomique (la plèvre) disparaît au cours du développement, les poumons s'appliquent directement contre les côtes.

La trachée est longue, la glotte s'ouvre en arrière de la langue. Les oiseaux chanteurs ont un organe particulier, la syrinx, située au point de bifurcation des bronches.

L'appareil uro-génital

Comme chez tous les amniotes, les reins de l'adulte sont des méta-néphros. Les uretères secondaires aboutissent dans le cloaque. L'urine est très épaisse, riche en acide urique. Elle se mêle aux excréments.

Chez les mâles (*fig. 7.20.E*), les tubes séminifères se jettent dans un système de canalicules très compliqué qui fait saillie à la surface du testicule, c'est l'**épididyme**. Les canaux déférents (uretères primaires ou canaux de Wolff) en partent, ils s'ouvrent dans le cloaque indépendamment des uretères secondaires.

L'appareil génital femelle (*fig. 7.20.F*) est caractérisé par une atrophie à peu près constante de l'ovaire et de l'oviducte droits. Les ovocytes sont riches en vitellus (c'est le jaune de l'œuf) et donnent un aspect mamelonné à l'ovaire. Les ovocytes passent dans l'oviducte (canal de Müller) grâce à une très large trompe. Au cours de leur descente dans l'oviducte ils sont entourés successivement par de l'albumine (le blanc de l'œuf) puis par les membranes coquillières dont la plus externe s'imprègne de calcaire. Ces membranes forment la coquille de l'œuf.

7.7 L'ORGANISATION DES MAMMIFÈRES

Ce sont, comme les oiseaux, des vertébrés gnathostomes, tétrapodes, amniotes et homéothermes, mais ils en sont très éloignés phylogénétiquement.

Morphologie externe

Les mammifères sont essentiellement caractérisés par la présence de poils tégumentaires et de glandes mammaires produisant du lait. Leur morphologie externe est très diversifiée, car ils se sont adaptés à différents milieux. On distingue 3 types de mammifères :

- les **monotrèmes** comme l'échidné et l'ornithorhynque (*fig. 7.21.A*). Ils possèdent un bec corné et des mamelles sans pis ni mamelons. Ils sont ovipares et pondent des œufs télolécithes entourés d'une coque cornée imprégnée ou non de calcaire. Ce sont des homéothermes imparfaits (leur température varie entre 25 et 36 °C) ;
- les **marsupiaux**, comme le kangourou (*fig. 7.21.B*), le koala, la sarigue sont vivipares, mais ils ont une période de gestation très courte. La parturition est précoce et les jeunes sont très peu développés à la naissance. Ils finissent souvent leur développement dans un repli de la peau, la poche ventrale ou marsupium qui contient les mamelles ;
- les **euthériens** qui renferment de très nombreuses espèces vivipares à période de gestation longue. Le fœtus reste longtemps dans l'utérus où il est nourri par le placenta. Les euthériens ont colonisé

tous les milieux : terrestre (fig. 7.21.C), aérien (fig. 7.21.D) et aquatique (fig. 7.21.E).

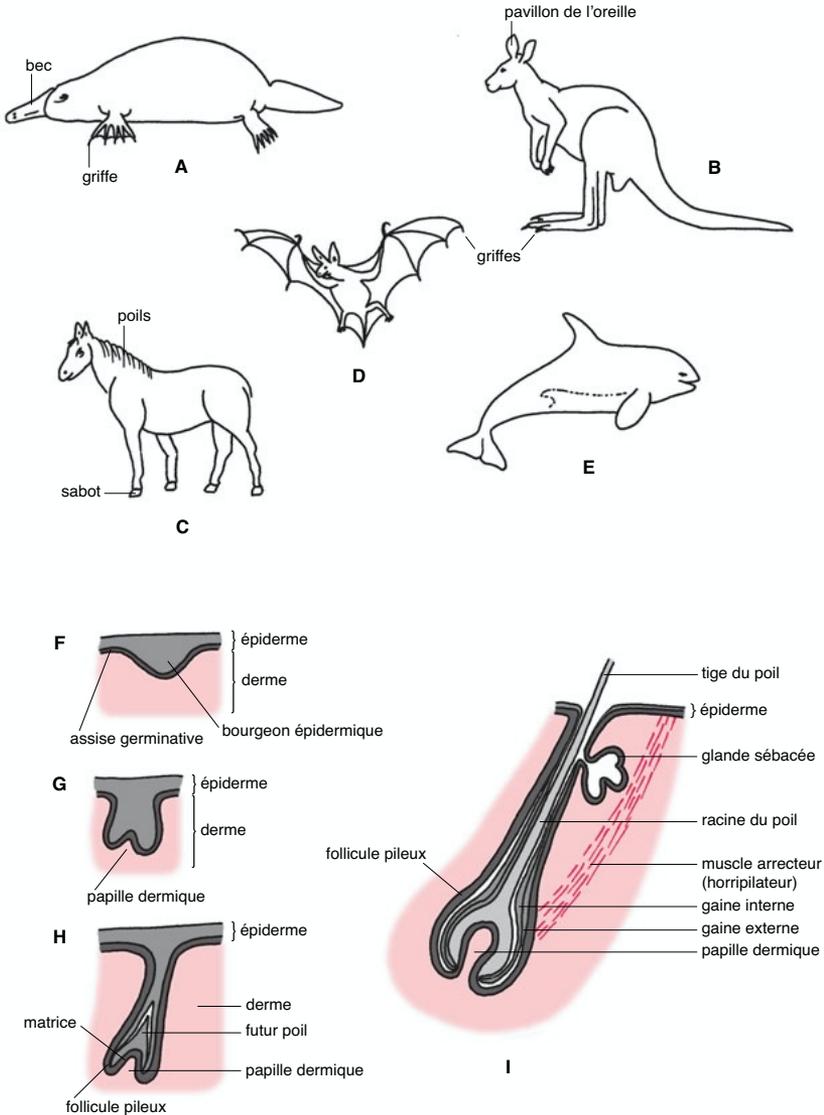


Figure 7.21 Organisation des mammifères (1).

A : ornithorhynque (monotrèmes). **B :** kangourou (marsupiaux). **C, D et E :** euthériens. **C :** cheval. **D :** chauve-souris. **E :** orque. **F, G, H :** stades successifs de la formation d'un poil. **I :** structure d'un poil.

Anatomie interne

Les téguments

L'épiderme pluristratifié (*fig. 6.1.B*) est corné superficiellement, le derme est riche en vaisseaux sanguins, en cellules pigmentaires (il en existe aussi dans les couches profondes de l'épiderme) et en corpuscules tactiles. Le tissu sous-cutané est riche en cellules adipeuses. Il peut atteindre, chez certaines espèces, une épaisseur considérable et forme le panicule adipeux.

Les poils proviennent d'un bourgeon épidermique qui s'enfonce plus ou moins obliquement dans le derme (*fig. 7.21.F*). Son extrémité basale se renfle en un bulbe qui forme une cupule autour d'une papille dermique vascularisée (*fig. 7.21.G*). D'abord homogène, le bulbe pileux se différencie en une couche périphérique, le follicule pileux et une zone centrale, la matrice (*fig. 7.21.H*).

Les cellules de la matrice se multiplient, se kératinisent et se disposent en un cylindre qui s'allonge par sa base et perce la surface de l'épiderme, c'est le **poil** (*fig. 7.21.I*). La racine du poil correspond à la partie basale enfoncée dans le derme et entourée du follicule pileux, tandis que la tige correspond à la partie libre du poil, située à l'extérieur du tégument.

Chaque poil est accompagné d'une glande sébacée qui sécrète du sébum et d'un muscle arrecteur (ou horripilateur) dont la contraction fait dresser le poil et facilite l'excrétion du sébum.

