

Petites questions de physiologie animale

**Licence de sciences de la vie (deuxième année) Faculté des
sciences et techniques Université Jean Monnet de Saint-Étienne
Publié par Sandrine Heusser**

Petites questions de physiologie animale

par et Sandrine Heusser

Copyright © 2018 Université Jean Monnet de Saint-Étienne



Cet ouvrage est mis à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Partage dans les mêmes conditions 4.0 International. [<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>]

Dédicace

À toutes les petites mains qui œuvrent dans l'ombre et sans qui rien ne serait possible

Table des matières

.....	x
Le coelome dans la physiologie des animaux à partir de l'exemple des Annélides	1
Introduction	1
Le coelome des Annélides : un ensemble de compartiments liquidiens	2
Le coelome : un hydrosquelette impliqué dans la mobilité	3
Le coelome : un compartiment liquidien de distribution et de défense	5
Le coelome : un environnement de la gamétogénèse	6
Conclusion	7
La métamérie dans la physiologie des animaux, à partir de l'exemple des Annélides	9
Introduction	9
La métamérie : des unités corporelles répétées le long de l'axe antéro-postérieur	10
La métamérie : des fonctions segmentaires réalisées dans les métamères	12
La métamérie : des fonctions globales coordonnées	15
Conclusion	16
La distribution par les appareils circulatoires chez les Vertébrés	18
Introduction	18
L'appareil circulatoire : un réseau de vaisseaux et un dispositif de propulsion distribuant le sang et la lymphe	18
L'appareil circulatoire : un dispositif anatomique distribuant matière et énergie dans l'organisme	23
L'appareil circulatoire : un acteur de l'intégration fonctionnelle	25
Conclusion	27
L'économie de l'eau et les appareils excréteurs des animaux	28
Introduction	28
Des appareils excréteurs économes en eau dans un milieu pauvre en eau	29
Des appareils excréteurs évacuant une grande quantité d'eau dans un milieu riche en eau ...	32
Des appareils excréteurs contribuant au développement d'une concentration osmotique élevée dans un milieu pauvre en eau	34
Conclusion	35
Poumons et échanges gazeux respiratoires des animaux	37
Introduction	37
Les poumons, des organes d'échange des gaz respiratoires en milieu aérien	38
La ventilation et la circulation, renouvellements des milieux extérieur et intérieur des poumons favorisant les échanges gazeux	44
Conclusion	46
Les échanges gazeux respiratoires des Eumollusques	48
Introduction	48
Les échanges gazeux respiratoires des Eumollusques avec l'eau	49
Les échanges gazeux respiratoires des Eumollusques avec l'air	51
Les échanges gazeux respiratoires des Eumollusques, optimisés par les convections des milieux extérieur et intérieur	53
Conclusion	55
La diversité de la prise alimentaire des Eumollusques	57
Introduction	57
L'ingestion d'aliments de grandes dimensions et peu mobiles, une forme de macrophagie	58
L'ingestion d'aliments de grandes dimensions et mobiles, une forme de macrophagie	62
L'ingestion de particules de petites dimensions et en suspension, une forme de microphagie	64
Conclusion	67
La prise alimentaire et les pièces buccales des Euarthropodes	69
Introduction	69
Prélever et traiter des aliments solides	70
Prélever et traiter des aliments liquides	75
Prélever et traiter des aliments solides et liquides	77

Conclusion	79
La digestion chez les animaux	81
Introduction	81
La digestion mécanique, une réduction des dimensions de particules alimentaires	81
La digestion chimique, une simplification des molécules alimentaires	84
La digestion, un processus coordonné à l'échelle de l'appareil digestif	88
Conclusion	91
Les glandes de l'appareil digestif des animaux	93
Introduction	93
Des glandes sécrétant des substances muqueuses	94
Des glandes sécrétant des substances enzymatiques	97
Des glandes sécrétant des substances conditionnant la digestion	100
Des glandes sécrétant des substances coordonnant le fonctionnement des organes digestifs	101
Conclusion	102
Les fonctions de l'intestin grêle des Mammifères	104
Introduction	104
L'intestin grêle des Mammifères : un organe de l'appareil digestif	104
L'intestin grêle : un organe spécialisé dans la digestion des molécules alimentaires et l'absorption des substances produites	108
L'intestin grêle : un organe au fonctionnement intégré	112
Conclusion	113
Le foie dans l'appareil digestif des Mammifères	115
Introduction	115
Le foie, un organe glandulaire de l'appareil digestif	116
Le foie, un organe impliqué dans la digestion, l'assimilation et la distribution	120
Conclusion	122
Posséder une cuticule à partir de l'exemple des Euarthropodes	124
Introduction	124
Posséder une cuticule : avoir une enveloppe corporelle externe rigide et articulée	126
Posséder une cuticule : avoir un squelette externe	130
Posséder une cuticule : disposer d'une protection temporaire	132
Conclusion	134
Le tissu osseux des Vertébrés : fonctions, propriétés et formation	136
Introduction	136
Le tissu osseux : une matrice extracellulaire organique minéralisée et des cellules spécialisées	137
Le tissu osseux : un tissu de soutien et de protection, intégré dans la physiologie de l'organisme	142
Le tissu osseux : un tissu issu du développement du mésenchyme	144
Conclusion	147
Se mouvoir avec un squelette externe ou avec un squelette interne	149
Introduction	149
Se mouvoir : interagir avec l'environnement	149
Se mouvoir : production et transmission d'une force	153
Se mouvoir : des contraintes liées à la localisation du squelette	156
Conclusion	157
La reptation chez les animaux	160
Introduction	160
La reptation en ligne droite, sans courbure corporelle	160
La reptation, des modalités diverses	167
Conclusion	169
La nage à partir de l'exemple des Téléostéens	171
Introduction	171
La nage des Téléostéens : une interaction avec l'environnement aquatique	172
La nage des Téléostéens : une adaptation à un environnement visqueux et dense	175
La nage des Téléostéens : une locomotion intégrée dans la physiologie	177
Conclusion	179

La diversité structurale et l'unité fonctionnelle des téguments des animaux	181
Introduction	181
Le tégument des animaux : un organe superficiel au contact du milieu extérieur	182
Le tégument : une interface organisme-milieu à rôle protecteur	187
Le tégument : une interface organisme-milieu à vocation mécanique	190
Le tégument : une interface organisme-milieu impliquée dans les échanges	192
Conclusion	194
Les surfaces d'échange entre l'animal et le milieu	196
Introduction	196
Les surfaces d'échange : des structures spécialisées dans les transferts de matière et d'énergie	197
Les surfaces d'échange, des structures adaptées à leurs fonctions	201
Les surfaces d'échange intégrées à la physiologie	204
Conclusion	207
La filtration dans la physiologie des animaux	209
Introduction	209
La filtration : rétention de particules alimentaires en suspension dans l'eau du milieu	209
La filtration : production d'un liquide à partir du liquide circulant	216
Conclusion	220

Liste des illustrations

1. Anatomie du Lombric en vue dorsale	2
2. Voir la vidéo "Déplacement du Lombric"	3
3. Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	3
4. Panache de Sabelle en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	4
5. Cœlomocytes de Lombric en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	5
6. Néréis en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	6
1. Le déplacement du Lombric	9
2. Anatomie de la Néréis en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	10
3. Anatomie de la Néréis en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	10
4. Anatomie du Lombric en vue dorsale	12
5. Anatomie du Lombric en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	12
6. Anatomie du Lombric en coupe sagittale (Collection de l'ENS de Lyon)	13
7. Anatomie du Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	14
8. Déplacement du Lombric	15
1. Muscle cardiaque de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	19
2. Cœur de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	20
3. Myocarde de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	20
4. Anatomie de l'appareil circulatoire de la Grenouille en vue ventrale, après injection de colorant jaune	21
5. Anatomie de l'appareil circulatoire du Gardon en vue ventrale, après injection de colorant jaune	22
6. Pancréas de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	25
1. Milieux extérieur, intérieur et équilibre hydrique	28
2. Cortex de rein de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	29
3. Tube digestif et tubes de Malpighi de Criquet en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	31
4. Organe de Bojanus d'Escargot en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	32
5. Rein de Gardon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	33
6. Labyrinthe de glande verte d'Écrevisse en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	33
7. Rein de Roussette en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	34
1. Appareil respiratoire de la Souris en vue ventrale	38
2. Poumon de Rat en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)	39
3. Appareil respiratoire de la Grenouille en vue ventrale	40
4. Poumon de Grenouille en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)	40
5. Poumon de Martinet en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)	41
6. Appareil respiratoire de l'Escargot en vue dorsale	42
7. Poumon d'Escargot en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)	42
8. Morphologie de l'Épeire fasciée en vue dorsale	43
9. Poumon d'Araignée en coupe longitudinale (Collection ENS de Lyon)	43
10. Poumon d'Araignée en coupe longitudinale (Collection ENS de Lyon)	44
1. Anatomie de la Moule en vue ventrale	49
2. Lame branchiale de Moule en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	49
3. Filaments branchiaux de Moule en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	50
4. Anatomie du Calmar en vue ventrale	50
5. Branchie de Seiche en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	51
6. Anatomie de l'Escargot en vue dorsale	51
7. Poumon d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	52
8. Poumon d'un escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	52
9. Filaments branchiaux de Moule en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	53
10. Poumon d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	54
11. Convections à contre-courant des milieux extérieur et intérieur de part et d'autre de l'échangeur des gaz respiratoires	55
1. La prise alimentaire chez l'Escargot	58
2. Anatomie de l'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	59