La peau des mammifères présente d'autres phanères (productions épidermiques kératinisées) : ongles, griffes, sabots, cornes. Ce sont des étuis cornés entourant une structure osseuse (phalange ou os cornu).

Les glandes tégumentaires sont diverses et abondantes : glandes sudoripares, glandes sébacées et glandes mammaires.

Le squelette

Le squelette axial

Les 5 régions de la colonne vertébrale sont bien définies (*fig. 7.22.A*), sauf chez certaines espèces aquatiques. Quelle que soit la longueur du cou, la région cervicale ne comporte que 7 vertèbres : l'atlas (*fig. 7.22.C*), l'axis (*fig. 7.22.D*) et 5 vertèbres cervicales. Les autres régions ont un nombre de vertèbres variable selon les espèces : entre 9 et 25 vertèbres dorsales (mais le plus souvent 13) ; 6 ou 7 vertèbres lombaires ; 2 à 4 vertèbres sacrées et de 3 à 46 vertèbres caudales selon la longueur de la queue.

Les vertèbres sont **biplanes ou acœles** (*fig. 7.22.B*) sauf les vertèbres cervicales des ruminants qui sont opisthocœles.

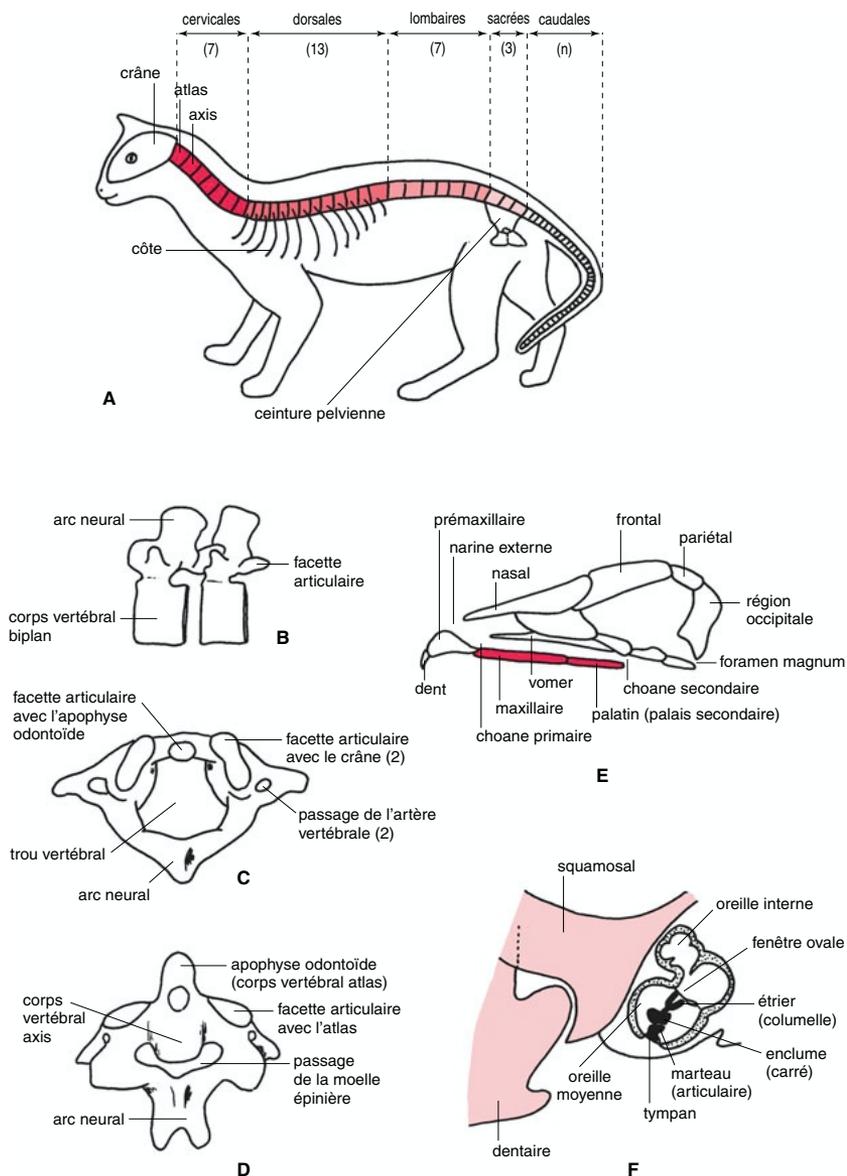


Figure 7.22 Organisation des mammifères (2).

A : squelette axial (d'après Beaumont et Cassier). **B** : vertèbres biplanes vues de profil. **C** : atlas humain. **D** : axis humain. **E** : coupe sagittale du crâne. **F** : articulation autostylique de type mammalien et oreille interne.

Le crâne

Il est caractérisé par :

- l'acquisition d'un **palais secondaire** (ou voûte palatine secondaire) qui isole les fosses nasales de la cavité buccale. L'air peut aller des narines à la trachée sans passer par la bouche (*fig. 7.22.E et 7.24.E*) ;
- l'articulation du crâne avec l'atlas par 2 condyles occipitaux (*fig. 7.22.C*) ;
- la présence d'une seule fosse temporale, la fosse temporale inférieure (*fig. 7.16.F*) ;
- l'incorporation de l'os carré et de l'articulaire à l'oreille moyenne si bien que l'articulation de la mâchoire se fait entre le squamosal et l'os dentaire (*fig. 7.22.F et 7.24.C*). C'est une suspension auto-stylique de type mammalien.

Le système nerveux et les organes des sens

Le système nerveux central

L'encéphale est caractérisé par un grand développement des hémisphères cérébraux et du cervelet (*fig. 7.23.A*). Les hémisphères cérébraux se replient sur eux-mêmes vers l'arrière et recouvrent plus ou moins le reste de l'encéphale. Ils peuvent être lisses ou présenter des circonvolutions. Deux lobes supplémentaires s'ajoutent aux lobes optiques qui deviennent les tubercules quadrijumeaux.

Les mammifères possèdent 12 paires de nerfs crâniens.

Les organes des sens

La cavité olfactive s'étend, au cours du développement embryonnaire, à l'intérieur de certains os crâniens voisins qu'elle creuse de sinus recouverts d'épithélium olfactif non sensoriel (*fig. 7.23.B*). Elle présente de nombreux cornets (jusqu'à une dizaine chez certains rongeurs).

L'organe stato-acoustique est très complexe. Il est formé de 3 parties (*fig. 7.23.C*) :

- l'oreille externe, composée du pavillon (il n'existe pas toujours) et du conduit auditif externe qui aboutit au tympan ;
- l'oreille moyenne qui abrite un dispositif osseux, la chaîne des osselets. Le marteau provient de l'articulaire, l'enclume provient de l'os carré et l'étrier provient de la columelle, donc de l'os hyomandibulaire. Ces osselets transmettent les vibrations du tympan à la fenêtre ovale. La cavité tympanique communique avec le pharynx par une étroite trompe d'Eustache ;

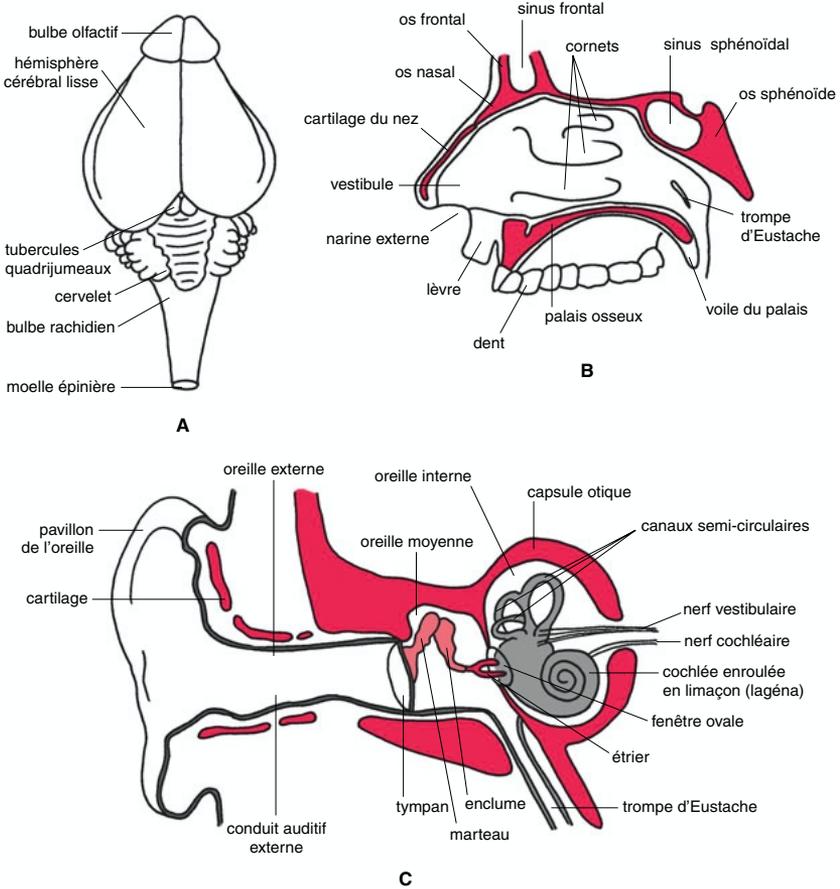


Figure 7.23 Organisation des mammifères (3).

A : encéphale. **B :** appareil olfactif humain. **C :** organe stato-acoustique humain.

➤ l'oreille interne ou labyrinthe membraneux qui présente les différenciations habituelles, l'utricule, le saccule et les 3 canaux semi-circulaires. La cochlée s'enroule en limaçon, l'audition est très développée chez les mammifères.

L'œil des mammifères (*fig. 6.8*) ne diffère pas de celui des autres tétrapodes. Le nombre de paupières varie selon les espèces. La plupart des mammifères ont 2 paupières, mais les chevaux et les carnivores ont, en plus, une membrane nictitante.

Les bourgeons du goût se cantonnent sur la langue et sont portés par différents types de papilles.

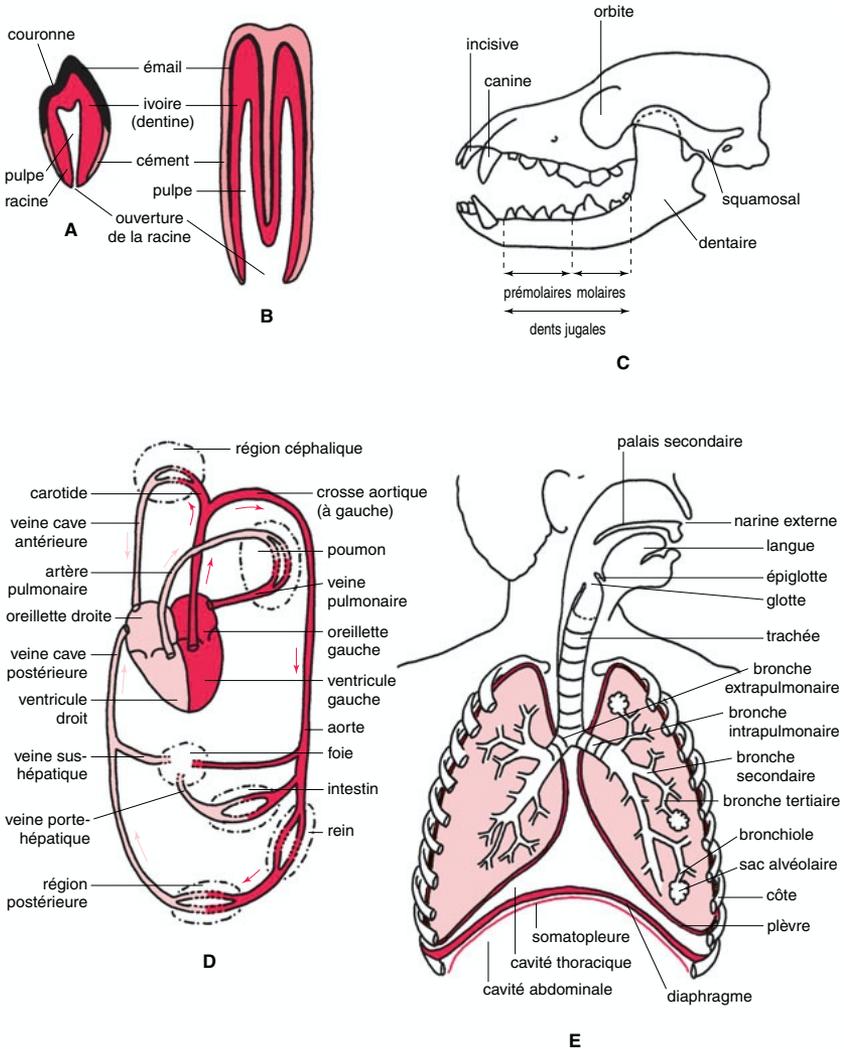


Figure 7.24 Organisation des mammifères (4).

A : dent brachyodonte. **B :** dent hypsodonte. **C :** crâne de chien. **D :** appareil circulatoire. **E :** appareil respiratoire humain.

Le sens tactile est très développé, les mammifères présentent de nombreux récepteurs encapsulés répartis de façon variable sur le corps. Chez l'homme, ils sont principalement localisés à la paume des mains et à la plante des pieds.

L'appareil digestif

Les dents se développent sur les prémaxillaires, les maxillaires et la mandibule (dentaire). La couronne de la dent est formée par l'émail et la dentine. Le **cément** remplace l'émail au niveau de la racine. La cavité pulpaire subsiste et donne la pulpe de la dent (*fig. 7.24.A et B*).

Les mammifères sont généralement **diphyodontes**, c'est-à-dire qu'ils ont 2 dentures fonctionnelles successives : les dents de lait (denture lactéale) et les dents définitives.

Il existe différentes catégories de dents (*fig. 7.24.C*) : en avant les incisives, puis les canines et plus en arrière les dents jugales (au niveau des joues) qui sont divisées en prémolaires et en molaires. Il existe 2 types de dents jugales :

- les dents **brachyodontes** dont la croissance s'arrête car l'ouverture des racines rétrécit ce qui limite la vascularisation de la pulpe dentaire (*fig. 7.24.A*) ;
- les dents **hypsodontes** à croissance prolongée ou continue (il y a compensation de l'usure de la dent), avec des racines largement ouvertes et une pulpe bien irriguée (*fig. 7.24.B*).

La forme des dents s'accorde avec le régime alimentaire. Les carnassiers ont des incisives tranchantes, des canines acérées et des dents jugales tranchantes. Les phytophages ont des dents jugales avec une large surface de broyage. Les incisives et les canines sont plus ou moins développées, elles manquent parfois.

Le tube digestif présente de nombreuses variations. Il est plus long chez les phytophages que chez les carnassiers. Le cæcum est une évagination en cul-de-sac situé à la limite entre l'intestin grêle et le côlon. Il est très développé chez les phytophages car il contient des bactéries qui participent à la digestion de la cellulose des végétaux. Chez beaucoup de mammifères il se réduit et devient l'appendice vermiculaire.

Chez les mammifères, la cavité viscérale abdominale est séparée de la cavité thoracique par un muscle particulier : le **diaphragme** (*fig. 7.24.E*).

L'appareil circulatoire

Le cœur est complètement cloisonné, il ne subsiste qu'une seule crosse aortique, la gauche (*fig. 7.24.D*). Les globules rouges (érythrocytes) perdent leur noyau au cours de leur maturation, ils sont souvent appelés **hématies**.