3. Bulbe buccal d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	59
4. Radula d'Escargot en montage <i>in toto</i> (Collection de l'ENS de Lyon)	60
5. Mâchoire d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	61
6. Tête de Calmar en vue ventrale	62
7. Bec corné de Calmar en vue latérale	63
8. Coques en vue externe	64
9. Anatomie de la Moule en vue ventrale	65
10. Lame branchiale de Moule en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	65
11. Filaments branchiaux de Moule en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	66
12. Mouvement des cils vibratiles des filaments branchiaux de Moule	67
1. Classification des Euarthropodes	69
2. Prise alimentaire du Criquet	70
3. Pièces buccales de type broyeur du Criquet en vue latérale	71
4. Pièces buccales de type broyeur du Criquet isolées en vues antérieures	72
5. Morphologie du Crabe vert en vue ventrale	73
6. Pièces buccales du Crabe vert en vues postérieures	74
7. Tête de Mouche avec pièces buccales de type suceur en montage <i>in toto</i> (Collection de l'ENS de Lyon)	75
8. Tête et pièces buccales de type piqueur-suceur de Punaise en montage <i>in toto</i> (Collection de l'ENS de Lyon)	76
9. Tête et pièces buccales de type piqueur-suceur de Moustique femelle en montage <i>in toto</i> (Collection de l'ENS de Lyon)	77
10. Tête et pièces buccales de type broyeur-lécheur d'Abeille ouvrière en montage <i>in toto</i> (Collection de l'ENS de Lyon)	78
11. Région antérieure et pièces buccales de l'Araignée (<i>Argiope brunnichi</i>) en vue ventrale (Collection de l'université Jean Monnet)	79
1. Crâne de Singe en vue latérale	82
2. Anatomie de l'appareil digestif de la Souris en vue ventrale	83
3. Gésier de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	83
4. Glande salivaire de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	84
5. Estomac de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	85
6. Région gastro-duodénale de la Souris en vue ventrale	86
7. Hépatopancréas de Crabe en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	87
8. Anatomie de l'appareil digestif de la Souris en vue ventrale	87
9. Jéjunum de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	89
10. Actions des hormones digestives des Mammifères	90
1. Anatomie de l'appareil digestif de la Souris en vue ventrale	93
2. Glande sublinguale de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	94
3. Estomac de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	96
4. Duodénum de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	96
5. Glande parotide de Lapin en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	97
6. Pancréas de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	98
7. Estomac de rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	98
8. Hépatopancréas de Crabe en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	99
9. Estomac de rat en coupe en coupe transversale (Collection de L'ENS de Lyon)	100
10. Foie de Porc en coupe transversale (Collection de L'ENS de Lyon)	101
1. Anatomie de l'appareil digestif de la Souris en vue ventrale	105
2. Anatomie de la région gastro-intestinale de la Souris en vue ventrale	106
3. Duodénum de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	106
4. Muqueuse de duodénum de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	107
5. Intestin grêle de grand Mammifère en coupe transversale (Collection de l'Université Jean Monnet)	109
6. Duodénum de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	110
7. Mouvements péristaltiques de l'intestin grêle	111
8. Contractions et relâchements des muscles intestinaux	111
9. Intestin grêle de Lapin en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	113
1. Anatomie de la Souris en vue ventrale	115
2. Appareil digestif de la Souris en vue ventrale	117

3. Anatomie de la région gastro-intestinale de la Souris en vue ventrale	117
4. Foie de Porc en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	118
5. Irrigation de foie de Mammifères, inspiré de Physiologie animale (L. Sherwood, H. Klandorf, P.H. Yancey)	118
6. Foie de porc en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	119
7. Lobule de foie de Porc en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	119
8. Action du glucagon sur un hépatocyte	121
9. Action de l'insuline sur un hépatocyte	121
1. Morphologie d'un Arachnide (Épeire fasciée), d'un Myriapode (Lithobie), d'un Malacostracé (Crabe pierre) et d'un Insecte (Anax empereur) en vues dorsales (de gauche à droite)	124
2. Morphologie du Criquet en vue dorsale	125
3. Morphologie du Crabe vert en vue dorsale	125
4. Cuticule de Crabe en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	126
5. Cuticule de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	127
6. Gésier de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	128
7. Mésothorax de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	128
8. Membrane articulaire de patte de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	129
9. Cuticules de Crabe vert (à gauche) et de Criquet (à droite) en coupe	129
10. Tégument et muscle de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	131
11. Thorax de Criquet en vue latérale	131
12. Thorax de Criquet en vue dorsale	132
13. Exuvie de Criquet en vue latérale (Collection de l'Université Jean Monnet)	133
1. Embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection ENS de Lyon)	136
2. Os compact de tête de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	137
3. Os de Mammifère en coupe transversale à sec (Collection de l'ENS de Lyon)	138
4. Dent d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	139
5. Cycle de remodelage de la matrice osseuse	141
6. Tête d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	143
7. Os long d'embryon humain en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	143
8. Crâne d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	145
9. Os d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	146
1. Voir la vidéo "Marche du Criquet"	150
2. Forces appliquées à un organisme humain en marche	151
3. Symphyse pubienne de Grenouille en vue ventrale	152
4. Membrane articulaire de patte de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	152
5. Muscle squelettique de Triton en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	153
6. Symphyse pubienne de Grenouille juvénile en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	154
7. Paroi corporelle du Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	155
8. Apodème de thorax de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	155
9. Anatomie du membre postérieur droit de Grenouille en vue dorsale	156
10. Anatomie de l'autopode postérieur droit de Grenouille en vue dorsale	157
1. Morphologie du Lombric en vue dorsale	161
2. Voir la vidéo "Reptation du Lombric"	161
3. Métamère de Lombric en coupe transversale (Collection personnelle)	162
4. Métamère de Lombric en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	162
5. Reptation par progression rectilinéaire chez le Lombric à l'échelle de deux métamères	163
6. Voir la vidéo "Reptation de l'Escargot"	164
7. Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	165
8. Pied d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	165
9. Glande pédieuse d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	166
10. Écailles de Serpent en vue externe (Collection de l'Université Jean Monnet)	166
11. Voir la vidéo "Reptation du Serpent des blés"	168
12. Squelette de Serpent en vue dorsale (Collection de l'Université Jean Monnet)	169
1. Voir la vidéo "Nage du Gardon"	171

2. Morphologie du Gardon en vue latérale	172
3. Squelette de Perche vu de dessus (Collection de l'Université Jean Monnet)	173
4. Musculature du tronc de l'alevin de Truite en coupe longitudinale (Collection ENS de Lyon)	174
5. Musculature du tronc de l'alevin de Truite en coupe transversale (Collection ENS de Lyon) ...	174
6. Tégument de tête de Vairon en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)	176
7. Squelette de la région caudale de Perche en vue latérale (Collection de l'Université Jean Monnet)	177
8. Anatomie du Gardon en vue ventrale	178
9. Anatomie du Gardon en vue latérale	179
1. Paroi corporelle d'Hydre d'eau douce (Collection de l'Université Jean Monnet)	182
2. Tégument de Planaire en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	183
3. Tégument d'Amphioxus en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	184
4. Tégument de Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	185
5. Thorax de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	185
6. Peau humaine en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	186
7. Bord du manteau de Moule en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	187
8. Peau de Grenouille en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	189
9. Thorax de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	190
10. Tégument de Vairon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	191
11. Tégument de poussin en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	192
1. Poumon de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	197
2. Muqueuse de duodénum de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	198
3. Cortex de rein de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	199
4. Glande sudoripare humaine en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	200
5. Tégument de Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	203
6. Tégument humain en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	205
7. Tégument de Léopard en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	206
1. Morphologie d'une Balane extraite de sa muraille en vue latérale	210
2. Morphologie des cirres postérieurs de Balane	211
3. Morphologie des cirres antérieurs de Balane	211
4. Tentacule de Sabelle en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	212
5. Région antérieure de l'Amphioxus en montage <i>in toto</i> (Collection de l'ENS de Lyon)	213
6. Fanon de Baleine en vue postérieure (Collection de l'ENS de Lyon)	214
7. Fanon de Baleine en vue antérieure (Collection de l'ENS de Lyon)	214
8. Voir la vidéo "Mouvements des appendices de la Balane"	215
9. Paroi pharyngienne d'Amphioxus en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	216
10. Cortex de rein de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	217
11. Intestin grêle de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	219

Liste des tableaux

1. Composition du corps humain	196
1. Compositions du liquide interstitiel et du sang humains	219

"J'ai beaucoup travaillé, et je continue. J'ai aimé ce que je faisais, même quand je ne faisais pas ce que j'aimais."

René Barjavel

Le cœlome dans la physiologie des animaux à partir de l'exemple des Annélides

Valentin Fyon <valentin.fyon@etu.univ-st-etienne.fr>

Quorentin Goigou

<quorentin.goigou@etu.univ-st-etienne.fr>

Alexandre Guyennon

<alexandre.guyennon@etu.univ-st-etienne.fr>

Antoine Pollet <antoine.pollet@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Annélides regroupent l'ensemble des vers annelés, dont l'organisation corporelle est caractérisée par plusieurs caractères communs.

Le corps est formé de segments successifs le long de l'axe longitudinal, appelés métamères. Chacun contient une ou deux cavités remplies de liquide, les cavités cœlomiques. Ils sont traversés sur toute la longueur du corps par le tube digestif et la chaîne nerveuse ventrale.

Animaux triploblastiques, dont l'organisation corporelle est issue de l'évolution de trois feuilletts embryonnaires (ectoderme, endoderme et mésoderme), les Annélides comportent trois sous-groupes :

- les Polychètes, caractérisés par un nombre important de soies ;
- les Oligochètes, caractérisés par un nombre peu important de soies ;
- les Achètes, caractérisés par l'absence de soie.

Les cavités cœlomiques sont creusées dans le mésoderme. L'ensemble des cavités cœlomiques de l'organisme constitue le cœlome. Selon les groupes, il prend la forme de cavités segmentées ou d'une cavité générale, mais il peut également régresser.

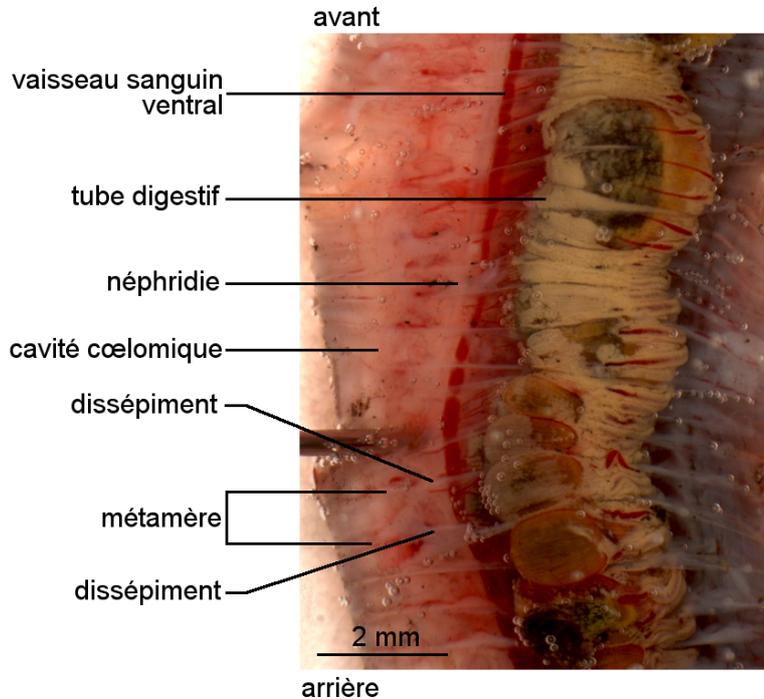
La physiologie est la science étudiant le fonctionnement des structures constitutives des organismes vivants aux différents niveaux d'organisation.

Quelle est l'organisation du cœlome et les caractéristiques du liquide qu'il contient dans le cas des Annélides ?

Lorsqu'il est bien développé comme chez les Annélides, quels sont les rôles du cœlome dans le fonctionnement des organismes animaux ?

Le coelome des Annélides : un ensemble de compartiments liquidiens

Figure 1. Anatomie du Lombric en vue dorsale



Le corps des Annélides est formé de plusieurs anneaux ou segments, appelés métamères. Ils sont délimités antérieurement et postérieurement par des cloisons portant le nom de dissépiments.

Chaque métamère renferme une ou deux cavités coelomiques contenant un liquide qualifié de coelomique.

Chez le Lombric, le liquide coelomique représente entre 18 et 28% de la masse corporelle. Solution aqueuse, il possède un pH de l'ordre de 6,7 et une concentration osmotique de 182 mOsm.l^{-1} .

Il est composé de substances minérales ionisées parmi lesquelles figurent les ions :

- Na^+ à la concentration de $75,6 \text{ mmol.l}^{-1}$;
- K^+ à la concentration de $4,0 \text{ mmol.l}^{-1}$;
- Ca^{2+} à la concentration de $2,9 \text{ mmol.l}^{-1}$;
- Cl^- à la concentration de $42,8 \text{ mmol.l}^{-1}$;
- NH_4^+ à la concentration de $1,2 \cdot 10^{-3} \text{ mmol.l}^{-1}$.

Il contient également des molécules organiques comme :

- des protéines à la concentration de $0,2 \text{ g.l}^{-1}$;
- de l'urée à la concentration de $0,99 \cdot 10^{-3} \text{ mmol.l}^{-1}$.

Des cellules y circulent librement, appelées coelomocytes.

Les cavités coelomiques des métamères successifs sont traversées par des organes longitudinaux comme le tube digestif et la chaîne nerveuse ventrale. Elles contiennent également des organes se répétant dans les différents métamères, comme les néphridies, organes excréteurs.

Le cœlome : un hydrosquelette impliqué dans la mobilité

Le cœlome, un acteur de la locomotion

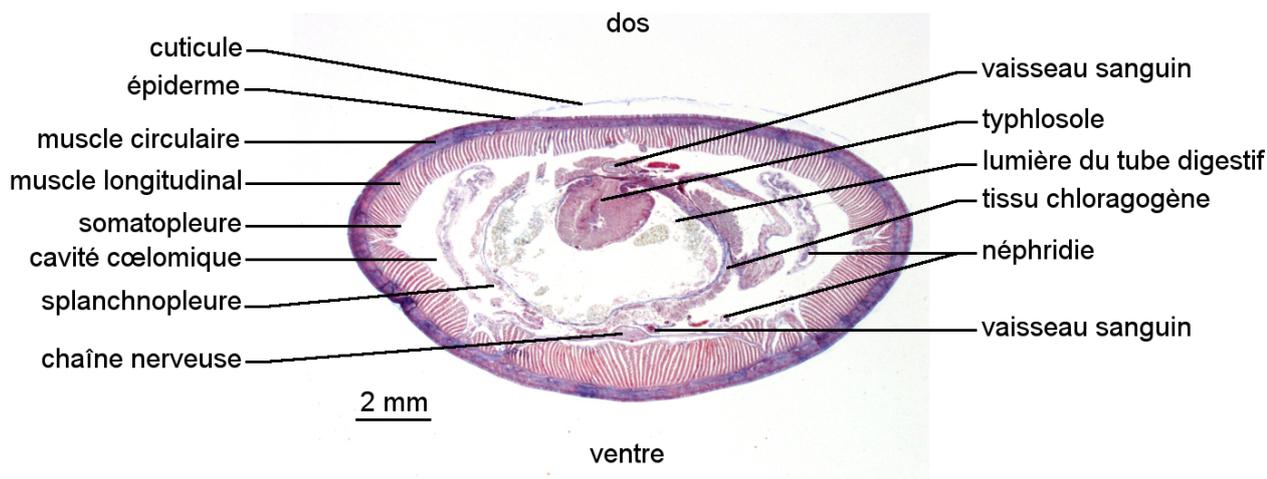
Figure 2. Voir la vidéo "Déplacement du Lombric"



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/02_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/02_video_01.webm]

Le déplacement du Lombric implique une alternance d'allongements et de raccourcissements des métamères, coordonnée avec l'ancrage des soies dans le substrat.

Figure 3. Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Dans un métamère, la cavité cœlomique est délimitée par une somatopleure du côté de la paroi du corps et une splanchnopleure du côté du tube digestif, ainsi que par des dissépiments à l'avant et à l'arrière. Elle forme un espace clos rempli de liquide cœlomique, déformable mais incompressible.

La musculature de la paroi du corps est organisée en une tunique circulaire externe et une tunique longitudinale interne, dont les contractions exercent des pressions sur les cavités cœlomiques, provoquant leur déformation.

Le cœlome dans la physiologie
des animaux à partir de
l'exemple des Annélides

La contraction des muscles circulaires conduit ainsi à une réduction du diamètre du métamère et une augmentation de sa longueur. Inversement, la contraction des muscles longitudinaux provoque une augmentation du diamètre du métamère et une réduction de sa longueur. La contraction simultanée des muscles circulaires et longitudinaux est responsable d'une rigidification du métamère sans déformation, liée à la pression exercée sur le liquide cœlomique.

Le cœlome, en association avec la musculature pariétale, joue ainsi le rôle de squelette hydrostatique ou hydrosquelette, assurant le soutien du corps et définissant sa forme.

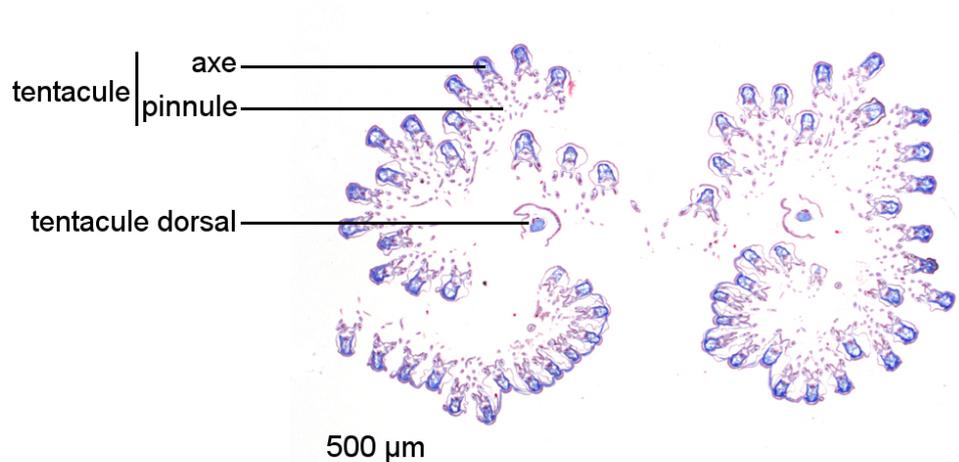
À l'instar d'un squelette rigide, il intervient également dans la mobilité.

La contraction des muscles circulaires et le relâchement des muscles longitudinaux sont à l'origine d'une extension vers l'avant du métamère. Les soies sont ensuite ancrées dans le substrat, grâce à l'action de muscles spécifiques. Le relâchement des muscles circulaires et la contraction des muscles longitudinaux qui suivent provoquent la rétraction du métamère au niveau du point d'ancrage. Les soies sont alors libérées du substrat. La répétition de ces événements permet le déplacement de l'animal.

Cœlome et musculature pariétale sont donc les acteurs de la locomotion des Annélides, par reptation mais aussi par nage ondulatoire.

Le cœlome, un acteur de la mise en mouvement

Figure 4. Panache de Sabelle en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Certaines Annélides possèdent des structures mobiles spécifiques, fréquemment liées à la prise alimentaire, comme des tentacules ou une trompe.

Ainsi la Sabelle, Polychète marine sédentaire vivant dans un tube depuis la zone intertidale jusqu'à 25 m de profondeur, possède un panache antérieur d'expansions appelées tentacules. Déployé par l'orifice du tube, il forme une couronne de tentacules capable de filtrer l'eau de mer et de retenir les organismes planctoniques dont se nourrit la Sabelle.

L'axe de chaque tentacule contient un diverticule cœlomique. Son déploiement est provoqué par l'application d'une pression sur le liquide cœlomique du diverticule.

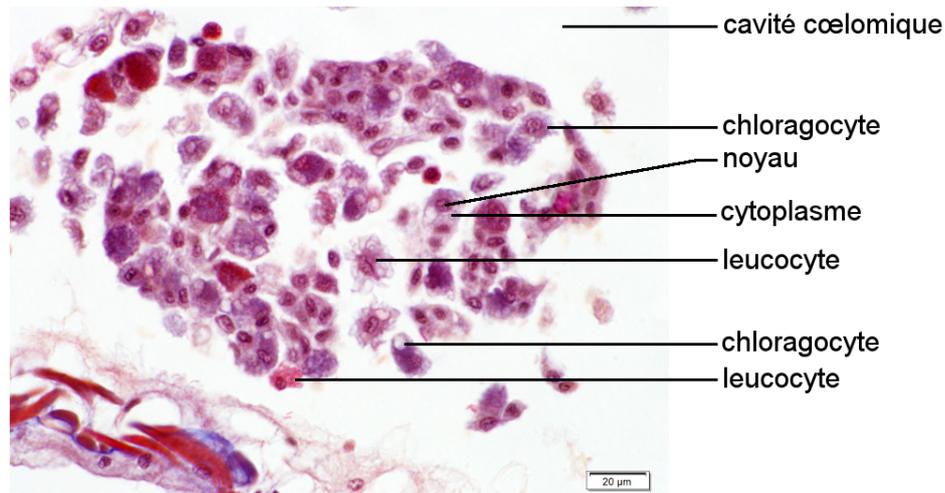
La mise en mouvement de ce dispositif de prise alimentaire implique donc, de même que la locomotion, le cœlome associé à la musculature.

Hydrosquelette contribuant au soutien, au déplacement et au mouvement de diverses structures corporelles, le cœlome de par le liquide qu'il contient, est susceptible de participer aux fonctions de relation au sein de l'organisme.

Le cœlome : un compartiment liquidien de distribution et de défense

Le cœlome, un support de distribution

Figure 5. Cœlomocytes de *Lombric* en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le liquide cœlomique contient des cellules relevant de deux catégories : les cellules chloragènes également appelées chloragocytes, et les leucocytes.

Les cellules chloragènes proviennent du tissu chloragène, accolé à la paroi du tube digestif et des vaisseaux sanguins. Elles collectent des nutriments à travers l'épithélium digestif et sont impliquées dans leur stockage et leur transport vers les organes. Elles jouent ainsi un rôle métabolique et de distribution.