Le terme d'hématie est souvent utilisé comme synonyme d'érythrocyte, mais en principe il ne s'applique qu'aux érythrocytes anucléés des mammifères.

L'appareil respiratoire (fig. 7.24.E)

Les narines et les conduits qui leur font suite sont séparés de la cavité buccale par le palais secondaire. Ils aboutissent dans le pharynx.

L'orifice de la glotte peut être fermé par un repli dorsal de la muqueuse pharyngienne, l'épiglotte qui s'abaisse comme un opercule au moment de la déglutition. Au niveau du larynx se trouvent des replis de la muqueuse, les cordes vocales qui vibrent au passage de l'air expulsé par les poumons et émettent ainsi des sons. La lumière de la trachée est maintenue béante par des anneaux cartilagineux.

Les poumons, de type parenchymateux ont une structure alvéolaire très délicate. En effet, les bronches se ramifient considérablement (bronches secondaires, tertiaires, etc.), pour former de multiples **bronchioles** qui se divisent elles-mêmes un grand nombre de fois avant d'aboutir au niveau des alvéoles entourées par les capillaires. Les échanges gazeux s'effectuent au niveau de ces alvéoles.

L'appareil uro-génital

Les reins adultes sont des métanéphros. Les 2 uretères secondaires débouchent dans la vessie urinaire. Cette dernière se pédiculise et communique avec l'extérieur par un canal impair, l'**urètre**. Les monotrèmes (fig. 7.25.A) et les marsupiaux (fig. 7.25.B et E) possèdent un cloaque. Chez les euthériens, une cloison transversale se développe dans le cloaque. Elle devient musculaire et forme le **périnée** qui sépare les conduits uro-génitaux de l'anus (fig. 7.25.F).

Chez les femelles, les canaux de Wolff disparaissent, les canaux de Müller subsistent et subissent des transformations plus ou moins profondes selon les groupes. Chez tous les mammifères, les segments antérieurs forment les trompes utérines. Chez les monotrèmes, ovipares, les segments postérieurs restent séparés et ne sont pas modifiés (fig. 7.25.A). Chez les marsupiaux, les segments postérieurs sont encore indépendants, mais chacun d'eux se différencie en un **utérus** où l'œuf se développe, suivi d'un vestibule copulateur ou vagin (fig. 7.25.B). Chez les euthériens, les segments postérieurs fusionnent formant un utérus et un **vagin** (fig. 7.25.D). La fusion n'est pas toujours totale au niveau de l'utérus (utérus duplex, fig. 7.25.C).

Chez les mâles, les canaux de Müller s'atrophient, les néphrons du mésonephros se transforment en canalicules qui relient le testicule au canal de Wolff (uretère primaire). Ce dernier forme l'épididyme et le canal déférent. Le canal déférent aboutit dans l'urètre (fig. 7.25.E et F).

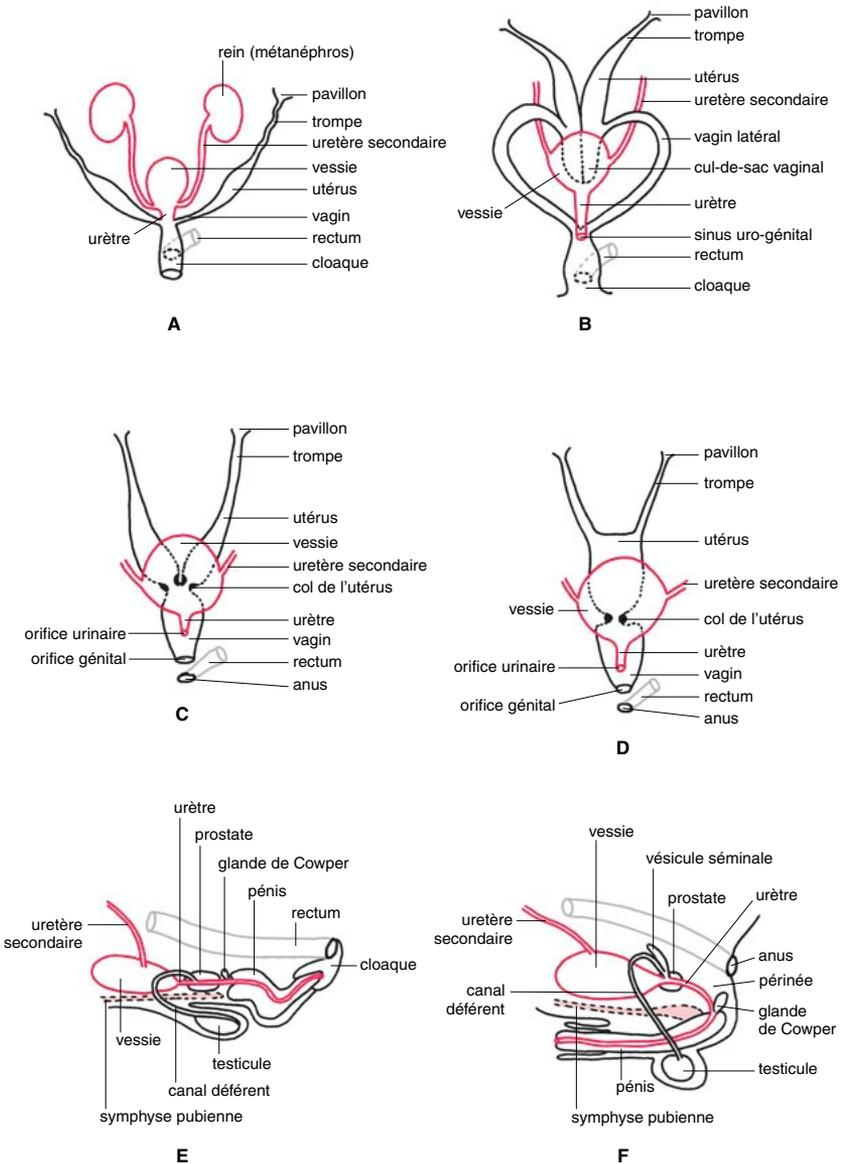


Figure 7.25 Organisation des mammifères (5).

A : appareil uro-génital femelle de monotème. **B** : appareil génital femelle de marsupial. **C** : appareil génital femelle à utérus duplex (euthériens). **D** : appareil génital femelle à utérus simplex (euthériens). **E** : appareil génital mâle chez les marsupiaux. **F** : appareil génital mâle chez les euthériens.



POINTS CLEFS

- Parmi les vertébrés on peut distinguer les amniotes dont les embryons se développent dans un amnios, annexe embryonnaire qui les protège de la déshydratation et les anamniotes dont les embryons ne possèdent pas d'amnios car ils se développent en milieu aquatique.
- D'autres caractéristiques différencient ces 2 catégories. Les anamniotes ont tous 10 paires de nerfs crâniens et leurs reins adultes sont des méso-néphros. Les amniotes ont tous 12 paires de nerfs crâniens, leurs reins adultes sont des métanéphros et leur deuxième vertèbre cervicale, nommée axis, donne à leur tête une grande mobilité.
- Les pétromyzontidés, les chondrichthyens, les téléostéens et les batraciens sont anamniotes. Les « reptiles », les oiseaux et les mammifères sont amniotes.
- Tous les amniotes ont une respiration pulmonaire : leurs narines servent à la fois à l'olfaction et à la respiration, ils ont une double circulation et leur cœur est cloisonné de façon plus ou moins complète. Les anamniotes ont généralement une respiration branchiale, mais certains possèdent des poumons, comme les batraciens dont les larves ont une respiration branchiale et les adultes une respiration pulmonaire.
- Les anamniotes sont tous hétérothermes, c'est-à-dire que leur température corporelle varie avec celle de l'environnement. Parmi les amniotes, les « reptiles » sont hétérothermes, tandis que les oiseaux et les mammifères sont homéothermes.
- Les amniotes ont tous une mâchoire articulée (gnathostomes), les anamniotes également, sauf les pétromyzontidés qui n'ont pas de mâchoire (agnathes).
- Les amniotes possèdent 2 paires de membres chirodiens plus ou moins développés (tétrapodes). Parmi les anamniotes, les pétromyzontidés n'ont pas de membres pairs (apodes), les chondrichthyens et les téléostéens ont 2 paires de nageoires paires, tandis que les batraciens sont tétrapodes.