Elles interviennent également dans la prise en charge des déchets et leur transport en direction des organes excréteurs, les métanéphridies, en particulier chez les Polychètes.

Le cœlome, un support de drainage

De manière générale chez les Annélides, les déchets du métabolisme sont transférés au sang par les cellules de l'organisme. Le sang est filtré à travers la paroi des vaisseaux sanguins et des cavités cœlomiques, les déchets notamment azotés passant ainsi dans le liquide cœlomique.

L'appareil excréteur est constitué par des métanéphridies. Il en existe une paire par métamère, localisées dans la cavité cœlomique.

Une métanéphridie est formée d'un néphrostome, d'un canal néphridien et d'un néphridiopore.

Le néphrostome est un pavillon cilié ouvert sur la cavité cœlomique par lequel un petit volume de liquide cœlomique pénètre dans le canal néphridien.

Le canal néphridien modifie la composition du liquide qu'il contient, grâce à des réabsorptions et sécrétions, échanges réalisés avec les vaisseaux sanguins capillaires qui lui sont associés. Les substances utiles sont ainsi reprises alors que les déchets sont rejetés.

L'urine obtenue est ensuite déversée hors de l'organisme par le néphridiopore.

Le cœlome, un support de défense

Outre les cellules chloragogènes, le liquide cœlomique contient des cœlomocytes non pigmentés appelés leucocytes.

Ils proviennent de l'épithélium cœlomique et possèdent des propriétés phagocytaires.

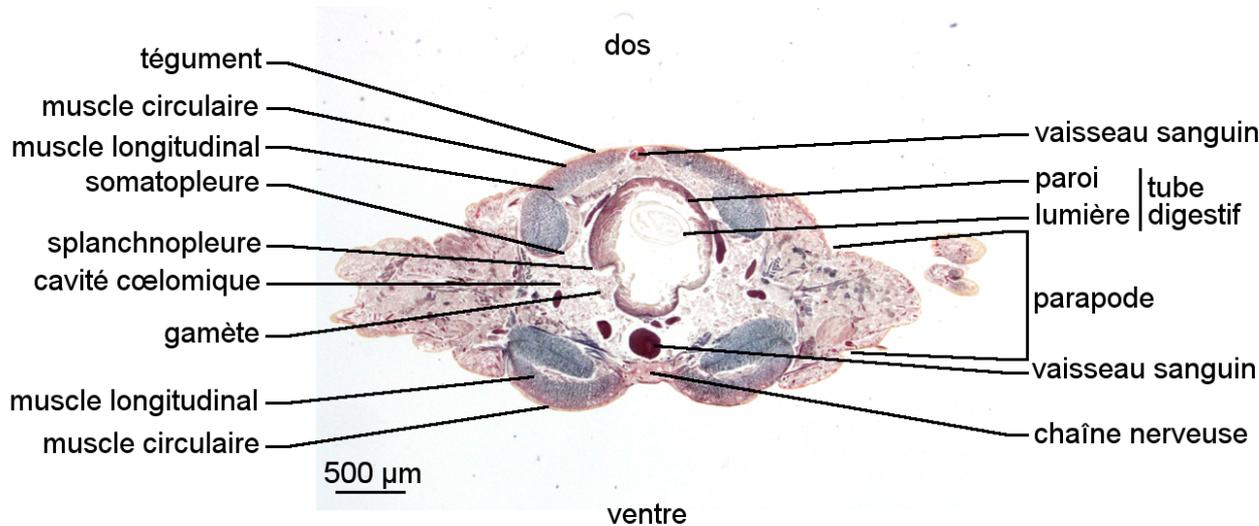
Ils sont impliqués dans l'élimination de corps étrangers présents dans le liquide cœlomique, jouant un rôle similaire à celui des globules blancs des Vertébrés.

Chez certaines Oligochètes, les leucocytes peuvent être déversés hors de l'organisme et former une couche protectrice autour de l'animal.

Le cœlome, en qualité de compartiment liquidien, met en relation les organes corporels et joue un rôle de distribution et de drainage. Il est également le siège de réactions métaboliques et de défense. Il constitue ainsi un environnement favorable à la formation des cellules reproductrices.

Le cœlome : un environnement de la gamétogénèse

Figure 6. Néréis en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Selon le groupe d'Annélides considéré, la production des gamètes implique des structures différentes.

Les Polychètes sont gonochoriques et ne possèdent pas d'organes génitaux différenciés. La splanchnopleure, épithélium cœlomique interne, est à l'origine des cellules germinales. Elles sont libérées dans la cavité cœlomique et y réalisent leur maturation. Ce mécanisme est présent dans tous les métamères.

Chez Néréis ou Errantia, les gamètes sont émis dans le milieu par étirement et éclatement du corps.

Les Clitellates, correspondant aux Oligochètes et aux Achètes, sont hermaphrodites et possèdent des organes génitaux différenciés.

Chez le Lombric, l'appareil génital mâle est constitué de deux paires de testicules situées dans les dixième et onzième métamères. Ils sont logés au sein de sacs testiculaires en continuité avec trois paires de vésicules séminales également situées dans les dixième et le onzième métamères. Sacs testiculaires et vésicules séminales sont des expansions des cavités cœlomiques. La spermatogénèse débute dans

les testicules et se poursuit dans les vésicules séminales. L'ablation des vésicules séminales déplace la spermatogénèse dans la cavité cœlomique. Deux paires de pavillons ciliés captent les spermatozoïdes et les conduisent dans les spermiductes ouverts sur l'extérieur au niveau du quinzième métamère.

L'appareil génital femelle est constitué d'une paire d'ovaires situés dans le treizième métamère, contre la paroi du dissépiment antérieur. Les ovules produits sont libérés dans la cavité cœlomique puis captés par des pavillons ciliés qui les conduisent dans le quatorzième métamère *via* un court oviducte.

Ainsi chez les Polychètes, les cavités cœlomiques sont le site de production, de maturation et de stockage des gamètes. Chez les Clitellates, l'appareil génital est compartimenté mais comporte des expansions des cavités cœlomiques contribuant également à la maturation et au stockage des gamètes.

Conclusion

Le cœlome des Annélides correspond à l'ensemble des cavités cœlomiques délimitées par des feuillettes d'origine mésodermique, somatopleure, splanchnopleure et dissépiments, et remplies de liquide cœlomique.

Le liquide cœlomique contenu dans les cavités, déformable et incompressible, constitue un hydrosquelette, en association avec la musculature pariétale. Il autorise les mouvements locomoteurs ou des organes.

Mettant en relation les organes et contenant des cellules libres possédant en particulier des propriétés phagocytaires, le liquide cœlomique contribue à la distribution et au drainage au sein de l'organisme, ainsi qu'à sa défense.

Contenant les organes reproducteurs et les cellules reproductrices, les cavités cœlomiques jouent également un rôle dans la fonction de reproduction.

Chez les Annélides, les fonctions du cœlome sont multiples et relèvent principalement des fonctions de relation mais aussi des fonctions de reproduction et de nutrition.

Présent chez les Bilatériens, le cœlome a des degrés de développements divers. Il est très important chez les Échinodermes, comblé chez les Plathelminthes, limité à trois cavités chez les Eumollusques.

En relation avec cette diversité, ses fonctions sont également variées.

Bibliographie et sitographie

Livres

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Biologie animale tome 1, les grands plans d'organisation*. 3ème édition. Dunod. 2008. 144 p.. *Sciences Sup.* [978-2-10-051816-6]

Yves Turquier. *L'organisme en équilibre avec son milieu*. Doin éditeur. 1994. 348 p.. *Sciences de la vie.* [2-7040-0695-4]

Rüdiger Wehner et Walter Gehring. *Biologie et physiologie animales : bases moléculaires, cellulaires, anatomiques et fonctionnelles, orientations comparée et évolutive*. 23ème édition. Boeck universität. 1999. 865 p.. [2-7445-0009-7]

Sites internet

Georges Canguilhem. *Physiologie animale histoire de la notion*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 28 février 2018]. Disponible

Le cœlome dans la physiologie
des animaux à partir de
l'exemple des Annélides

sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/physiologie-animale-histoire-de-la-notion> .

Guillaume. *Licence 3. Biologie animale. Chapitre 4-1 : Métazoaires triploblastiques coelomates. In BioDeug [en ligne]. BioDeug. 2012 [date de consultation : 06 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.biodeug.com/licence-3-biologie-animale-chapitre-4-1-metazoaires-triploblastiques-clomates-les-annelides/> .*

Robert Manaranche. *Annélides. In Universalis éducation [en ligne]. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 28 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/annelides/> .*

Michaël Manuel. *Phylogénie animale. In Universalis éducation [en ligne]. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 28 février 2018]. Disponible sur : <http://universalis-edu.com/encyclopedie/phylogenie-animale/> .*

La métamérie dans la physiologie des animaux, à partir de l'exemple des Annélides

Erwan Bounouar <erwan.bounouar@etu.univ-st-etienne.fr>

Maxime Bouvard <maxime.bouvard@etu.univ-st-etienne.fr>

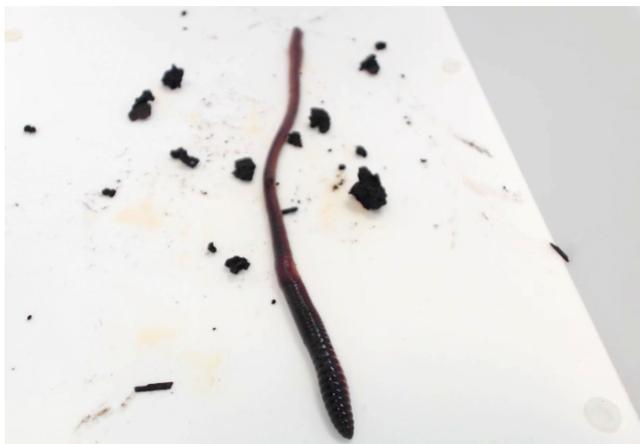
Camille Combe <camille.combe@etu.univ-st-etienne.fr>

Evelia Plantier <evelia.plantier@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les êtres vivants présentent une grande diversité de formes et d'aspects. Parmi eux figurent les Annélides. Ils forment un groupe incluant plus de 16 000 espèces réparties en trois grandes catégories, différant notamment par la présence et l'abondance de soies : les Polychètes à soies nombreuses, les Oligochètes à soies peu abondantes et les Achètes dépourvues de soies. Ce sont des animaux protostomiens métamérisés vermiformes.

Figure 1. Le déplacement du Lombric



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/03_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/03_video_01.webm]

Le corps du Lombric est formé d'une succession d'anneaux se répétant le long de l'axe antéro-postérieur. Ils sont déformables : ils peuvent s'allonger alors que leur diamètre diminue et inversement raccourcir alors que leur diamètre augmente. Le déplacement du Lombric implique une alternance coordonnée de telles déformations, combinée à des ancrages des soies dans le substrat. Les anneaux sont des métamères.

La métamérie est une organisation corporelle qui consiste en une succession de segments, appelés métamères, situés le long de l'axe antéro-postérieur du corps. Ils sont organisés autour d'une paire de cavités cœlomiques. Elles sont creusées dans le mésoderme au cours du développement embryonnaire de nombreux animaux triploblastiques, qualifiés de cœlomates.

Quelle est l'organisation d'un métamère, à partir de l'exemple des Annélides ?

Quelles sont les fonctions des métamères ?

Comment les fonctions des métamères sont-elles coordonnées ?

La métamérie : des unités corporelles répétées le long de l'axe antéro-postérieur

Le métamère : une unité corporelle répétée

Figure 2. Anatomie de la Néréis en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

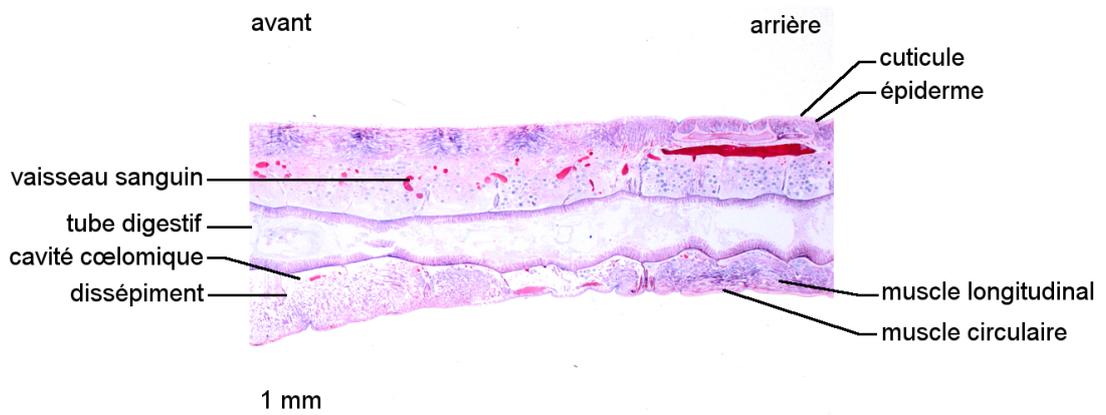
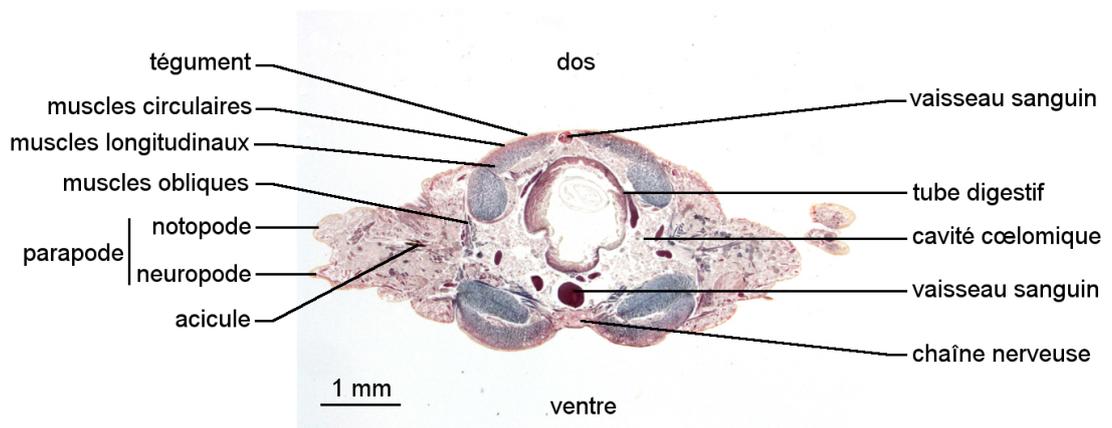


Figure 3. Anatomie de la Néréis en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La Néréis, Annélide polychète marine, possède un corps formé d'unités corporelles répétées le long de l'axe antéro-postérieur. Il s'agit de métamères, dont la présence détermine une métamérie. Les métamères sont isolés antérieurement et postérieurement par des cloisons, les dissépiments.

Chaque métamère porte deux expansions latérales appelées parapodes, soutenus par des pièces squelettiques, les acicules.

Il est délimité extérieurement par une couche de cellules continue constituant l'épiderme, surmonté d'une fine cuticule.

La métamérie dans la physiologie
des animaux, à partir de
l'exemple des Annélides

La musculature, bien développée, est agencée en trois ensembles d'orientations distinctes. Sous l'épiderme, une fine tunique de muscles circulaires est présente. Quatre volumineuses masses musculaires longitudinales sont situées plus profondément. De fins muscles obliques sont également visibles. La disposition de certains muscles est répétée dans les métamères successifs, définissant une métamérie de la musculature appelée myométrie.

Deux vaisseaux sanguins longitudinaux principaux irriguent l'organisme, situés en positions dorsale et ventrale. Ils sont reliés par des vaisseaux transverses présents dans chaque métamère. Ils déterminent une métamérie de l'appareil circulatoire, dite angiométrie.

Le système nerveux est représenté par une chaîne nerveuse ventrale localisée sous le vaisseau sanguin ventral. Elle est formée d'une paire de ganglions dans chaque métamère, reliés par une commissure, tandis que les ganglions des métamères successifs sont reliés d'un même côté par des connectifs. La métamérie du système nerveux liée à la présence d'une paire de ganglions dans chaque métamère porte le nom de neuromérie.

Chaque métamère est organisé autour d'une cavité remplie de liquide appelée cavité cœlomique, dont l'enveloppe correspond à la somatopleure côté musculature et la splanchnopleure côté viscères. Latéralement et ventralement, elle contient une paire de métanéphridies, organes excréteurs. Répétées dans chaque métamères, les métanéphridies sont métamérisées. Cet agencement définit la néphromérie, métamérie de l'appareil excréteur.

Les métamères sont traversés par le tube digestif longitudinal, de la même manière que par les vaisseaux sanguins dorsal et ventral.

Ainsi, un métamère d'Annélide est limité par un épiderme et par les dissépiments. Il contient une ou deux cavités cœlomiques. Il comporte des organes métamérisés tels que les muscles, les vaisseaux sanguins, les ganglions nerveux et les métanéphridies. Il est aussi parcouru par des organes non métamérisés tels que les vaisseaux sanguins longitudinaux et le tube digestif.

La métamérie : une répétition d'unités corporelles résultant du bourgeonnement du mésoderme

Le développement de certaines Annélides polychètes comporte des stades larvaires. Plusieurs stades se succèdent, le stade précoce correspondant à la larve trochophore évoluant ensuite en larve métatrochophore.

La larve trochophore ne possède ni métamère ni cœlome.

Au cours de la croissance, la région moyenne de la larve s'allonge selon l'axe antéro-postérieur. Les deux massifs mésodermiques initialement présents se segmentent, donnant naissance à des paires de massifs mésodermiques successifs. Chaque massif se creuse d'une cavité cœlomique.

Les métamères des Annélides adultes se développent autour des paires de cavités cœlomiques. Les deux cavités cœlomiques d'une même paire s'accolent dans le plan médian de part et d'autre du tube digestif. La cloison formée est le mésentère. Les limites antérieure et postérieure correspondent aux dissépiments.

La métamérie est une organisation acquise lors du développement. Les métamères sont des unités corporelles répétées le long de l'axe antéro-postérieur comportant des organes métamérisés.

Comment une telle organisation corporelle est-elle impliquée dans la réalisation des fonctions et l'influence-t-elle ?

La métamérie : des fonctions segmentaires réalisées dans les métamères

La néphromérie : une réalisation segmentaire de la fonction excrétrice

Figure 4. Anatomie du Lombric en vue dorsale

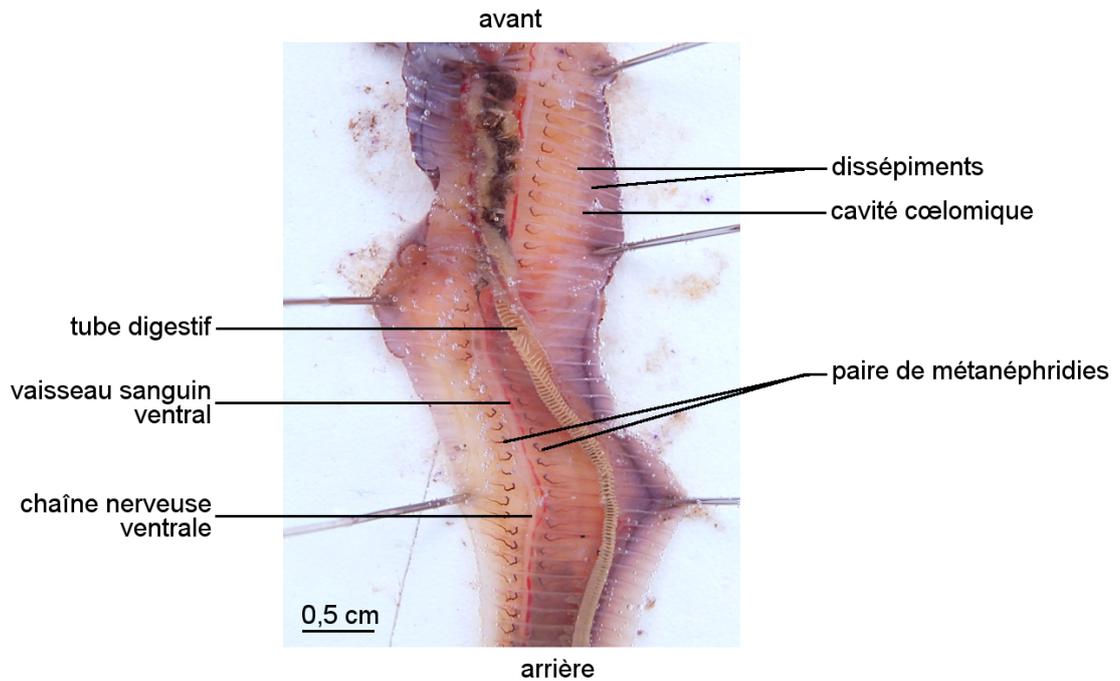
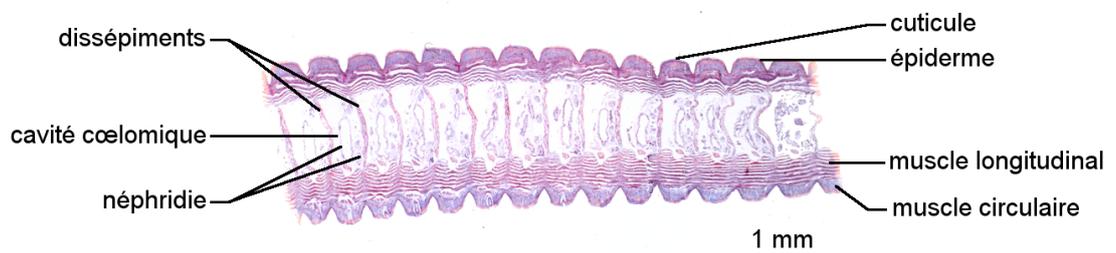


Figure 5. Anatomie du Lombric en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'appareil excréteur des Annélides est représenté par une paire de petits tubes sombres situés dans chaque métamère de part et d'autre du tube digestif. Ce sont les organes excréteurs ou métanéphridies. Elles produisent, modifient puis évacuent l'urine.