- Chaque groupe de vertébrés possède des caractéristiques particulières au niveau de leurs téguments. La peau des pétromyzontidés est nue (non kératinisée) et riche en mucus produit par des cellules à mucus isolées dans l'épiderme ; les chondrichthyens possèdent des écailles placoides, d'origine dermo-épidermique ; les téléostéens ont des écailles élasmoïdes, d'origine dermique ; les batraciens ont une peau muqueuse, mais le mucus est produit par des glandes épidermiques et ils possèdent une assise superficielle de cellules kératinisées qui desquame par lambeaux ; les « reptiles » ont des écailles cornées épidermiques, les oiseaux des plumes et les mammifères des poils.

- Les vertèbres présentent également des différences : chez les pétromyzontidés, la corde est persistante et les vertèbres sont réduites aux arcs neuraux cartilagineux. Chez les chondrichthyens, les vertèbres sont amphiœles et cordacentriques. Chez les téléostéens, elles sont amphiœles et arco-centriques. Elles sont opisthocœles chez les urodèles, procœles chez les anoures et les « reptiles ». Elles sont hétérocœles chez les oiseaux et acœles chez les mammifères.

QCM/QROC

Vrai ou faux ?

Si la phrase est fautive, donnez une version correcte.

7.1 L'organisation des pétromyzontidés :

- a) leur corde persiste chez l'adulte ;
- b) ils possèdent des écailles dermiques ;
- c) ils n'ont qu'une seule narine ;
- d) la suspension de leur mâchoire est de type hyostylique.

7.2 L'organisation des chondrichthyens :

- a) leur nageoire caudale est de type homocerque ;
- b) ils n'ont pas de nageoires paires ;
- c) leurs vertèbres sont cordacentriques amphiœles ;
- d) leur cœur envoie le sang oxygéné dans l'aorte ventrale.

7.3 L'organisation des téléostéens :

- a) ils possèdent des écailles placoïdes ;
- b) certains conservent leurs pronéphros ;
- c) ils possèdent 5 paires de fentes branchiales ;
- d) la vessie gazeuse se forme à partir de la paroi ventrale du pharynx.

7.4 L'organisation des batraciens :

- a) leur épiderme possède une couche superficielle kératinisée ;
- b) ils possèdent un atlas et un axis ;
- c) l'os hyomandibulaire permet l'articulation de la mâchoire ;
- d) leur cœur a 2 oreillettes et un ventricule.

7.5 L'organisation de type reptilien :

- a) ils possèdent des écailles dermiques ;
- b) l'articulation de la mâchoire se fait entre l'os carré et l'articulaire ;
- c) ils ont 10 paires de nerfs crâniens ;
- d) leurs reins sont des mésonéphros.

7.6 L'organisation des oiseaux :

- a) leur peau est riche en glandes sébacées ;
- b) ils n'ont pas de clavicules ;
- c) ils ont un cœur complètement cloisonné ;
- d) leurs poumons n'ont pas d'alvéoles.

7.7 L'organisation des mammifères :

- a) ils ont des vertèbres hétérocœles ;
- b) leur oreille moyenne contient 3 os nommés marteau, enclume et étrier ;
- c) les dents brachyodontes ont une croissance continue ;
- d) ils ont une seule crosse aortique, la droite.

SOLUTIONS

7.1 a) Vrai.

b) Faux, leur peau est nue et recouverte de mucus.

c) Vrai.

d) Faux, ils n'ont pas de mâchoire.

7.2 a) Faux : leur nageoire caudale est hétérocerque.

b) Faux, ils ont 2 paires de nageoires paires (pectorales et pelviennes).

c) Vrai.

d) Faux, le cœur envoie le sang non oxygéné dans l'aorte ventrale.

7.3 a) Faux, ils ont des écailles élasmoïdes (origine dermique).

b) Vrai.

c) Faux, ils ont 4 paires de branchies recouvertes par un opercule.

d) Faux, la vessie gazeuse est un diverticule dorsal de l'œsophage.

7.4 a) Vrai, cette couche très mince desquamé régulièrement par lambeaux.

b) Faux, ils n'ont qu'une seule vertèbre cervicale, l'atlas.

c) Faux, l'os hyomandibulaire est intégré à l'oreille moyenne (columelle).

d) Vrai.

7.5 a) Faux, ils ont des écailles kératinisées d'origine épidermique.

b) Vrai.

c) Faux, ils ont 12 paires de nerfs crâniens comme tous les amniotes.

d) Faux, leurs reins sont des métanéphros (comme tous les amniotes).

7.6 a) Faux, ils n'ont pas de glandes tégumentaires, sauf la glande uropygienne.

b) Faux, les clavicules se soudent et forment la fourchette qui maintient les ailes écartées pendant le vol.

c) Vrai.

d) Vrai, leurs poumons sont de type tubulaire, l'oxygénation se fait au niveau des parabronches.

7.7 a) Faux, leurs vertèbres sont acœles ou biplanes.

b) Vrai.

c) Faux, leur croissance s'arrête car la pulpe n'est pas beaucoup irriguée.

d) Faux, ils n'ont qu'une seule crosse aortique, la gauche.

Glossaire

**Pour se repérer plus facilement,
les mots du glossaire sont en couleur dans le cours.**

Acelomate, p. 9, (a = sans ; cœl- = cavité) : qualifie un animal dont le mésoderme ne se creuse pas de cavités cœlomiques. Il ne possède pas de cavité corporelle (mise à part la cavité digestive). Les espaces situés entre les organes internes sont comblés par un mésenchyme nommé parenchyme.

Amniote, p. 109, (amnio- = membrane entourant le fœtus) : qualifie un vertébré dont les embryons se développent dans une poche pleine de liquide formée par une enveloppe membraneuse appelée amnios. Le développement dans un amnios est une adaptation à la vie terrestre.

Anamniote, p. 109, (a- = sans ; amnio- = membrane entourant le fœtus) : qualifie un vertébré dont les embryons ne possèdent pas d'amnios. Les œufs des anamniotes sont pondus en milieu aquatique.

Anhiste, p. 22, (a- = sans ; hist- = tissu) : se dit d'un élément d'anatomie microscopique qui ne paraît pas avoir de texture cellulaire (absence de cellules).

Archentéron, p. 8, (arch- = primitif ; entéron = intestin) : cavité tapissée d'endoblaste qui se met en place au cours de la gastrulation de l'embryon et qui s'ouvre à l'extérieur par le blastopore. Il est aussi nommé intestin embryonnaire.

Autotrophe, p. 4, (auto- = de soi-même ; troph- = nourriture) : organisme capable de synthétiser ses propres molécules organiques à partir de composés minéraux (par exemple CO₂ atmosphérique et eau).

Blastocœle, p. 8, (blast- = germe, embryon ; cœl- = cavité) ou cavité de segmentation : nom donné à la cavité remplie de liquide qui se forme dans l'embryon au stade blastula (en fin de segmentation).

Blastomère, p. 8, (blast- = germe, embryon ; mère = partie) : nom donné aux cellules-filles provenant des divisions successives de la cellule-œuf.