Chaque métanéphridie est formée de quatre régions :

La métamérie dans la physiologie
des animaux, à partir de
l'exemple des Annélides

- le néphrostome, pavillon cilié ouvert dans la cavité coelomique du métamère n ;
- le canal néphridien traversant le dissépiment séparant les métamères n et n+1 ;
- la vessie ;
- le néphridiopore, orifice excréteur situé dans le métamère n+1.

Chez les Annélides, les déchets du métabolisme cellulaire sont pris en charge par le sang. Certains, comme les déchets azotés, sont transférés au liquide contenu dans les cavités coelomiques par filtration à travers la paroi des vaisseaux sanguins et des cavités coelomiques.

L'urine primitive est produite à partir du liquide coelomique pénétrant par le néphrostome dans la métanéphridie. Elle circule dans le canal néphridien, mise en mouvement par les battements des cils de ses cellules. Sa composition est modifiée lors de son trajet dans les trois segments qui le constituent :

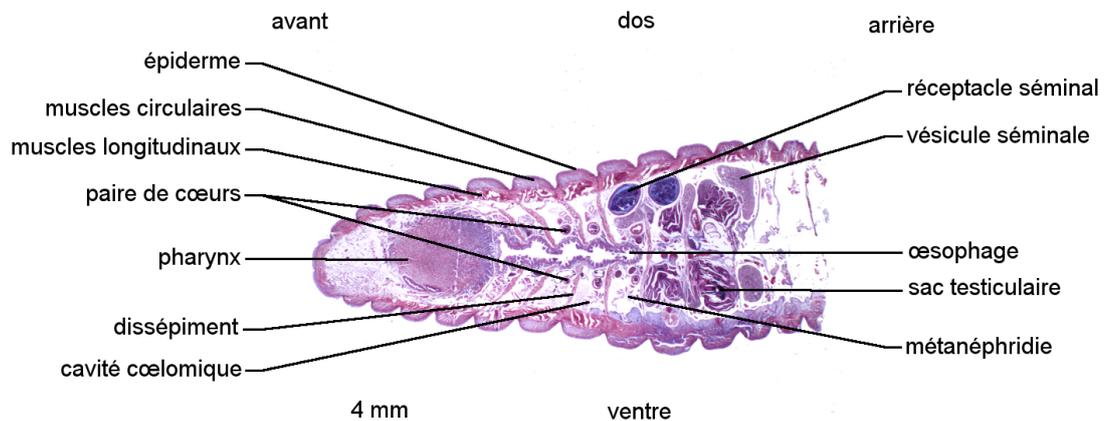
- le segment grêle cilié est responsable de la sécrétion d'ions minéraux et de déchets azotés (urée, acide urique, ions ammonium) ;
- le segment moyen contribue à la réabsorption d'eau ;
- le segment large est le siège de la réabsorption d'ions minéraux, d'eau et d'acides aminés.

Les échanges sont réalisés entre l'urine et le sang circulant dans les capillaires associés au canal néphridien. Ils transforment l'urine primitive en urine définitive.

Après avoir été retenue dans la vessie, l'urine définitive est évacuée par le néphridiopore.

L'angiomérie : une réalisation segmentaire de la fonction de distribution

Figure 6. Anatomie du Lombric en coupe sagittale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'appareil circulatoire des Annélides comporte deux vaisseaux sanguins longitudinaux principaux, dorsal et ventral, dans lesquels le sang circule respectivement de l'arrière vers l'avant et de l'avant vers l'arrière.

Chez le Lombric, dans les métamères 7 à 11, ils sont reliés par cinq paires de vaisseaux transverses à propriétés contractiles, jouant le rôle de cœurs latéraux et contribuant à la mise en mouvement du sang. La propulsion du liquide sanguin est ainsi partiellement segmentaire.

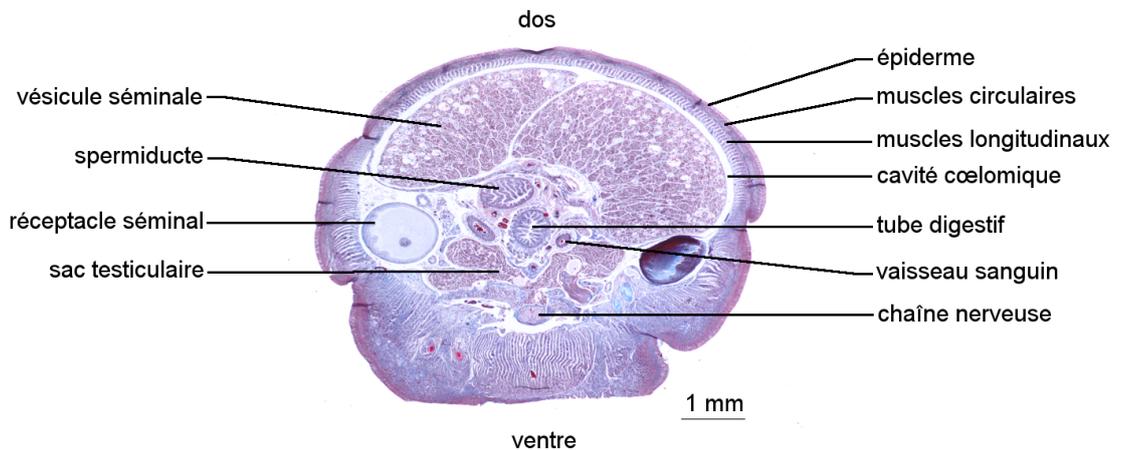
Dans chaque métamère, des vaisseaux transverses acheminent le sang vers le tégument où il est hématosé, avant de le drainer. De même des vaisseaux métamérisés amènent le sang au tube digestif puis le conduisent aux vaisseaux longitudinaux.

D'autres vaisseaux métamérisés irriguent les métanéphridies et la paroi corporelle.

En relation avec l'agencement à la fois métamérisé et axial de l'appareil circulatoire, la fonction de circulation apparaît comme une combinaison de phénomènes segmentaires et généraux.

La neuromérie : un contrôle nerveux segmentaire des fonctions des métamères

Figure 7. Anatomie du Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le Annélides possèdent une paire de ganglions nerveux dorsaux dans la région antérieure, qualifiés de cérébroïdes, à laquelle fait suite une chaîne nerveuse ventrale, formée de ganglions nerveux situés sous le tube digestif. Ce sont des animaux hyponeuriens.

Dans chaque métamère, les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale sont reliés par une commissure parfois très courte. Ils donnent naissance à des nerfs segmentaires sensori-moteurs innervant le tégument et la paroi corporelle notamment.

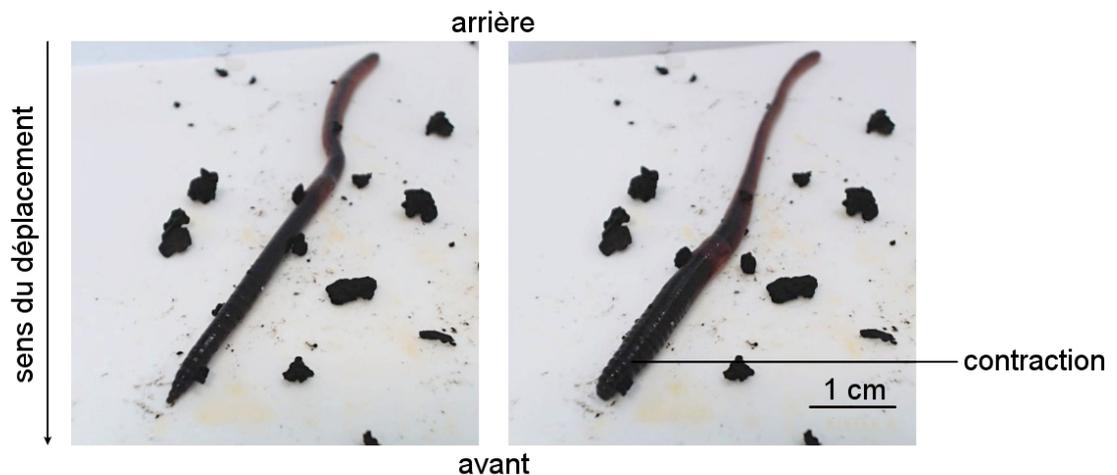
Au sein d'un métamère, les neurones afférents et efférents peuvent faire synapse entre eux ou avec des interneurons segmentaires. Une telle organisation rend possible une coordination segmentaire locale des activités.

Toutefois, certaines fonctions comme la locomotion, la circulation générale ou la reproduction sont réalisées à l'échelle de l'organisme et non des métamères. Les ganglions nerveux d'un métamère étant également connectés aux ganglions nerveux des métamères adjacents par des connectifs, comment ces fonctions sont-elles contrôlées ?

La métamérie : des fonctions globales coordonnées

Des muscles métamérisés et axiaux : une réalisation globale de la fonction de locomotion

Figure 8. Déplacement du Lombric



Chez la plupart des Annélides, chaque métamère comporte une cavité cœlomique remplie de liquide cœlomique déformable et incompressible. Elle est entourée de la musculature pariétale, formée d'une tunique circulaire et d'une tunique longitudinale. La contraction simultanée des muscles circulaires et longitudinaux provoque une rigidification du métamère. L'association cavité cœlomique - musculature pariétale s'apparente à un squelette et constitue un hydrosquelette segmenté, structure de soutien assurant le maintien de la forme de l'organisme.

Le déplacement du Lombric implique des contractions et relâchements coordonnés des muscles circulaires et longitudinaux des métamères successifs, constituant un péristaltisme.

La contraction des muscles circulaires et le relâchement des muscles longitudinaux induisent un allongement et un amincissement du métamère concerné et permettent un déplacement vers l'avant de son extrémité antérieure. Les soies sont alors ancrées dans le substrat. Inversement, la contraction des muscles longitudinaux et le relâchement des muscles circulaires provoquent un raccourcissement et un épaississement du métamère entraînant l'extrémité postérieure du ver vers l'avant. Les soies sont ensuite détachées du substrat.

Les déformations coordonnées des métamères dues à l'activité des muscles, associées au déplacement des soies, permettent ainsi la reptation du Lombric.

La locomotion des Polychètes implique généralement des mouvements corporels ondulatoires ainsi que des battements des parapodes. Les parapodes sont des structures métamérisées spécialisées dans la locomotion. Chaque parapode comprend deux rames : une rame dorsale, le notopode, et une rame ventrale, le neuropode. Elles sont soutenues par des acicules, baguettes rigides insérées en profondeur jouant le rôle de squelette interne et maintenant leur forme. Des muscles aciculaires permettent la mise en mouvement des parapodes, alors que les muscles circulaires et longitudinaux sont responsables des ondulations corporelles.

La locomotion, quelles que soient ses modalités, implique des structures métamérisées et d'autres non métamérisées. Cette fonction globale suggère l'existence d'un contrôle intersegmentaire des activités.

Des ganglions métamérisés et une chaîne nerveuse axiale : une coordination intersegmentaire des fonctions globales

Le déplacement des Annélides implique des vagues coordonnées de contractions et de relâchements des muscles circulaires et longitudinaux.

Chez le *Lombric*, la propulsion du sang est réalisée par la contraction coordonnée de la musculature du vaisseau dorsal et des cinq paires de cœurs latéraux.

La réalisation de ces deux exemples de fonctions globales implique une coordination des activités des métamères et de leurs constituants, ainsi que des structures axiales.

Les connectifs reliant les ganglions nerveux des métamères adjacents contiennent des fibres nerveuses mettant en relation les neurones des différents segments. Des fibres nerveuses géantes courent également sur toute la longueur de la chaîne nerveuse ventrale.

Cet agencement autorise un contrôle intersegmentaire des activités et contribue à la coordination des fonctions globales.

Conclusion

La métamérie est une organisation corporelle en segments appelés métamères, répétés le long de l'axe antéro-postérieur et contenant des organes également répétés.

Chez les Annélides, les métamères réalisent des fonctions segmentaires et des fonctions intersegmentaires coordonnées. Parmi les fonctions segmentaires figurent l'excrétion et les contractions des muscles circulaires. À l'échelle de l'organisme, les fonctions globales sont par exemple la locomotion et la circulation. Dans tous les cas, une coordination nerveuse est impliquée, se déclinant à l'échelle segmentaire comme à l'échelle intersegmentaire, en relation avec l'organisation mixte, métamérisée et axiale, du système nerveux.

Les vaisseaux dorsal et ventral traversent tous les métamères et irriguent l'ensemble de l'organisme. Il en va de même pour le tube digestif. Ces organes axiaux ne sont pas métamérisés.

Chez les Annélides, les métamères sont des unités corporelles distinctes les unes des autres. Une altération de la métamérie est observée dans quelques cas, comme celui des Polychètes sédentaires. Les métamères fusionnent et les dissépiments disparaissent.

La métamérie existe également dans d'autres groupes comme celui des Chordés, mais elle demeure discrète, persistant principalement au niveau musculaire.

Bibliographie et sitographie

Cours

Alain Blanc. *Les Annélides*. Faculté des Sciences et Techniques, Université Jean-Monnet de Saint-Étienne. Semestre 3 de l'année 2017-2018, Licence 2 sciences de la vie. UE S3SV01 : *Les Métazoaires : plans d'organisation et phylogénie*.

Sites internet

Vincent De Schuyteneer. *Annélides*. In *Biodis* [en ligne]. Vincent De Schuyteneer. 2018 [date de consultation : 18 mars 2018]. Disponible

La métamérie dans la physiologie
des animaux, à partir de
l'exemple des Annélides

sur : <http://www.vdsciences.com/pages/sciences-biologiques/biologie-animale/zoologie-descriptive/biol-animale-14-annelides.html>
[<http://www.vdsciences.com/pages/sciences-biologiques/biologie-animale/zoologie-descriptive/biol-animale-14-annelides.html>] .

Guillaume. *Licence 3 Biologie animale – Chapitre 4-1 : Métazoaires triploblastiques cœlomates – les Annélides. In BioDeug [en ligne].* BioDeug. 2012 [date de consultation : 18 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.biodeug.com/licence-3-biologie-animale-chapitre-4-1-metazoaires-triploblastiques-clomates-les-annelides/> .

Thierry Hance, Jeab-François Rees, et Anne-Catherine Mailleux. *Diversité et évolution animale : les non vertébrés. In Open educational resources Université catholique de Louvain [en ligne].* Université catholique de Louvain. 2014 [date de consultation : 18 mars 2018]. Disponible sur : https://oer.uclouvain.be/jspui/bitstream/123456789/322/2/syllabus_annelides_bir.pdf .

Tanguy Jean. *Cœlome et métamérie (plan détaillé ENV ENSA concours B). In Le site de Tanguy Jean [en ligne].* Tanguy Jean. 2011 [date de consultation : 18 mars 2018]. Disponible sur : http://tanguyjean.businesscatalyst.com/assets/coelome-et-m%C3%A9tam%C3%A9rie_plan-d%C3%A9taill%C3%A9.pdf [http://tanguyjean.businesscatalyst.com/assets/coelome-et-m%C3%A9tam%C3%A9rie_plan-d%C3%A9taill%C3%A9.pdf] .

Le système locomoteur. In eLombric Ver de terre [en ligne]. Alain Bernard - NoeWebConcept. 2013 [date de consultation : 18 mars 2018]. Disponible sur : <http://verdeterre.fr/index.php/plan-du-site/84-le-ver-de-terre/biologie/locomotion/9-locomotion> .

La distribution par les appareils circulatoires chez les Vertébrés

Élodie Balandraud

<elodie.balandraud@etu.univ-st-etienne.fr>

Marine Chomette

<marine.chomette@etu.univ-st-etienne.fr>

Justine Chouvier

<justine.chouvier@etu.univ-st-etienne.fr>

Camilia Setti <camilia.setti@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Vertébrés sont des animaux caractérisés notamment par la possession de vertèbres, osseuses ou cartilagineuses. Ils incluent principalement les Chondrichthyens avec les Requins par exemple, les Téléostéens comme les Gardons, les Lissamphibiens tels les Grenouilles, les Mammifères avec les Souris et les Sauropsidés incluant les Oiseaux, les Crocodiliens, les Lépidosauriens et les Chéloniens.

L'appareil circulatoire est un dispositif anatomique constitué d'un ensemble de conduits ramifiés dans l'ensemble de l'organisme appelés vaisseaux, dans lesquels circule un liquide. Il comporte généralement un organe contractile assurant la propulsion du liquide, le cœur.

Chez les Vertébrés, en relation avec la nature du liquide circulant sont distingués l'appareil circulatoire sanguin et l'appareil circulatoire lymphatique.

La distribution est une répartition. En l'occurrence dans un organisme animal, elle concerne de la matière, comme les nutriments, les gaz respiratoires, les hormones ou les anticorps, et de l'énergie en particulier de la chaleur. L'appareil circulatoire étant ramifié dans tout l'organisme, il est susceptible de contribuer à cette distribution.

Quelle est l'organisation fonctionnelle des appareils circulatoires des Vertébrés ?

Comment les appareils circulatoires réalisent-ils la fonction de distribution ?

En quoi l'appareil circulatoire contribue-t-il à l'intégration fonctionnelle des organes dans l'organisme ?

L'appareil circulatoire : un réseau de vaisseaux et un dispositif de propulsion distribuant le sang et la lymphe

L'appareil circulatoire sanguin des Vertébrés est formé de vaisseaux et d'un cœur.

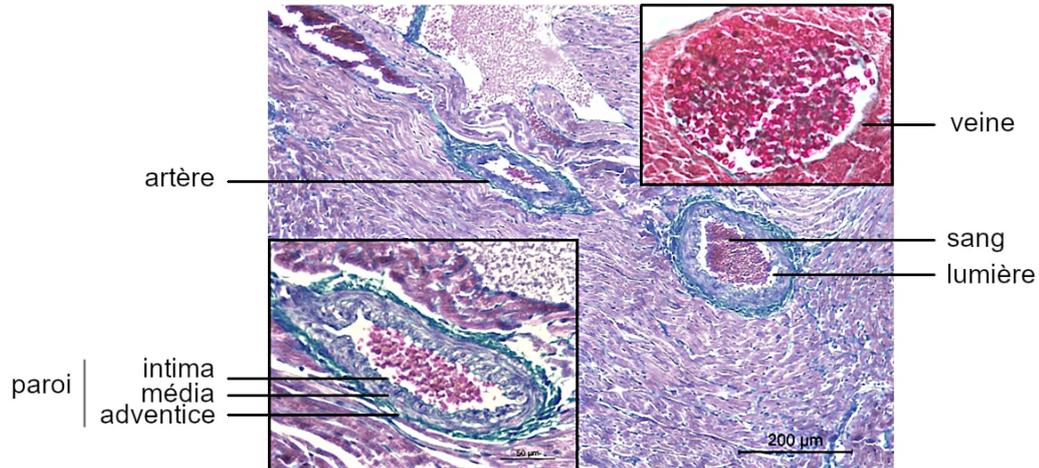
Comment sont-ils agencés ?

Comment est réalisée la distribution du sang dans l'organisme ?

Un réseau de vaisseaux endiguant le sang sur tout son trajet

Le sang est réparti dans tout l'organisme par un réseau de vaisseaux sanguins.

Figure 1. Muscle cardiaque de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La paroi des vaisseaux sanguins est constituée de trois tuniques. La tunique interne, appelée intima, tapisse la face interne des vaisseaux au contact du sang. Elle est formée d'une seule couche de cellules aplaties, l'endothélium, et de tissu conjonctif fibreux. La tunique moyenne, la média, est constituée de fibres musculaires lisses et de tissu conjonctif fibreux souvent riche en fibres élastiques. La tunique externe, appelée adventice, est formée de tissu conjonctif fibreux riche en fibres de collagène.

Les artères sont des vaisseaux qui transportent le sang du cœur aux organes, caractérisés par une paroi épaisse au regard de leur diamètre. Les artères émanant du cœur sont parfois qualifiées d'artères de distribution. De diamètre important, elles possèdent une paroi épaisse riche en fibres élastiques. Les artères plus éloignées du cœur, libres ou circulant dans les organes, sont dites d'irrigation. Leur média contient de nombreuses fibres musculaires lisses. Les artérioles, ramifications ultimes du réseau artériel, possèdent une paroi formée d'une intima et d'une média peu épaisse. Leur adventice est confondue avec le tissu conjonctif des organes dans lesquelles elles courent.