Blastopore, p. 8, (blast- = germe, embryon ; pore = passage, voie de communication) : nom donné à l'orifice unique des embryons au stade gastrula. C'est l'ouverture par laquelle l'archentéron communique avec l'extérieur.

Blastula, p. 8, (blast- = germe, embryon ; ul = petit) ou blastule : nom donné à l'embryon en fin de segmentation. La blastula est le plus

souvent sphérique, constituée d'une cavité centrale (le blastocœle) entourée de blastomères.

Cæcum, p. 74, (cæcus = aveugle) : diverticule en cul-de-sac, plus ou moins développé, qui communique avec un organe creux (le tube digestif en général).

Chiridien, p. 122, (chir- = main, prononcer « kiridien ») : chez les vertébrés, le membre chiridien est un organe locomoteur de type marcheur pentadactyle (= terminé par 5 doigts).

Chitine, p. 11, (chiton = vêtement, carapace, prononcer « kitine ») : polymère de N acétyl glucosamine (C₈H₁₃O₅N)_n qui entre dans la composition de la cuticule de nombreux protostomiens (elle existe aussi chez les champignons).

Chitineux, p. 35 : formé de chitine.

Cœlomate, cœlome, cœlomique, p. 10, (cœl- = cavité) : chez un animal cœlomate, le mésoderme se creuse d'une ou de plusieurs cavités. Ces cavités complètement entourées de mésoderme sont des cavités cœlomiques. L'ensemble des cavités cœlomiques d'un individu forme le cœlome.

Collagène, p. 6, (coll- = glu, colle ; gen- = engendrer) : protéine fibreuse sécrétée par les cellules conjonctives. Elle constitue une grande partie de la matrice extracellulaire et doit son nom au fait qu'elle se transforme en gélatine sous l'action de l'eau bouillante.

Deutérostomien, p. 9, (deuteron = en deuxième ; stome = bouche) : qualifie un animal chez lequel le blastopore embryonnaire donne l'anus. La bouche se forme donc dans un deuxième temps.

Diblastique ou **diploblastique**, p. 8, (di = deux ; diplo = double ; blast- = germe, embryon) : désigne un animal dont le corps se développe à partir de 2 feuilletts embryonnaires, l'ectoblaste et l'endoblaste.

Ectoblaste, p. 8, (ecto = au dehors de ; blast- = germe, embryon) : couche cellulaire externe des embryons au stade gastrula. Dans l'ectoblaste on peut généralement différencier 2 régions, l'épiblaste ou ectoderme qui formera l'épiderme et le neuroblaste ou neuroderme qui formera le système nerveux.

Ectoderme, p. 8, ou épiblaste (ecto = au dehors de ; derme = peau, pellicule) : couche cellulaire externe des embryons à des stades plus tardifs que la gastrula. L'ectoderme est à l'origine de l'épiderme.

Endoblaste, p. 8, (endo = à l'intérieur de ; blast- = germe, embryon) : couche cellulaire interne des embryons au stade gastrula.

Endoderme, p. 8, (endo = à l'intérieur de ; derme = peau, pellicule) : désigne la couche cellulaire interne des embryons à des stades plus tardifs que la gastrula.

Endothélium, p. 5, (endo = à l'intérieur de ; thélé = mamelon) : désigne l'épithélium unistratifié qui tapisse l'intérieur des vaisseaux sanguins et du cœur.

Entéron ou mésentéron, p. 9, (enter- = intérieur, intestin ; més- = intermédiaire) désigne la partie endodermique du tube digestif des triploblastiques. Le mésentéron est situé entre le stomodéum et le proctodéum.

Épiblaste, p. 105, (épi = sur, au-dessus de ; blast- = germe, embryon) : voir ectoderme.

Épineurien, p. 10, (épi = sur, au-dessus de ; neur- = nerf) : désigne un animal dont le système nerveux est situé du côté dorsal, au-dessus du tube digestif.

Épithélioneurien, p. 10, (épithélio = épithélium ; neur- = nerf) : désigne un animal dont le système nerveux est mal dégagé des téguments.

Épithélium, p. 5, (épi = au-dessus ; thélé = mamelon) : tissu formé d'une (= unistratifié) ou de plusieurs couches (= pluristratifié) de cellules jointives reposant sur une lame basale. Les épithéliums recouvrent toutes les surfaces externes et internes du corps.

Eucaryote, p. 3, (eu = bien, vrai ; caryo = noyau) : désigne un être vivant dont les cellules possèdent divers organites membranaires et dont le matériel génétique est séparé du cytoplasme par une enveloppe nucléaire (= vrai noyau).

Eumétazoaire, p. 6, (eu = bien, vrai ; méta = après, à la suite de ; zoon = animal) : nom donné aux métazoaires qui possèdent de vrais tissus, c'est-à-dire dont les épithéliums reposent sur une lame basale.

Ganglion, p. 9, (ganglio = enflure) : désigne un renflement. Au niveau de l'appareil circulatoire, les ganglions lymphatiques sont des renflements situés sur les vaisseaux lymphatiques. Au niveau du système nerveux, les ganglions sont des masses nerveuses qui coordonnent l'activité des protostomiens (ex : les **ganglions cérébroïdes** souvent appelés cerveau) ou qui servent de relais dans le système nerveux des vertébrés.

Gastrula, p. 8, (gastre = ventre, estomac ; ul = petit) : stade embryonnaire qui succède à la blastula et qui ressemble à un sac à double paroi muni d'un seul orifice, le blastopore.

Gastrulation, p. 8 : formation de la gastrula, elle aboutit à la mise en place de l'archentéron.

Gnathostome, p. 127, (gnathos = mâchoire ; stome = bouche) : qualifie un vertébré qui possède une mâchoire articulée.

Gonochorique, p. 21, (gono = semence, germe ; chorisme = action de séparer, séparation) : qualifie une espèce animale dont les sexes sont séparés, c'est-à-dire qui présente des individus mâles et des individus femelles.

Hermaphrodite, p. 35, (hermaphrod- = androgyne, bisexué) : état d'un animal qui produit des gamètes mâles et des gamètes femelles.

Hétérotherme, p. 139, (hétéro = autre, différent ; therme = chaleur) : qualifie un animal dont la température corporelle varie en fonction de la température extérieure. Synonymes moins utilisés actuellement : pœcilotherme ou poïkilotherme.

Hétérotrophe, p. 3, (hétéro = autre, différent ; troph- = nourriture) : un être vivant hétérotrophe est incapable de synthétiser ses composés organiques à partir de composés minéraux. Il se les procure à partir d'autres êtres vivants.

Homéotherme, p. 173, (homéo = semblable ; therme = chaleur) : qualifie un animal dont la température corporelle est constante et indépendante du milieu ambiant.

Hygoneurien, p. 10, (hypo = en dessous ; neur- = nerf) : qualifie un animal dont le système nerveux est ventral, en dessous du tube digestif.

Lame basale, p. 6 : matrice extracellulaire particulière située à la base des épithéliums et autour de certaines cellules (cellules musculaires et cellules nerveuses en particulier). La liaison des cellules à la lame basale assure une bonne cohérence aux tissus.

Mésenchyme, p. 9, (més- = intermédiaire ; enchym- = tissu d'un animal) : tissu conjonctif très simple formé de cellules à peu près indépendantes ou faiblement liées entre elles, susceptibles de s'anastomoser par leurs prolongements ; l'ensemble forme un réseau lâche dont les mailles renferment un liquide interstitiel. Chez les triploblastiques, le mésenchyme est généralement d'origine mésodermique.

Mésoblaste, p. 8, (més- = intermédiaire ; blast- = germe, embryon) : couche cellulaire située entre l'ectoblaste et l'endoblaste des embryons au stade gastrula.

Mésoderme, p. 8, (més- = intermédiaire ; derme = peau, pellicule) : couche cellulaire située entre l'ectoderme et l'endoderme des embryons à des stades plus tardifs que la gastrula.

Métabolisme, p. 3, (métabole = changement) : ensemble des réactions chimiques de transformation de matière et d'énergie qui sont catalysées par des enzymes et qui s'accomplissent dans les cellules des organismes.

Métamère, métamérie, métamérisé, métamérique, métamérisation, p. 14, (méta = à la suite de, idée de succession ; mère = partie) : le terme métamérie désigne une segmentation longitudinale du corps. Les segments successifs dans lesquels les organes (en particulier les cavités coelomiques) se répètent sont des métamères. La disposition de ces organes est métamérique. Le découpage des segments au cours du développement est la métamérisation.

Métazoaire, p. 3, (méta = qui vient après ; zoon = animal) : animal pluricellulaire. Dans l'ancienne classification traditionnelle les métazoaires étaient classés après les protozoaires.

Neuroblaste, p. 105, **neuroderme**, p. 8, (neur- = nerf ; blast- = germe, embryon ; derme = peau, pellicule) : région de l'ectoblaste qui donnera le système nerveux de l'animal.

Neurula, p. 119, (neur- = nerf) : stade du développement embryonnaire caractérisé par la mise en place de l'ébauche du système nerveux central.

Nutriment, p. 4, (nutri = nourrir) : substance résultant de la dégradation des aliments au cours de la digestion et pouvant être utilisée directement par les cellules pour leur métabolisme (ex : acides aminés, glucose...).

Organite, p. 3, ou organelle (organ- = instrument, organe) : élément entouré d'une ou de plusieurs membranes, situé dans le cytoplasme des cellules eucaryotes et accomplissant une fonction bien précise (ex : noyau, mitochondrie, réticulum endoplasmique...).

Parazoaire, p. 6, (para = à côté de ; zoon = animal) : organisme hétérotrophe pluricellulaire (métazoaire) ne possédant pas de vrais tissus (en particulier leurs épithéliums ne reposent pas sur une lame basale).

Parenchyme, p. 9, (para = à côté de ; enchym- = tissu d'un animal) : ce terme est utilisé chez les acéломates pour désigner le mésenchyme qui entoure les organes internes et chez les vertébrés pour désigner le mésenchyme situé au sein de certains organes (foie, poumons en particulier).

Proctodéum, p. 9, (procto = anus) : zone ectodermique invaginée dans le tube digestif au niveau de l'anus.

Protiste, p. 3, ou protoctista (proto = premier) : organisme eucaryote unicellulaire (au moins à un moment de son cycle biologique).

Protostomien, p. 9, (proto = premier ; stome = bouche) : qualifie les animaux chez lesquels la bouche se forme en premier, à partir du blastopore embryonnaire.

Protozoaire, p. 3, (proto = premier ; zoon = animal) : protiste hétérotrophe. Les protozoaires étaient placés au début de la classification traditionnelle, avant les métazoaires, car ils étaient considérés comme les animaux les plus simples. Ils ne sont plus classés parmi les animaux.

Pseudocœle, pseudocœlomate, p. 10, (pseudo = menteur, trompeur ; cœl- = cavité). Le pseudocœle est une cavité corporelle située entre le mésoderme et l'endoderme. Il dérive du blastocœle embryonnaire et n'est pas un vrai cœlome. Les animaux qui possèdent un pseudocœle sont des pseudocœlomates.

Ptérygien, p. 122, **ptérygote**, p. 81, (ptérygo = aile ou nageoire) : chez les vertébrés, le membre ptérygien correspond à une nageoire. Les insectes ptérygotes possèdent des ailes à l'état adulte.

Radiaire, p. 10, (radius = rayon) : disposé comme les rayons d'une roue ou d'un objet lumineux.

Sagittal, p. 9, (sagitta = flèche) : le plan sagittal correspond au plan de symétrie bilatérale déterminé par deux axes perpendiculaires l'un à l'autre, l'axe antéro-postérieur et l'axe dorso-ventral. Il divise le corps en deux moitiés (une droite et une gauche) sensiblement symétriques.

Segmentation, p. 8 : en anatomie, ce terme désigne la division du corps en segments ; en embryologie, il désigne les premières divisions de la cellule-œuf.

Somatopleure, p. 10, (somatos = corps ; pleure = côté, flanc) : feuillet cœlomique situé sur les côtés du corps, c'est-à-dire du côté externe, vers l'ectoderme.

Somites, p. 95 : masses paires de mésoderme situées de part et d'autre de la corde.

Splanchnopleure, p. 10, (splanchno = entrailles, viscères ; pleure = côté) : feuillet cœlomique situé du côté des viscères, c'est-à-dire du côté interne, vers l'endoderme.

Statocyste, p. 26, (stato = se placer ; cyste = poche gonflée, vessie) : vésicule sensorielle qui renseigne l'organisme sur sa position dans l'espace.

Stomodéum, p. 9, (stomo = bouche) : zone d'ectoderme invaginée au niveau de la bouche.

Tétrapode, p. 113, (tétra = quatre ; pode = pied) : vertébrés possédant deux paires de membres terminés par cinq doigts (membres chiridiens de type marcheur pentadactyle).

Tissu, p. 3 : ensemble de cellules spécialisées, de même nature ou non, associées selon un mode particulier et défini et qui accomplissent des fonctions déterminées. Dans un organisme, les tissus se regroupent souvent pour former des organes.

Triblastique ou **triploblastique, p. 8**, (tri = trois ; triplo = triple ; blast- = germe, embryon) : qualifie les animaux dont le corps se développe à partir de 3 feuilletts embryonnaires (ectoblaste, mésoblaste et endoblaste).

Index

Pour se repérer plus facilement, les occurrences principales des mots de l'index sont en gras dans le cours.

A

achètes 68
acicules 65
acelomates 9
acron 74
acropode 123
adamantoblastes 145
alvéoles 165
amétaboles 83
amnios 81
amniotes 109
amphicœles (vertèbres) 145
amphioxus 98
anamniotes 109
anapside 168
annélides 62
anoures 157
aorte
 dorsale 57, 100, 142
 ventrale 141
apodèmes 72
aptérygotes 81
aqueduc 143
arc
 aortique 141
 hémal 121
 hyoïde 127
 mandibulaire 127
 neural 121
archéocytes 20
arthropodes 70
articulaire 170
ascaris 44
ascidie 95
ascon 20

atlas 167
atriopore 98
atrium 18, 133
 génital 35
autogamie 42
autopode 123
axis 167

B

basipode 123
bec de perroquet 60
biplanes ou acœles (vertèbres) 182
bivalves 59
bourse copulatrice 35
brachiopodes 53
brachyodontes 187
bréchet 173
bronches 163
bronchioles 188
bryozoaires 52
bulbe 133
 rachidien 109
bulbilles 100

C

cæcum 74
canal
 de Botal 163
 de Müller 130
 de Wolff 127
 défèrent 130
 endolymphatique 112
 semi-circulaire 112
cardiopéricarde 97
carinates 173

- cavité
 - cotyloïde 125
 - glénoïde 125
 - palléale 56
 - péribranchiale 97
 - ceinture
 - pelvienne 125
 - scapulaire 125
 - cellules
 - à flamme vibratile 34
 - interstitielles 24
 - myoépithéliales 22, 44
 - cément 72, 187
 - céphalochordés 98
 - céphalon 79
 - céphalopodes 60
 - cercaire 38
 - cervelet 109
 - cestodes 39
 - chéllicères 77
 - chéloniens 165
 - chiasma optique 109
 - chiridien (membre) 122
 - chitine 11
 - choanes 161
 - choanocytes 20
 - choanoderme 20
 - chondrichthyens 143
 - chorde 94
 - chordés 94
 - choroïde 117
 - cladogramme 11
 - classification
 - phylogénétique 11
 - traditionnelle 11
 - clavicule 125
 - cloaque 46, 121
 - cnidaires 22
 - cnidoblastes 24
 - cnidocil 24
 - cnidocyste 24
 - cnidocytes 24
 - cochlée 114
 - cœlomates 10
 - cœlome 10
 - cœlomoducte 54
 - collencytes 20
 - colloblastes 26
 - columelle 161
 - cône artériel 155
 - conjonctive 117
 - coracoïde 125
 - cornée 117
 - coxa 81
 - crâniates 100
 - crêtes génitales 130
 - crosses aortiques 172
 - cténares 26
 - cucurbitain 42
 - cysticerque 42
 - cystide 52
- D**
- dentine 145
 - dermatome 121
 - deutérostomiens 9
 - diaphragme 187
 - diapside 169
 - diencephale 106
 - diphyodontes 187
 - diploblastiques 8
 - dissépinements 64
 - dixène 38
- E**
- écailles
 - élasmoïdes 152
 - placoïdes 145
 - échinodermes 89
 - ectoproctes 52
 - émail 145
 - émergence 72
 - encéphale 106
 - endocuticule 72
 - endolymph 112
 - endoptérygotes 84
 - endostyle 97
 - entéron 9
 - entonnoir 60
 - épicuticule 72
 - épididyme 180
 - épineuriens 10
 - épiphyse 106

épithélioneuriens 10
 épitoque 66
 eumétazoaires 6
 euthériens 180
 événement ou fente hyomandibulaire 146
 exocuticule 72
 exoptérygotes 84
 exuviation 72

F

fémur 81, 123
 fenêtre ovale 161
 flexion endogastrique 59
 foie 135
 foramen pariétal 114
 fosses temporales 169
 funicule 52

G

ganglions
 cérébroïdes 9
 pédieux 57
 pleuraux 57
 gastéropodes 57
 glande
 brune 92
 rectale 148
 vitellogène 35
 glomérule de Malpighi 128
 glotte 163
 gnathostomes 127
 gouttière épipharyngienne 98

H

hématies 187
 hémisphères cérébraux 106
 hémocœle 70
 hémolymphe 56, 75
 hépatopancréas 56, 74
 hétérocerque (nageoire caudale)
 145
 hétérocœles ou « en selle » (vertè-
 bres) 175
 hétérométaboles 84
 hétéroxène 38
 hexapodes 79

holométaboles 84
 homocerque (nageoire caudale) 150
 homologie 14
 hormone de mue 72
 hyponeuriens 10
 hypopharynx 81
 hypophyse 106
 hypothalamus 106
 hypsodontes 187

I

ilium 125
 imago 81
 impennes 173
 interradius 90
 iris 117
 ischion 125
 ivoire 145

K

kératines 106

L

labium 81
 labre 81
 labyrinthe membraneux 112
 lagéna 112
 lames latérales 119
 lamproies 139
 lanterne d'Aristote 94
 larve nauplius 79
 leucon 20
 ligne latérale 111
 lobes
 olfactifs 106
 optiques 109
 lophophore 52

M

manteau 54
 manubrium 22
 marsupiaux 180
 mastax 46
 méduse 22
 mésencéphale 106
 mésenchyme 9

mésentère 64
 mésentéron 9
 mésoglée 22
 mésonéphros 127
 métacercaire 38
 métamères 62
 métanéphridies 54
 métanéphros 127
 métapleures 98
 métapode 123
 métencéphale 106
 microtriches 40
 miracidium 38
 moelle épinière 106
 mollusques 54
 monotrèmes 180
 myélencéphale 106
 myocytes 20
 myomères 98
 myoseptes 98
 myotome 121
 myriapodes 79
 myxinoïdes 100

N

nématodes 44
 némerter 42
 néphrons 127
 néphrostome 54, 127
 néphrotomes 119
 neurocrâne 125
 neurogemmes 110
 neuromastes 111
 nymphe 84

O

ocelle 26, 80, 90
 odontoblastes 145
 oécie 52
 oligochètes 66
 ombrelle 22
 ommatidies 77
 ootype 38, 42
 opercule 150
 opisthocèles (vertèbres) 160

opisthosome 77
 oreillettes 56, 133
 organe
 adamantin 145
 électrogène 146
 parapinéal 106
 pinéal 106
 stato-acoustique 111
 os carré 160
 oscule 18
 ostioles 75
 otoconies 112
 otocyste 112
 ovicelle 52

P

palais secondaire 184
 pancréas 135
 papules 92
 parabronches 179
 paragnathes 64
 parapodes 62
 parazoaires 6
 parenchyme 9
 parthénogenèse 47
 pédicellaires 92
 pédipalpes 77
 pennes 173
 péréion 79
 péréiopodes 79
 périnée 188
 péristomium 62
 pétromyzontidés 139
 pieds ambulacraires 90
 pinacocytes 18
 pinacoderme 18
 placode otique 112
 placozoaires 17
 planaire 32
 plaque madréporique 90
 plathelminthes 32
 pléon 79
 pléopodes 79
 pleures 70
 plexus choroïde 109

plume 173
 pneumostome 56
 poche du noir 62
 podias 90
 poil 182
 polychètes 62
 polype 22
 polypide 52
 porocyte 20
 poumon 56, 75, 134
 proboscis 43
 procœles (vertèbres) 160
 pro-coracoïde 125
 proctodéum 9
 proglottis 40
 pronéphros 127
 prosencéphale 106
 prosome 77
 prostomium 62
 protandrie 41
 protonéphridie 34
 protostomiens 9
 pseudocœle 10
 pseudocœlomates 10
 ptérothèques 84
 ptérygien (membre) 122
 ptérygotes 81
 pubis 125
 pygidium 62
 pygostyle 175

R

racines aortiques dorsales 142
 radius 90, 123
 radula 56
 raphé 97
 ratites 173
 réceptacle séminal 35
 rectrices 173
 rédie 38
 rémiges 173
 rhombencéphale 106
 rhopalies 26
 rhynchocœle 43
 rotifères 46

S

saccule 112
 sacrum 175
 sacs aériens 179
 scapula 125
 scissiparité 36
 sclérites 70
 scléroblastes 20
 sclérotique 117
 sclérotome 121
 scolex 40
 sinus
 axial 92
 veineux 133
 siphons 95
 soma 62
 somatopleure 10
 somites 95
 sphénodontiens 165
 spicules 20
 splanchnocrâne 125
 splanchnopleure 10
 spongiaires 18
 spongine 21
 spongioblastes 21
 sporocyste 38
 squamates 165
 statocyste 26
 sternite 70
 sternum 122
 stigmates 75
 stomodéum 9
 strobile 39
 stylopede 123
 suspension
 autostylique 160
 de type hyostylique 146
 sycon 20
 symphyse pubienne 125
 système
 aquifère ou ambulacraire 89
 lacunaire 92
 latéral 111
 lymphatique 133
 sinusaire 92

T

tagmes 74
tarse 81
taxon 14
tectrices 173
télencéphale 106
téléostéens 150
telson 74
ténias 39
tentilles 27
tergite 70
thalamus 106
tibia 81, 123
torsion 59
trachée 75, 163
trachéoles 75
trématode 36
triploblastiques 8
trochanter 81
trompe d'Eustache 161
trous de Monro 106
tubercules
 bijumeaux 109
 quadrijumeaux 109
tubes de Malpighi 75
tunicine 95
tunique 95

turbellariés 34
tympan 161
typhlosole 66

U

uretères 127
urètre 188
urochordés 95
urodèles 157
uropodes 79
urostyle 160
utérus 188
utricule 112

V

vagin 188
valvule spirale 141, 148
vélum 22
ventricule 57, 75, 106, 133
vésicules podiales 92
vessie gazeuse 154
vestibule 113

Z

zeugopode 123
zoécies 52
zoïdes 52