Les veines sont des vaisseaux qui ramènent le sang des organes au cœur, caractérisés par une paroi fine au regard de leur diamètre. Elle comporte peu voire pas de fibres musculaires lisses.

Les capillaires sont des vaisseaux généralement localisés entre les artérioles et les veinules, dont le diamètre maximal est de d'une quinzaine de micromètres. Leur paroi n'est constituée que de l'endothélium entouré d'une membrane basale. Selon les caractéristiques de leur paroi, trois types de capillaires sont distingués :

- les capillaires continus possédant une paroi continue ;
- les capillaires fenestrés, dont les cellules endothéliales présentent des pores cytoplasmiques ;
- les capillaires discontinus, dont l'endothélium et la membrane basale montrent des interruptions, parmi lesquels figurent les capillaires sinusoides de grand diamètre.

Le réseau vasculaire comporte donc des artères qui se ramifient en artérioles puis en capillaires et des veines issues de la convergence de veinules provenant elles mêmes de la convergence de capillaires. Le sang étant endigué sur tout son parcours, l'appareil circulatoire des Vertébrés est qualifié de fermé ou clos.

Un cœur assurant la propulsion et la circulation du sang dans les vaisseaux

Le sang est un liquide rouge composé de plasma dans lequel des cellules sont présentes, globules rouges, des globules blancs et plaquettes.

Comment est-il mis en circulation dans les vaisseaux ?

Figure 2. Cœur de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

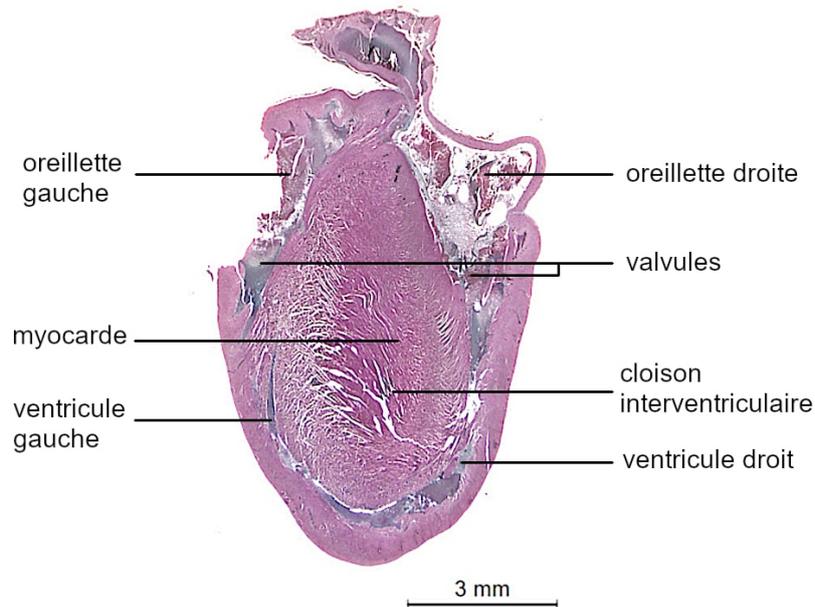
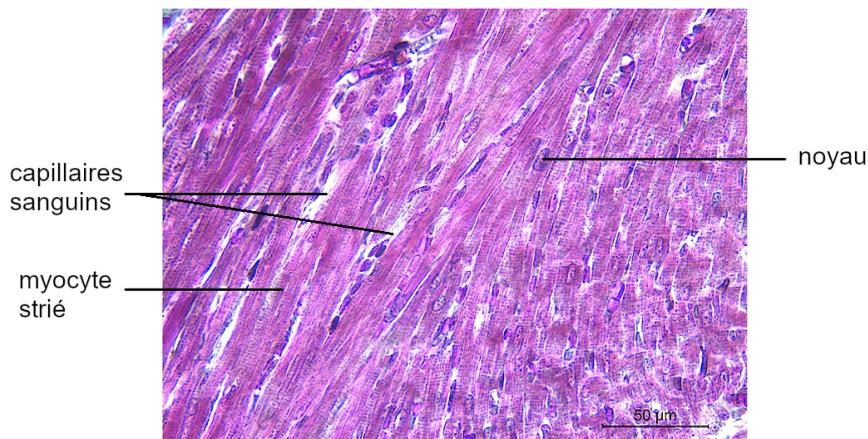


Figure 3. Myocarde de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



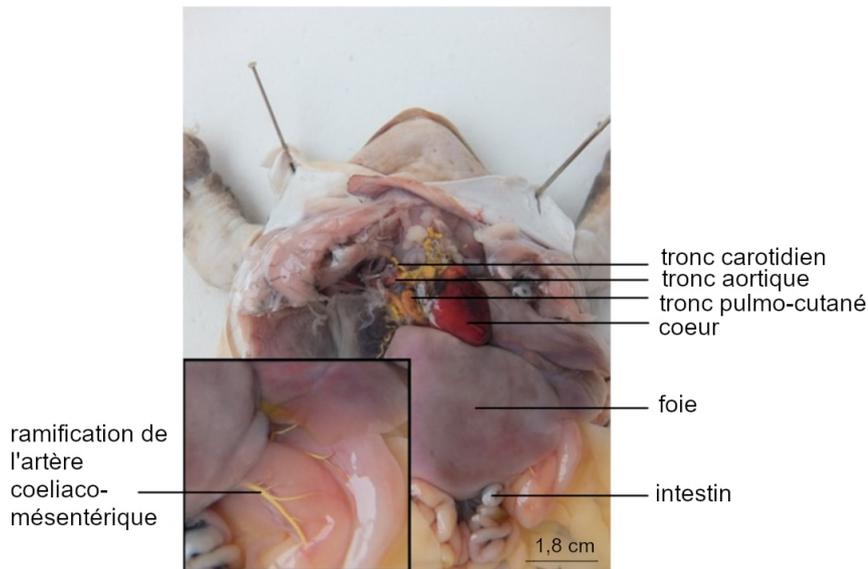
Le cœur des Mammifères est constitué de deux oreillettes à parois musculaires fines et de deux ventricules à parois musculaires épaisses. Le sang amené au cœur par les veines est déversé dans les oreillettes puis passe dans les ventricules. Il est ensuite propulsé dans les artères. Les valvules auriculo-ventriculaires situées entre oreillettes et ventricules et les valvules sigmoïdes localisées entre ventricules et artères orientent le flux sanguin dans le cœur.

Le cœur des Vertébrés est de manière générale un muscle creux, comportant plusieurs cavités. Leurs parois sont principalement formées par du tissu musculaire strié, appelé myocarde, constitué de cellules musculaires, les myocytes.

Schématiquement, le relâchement de la musculature des oreillettes permet leur remplissage et sa contraction, l'expulsion du sang dans les ventricules. Le relâchement de la musculature des ventricules autorise leur remplissage alors que sa contraction provoque la propulsion du sang dans les artères.

Le cœur est donc l'organe assurant la propulsion du sang dans les vaisseaux et en conséquence sa répartition dans tout l'organisme.

Figure 4. Anatomie de l'appareil circulatoire de la Grenouille en vue ventrale, après injection de colorant jaune



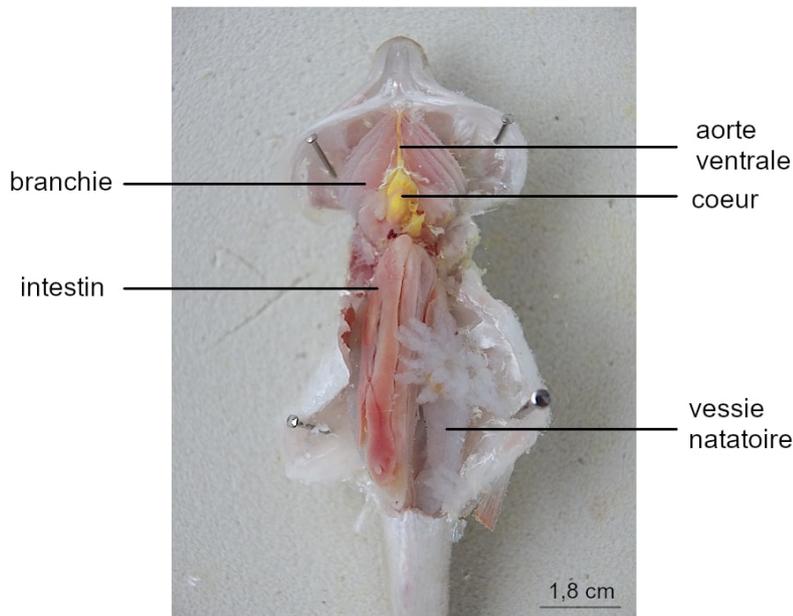
L'appareil circulatoire des Vertébrés aériens comme la Grenouille comporte deux circuits de circulation.

Le sang pauvre en dioxygène est conduit par des artères pulmonaires du cœur jusqu'aux poumons où il est hématisé. Puis il revient au cœur *via* des veines pulmonaires. Ce circuit est appelé petite circulation ou circulation pulmonaire.

Le sang riche en dioxygène repart du cœur, par les troncs aortiques et les troncs carotidiens, et irrigue le reste du corps. Il revient au cœur par les veines caves, non hématisé. Ce circuit correspond à la grande circulation ou circulation systémique.

Dans le cas des Mammifères, seul un tronc aortique est présent, duquel les artères carotides émanent.

Figure 5. Anatomie de l'appareil circulatoire du Gardon en vue ventrale, après injection de colorant jaune



Chez les Vertébrés aquatiques comme les Chondrichthyens et les Téléostéens, l'appareil circulatoire est organisé en un circuit unique. Le sang pauvre en dioxygène quitte le cœur par une artère appelée aorte ventrale, se subdivisant en vaisseaux afférents qui le distribuent aux branchies. Le sang hématosé est pris en charge par des vaisseaux efférents convergeant en une aorte dorsale postérieure et des racines aortiques antérieures. Le retour du sang au cœur se fait par des veines cardinales, sus-hépatiques et latérales, ouvertes sur un sinus veineux.

Un réseau de vaisseaux drainant la lymphe

Un second dispositif vasculaire est présent chez les Vertébrés, l'appareil lymphatique constitué de vaisseaux lymphatiques dans lesquels circule la lymphe. Il est inégalement développé, ainsi les Lissamhibiens possèdent une quantité de lymphe élevée alors que les Chondrichthyens et les Téléostéens sont quasiment dépourvus d'appareil lymphatique.

La lymphe est un liquide transparent contenant de nombreux globules blancs, mais pas de globules rouges. Elle est formée à partir du liquide interstitiel drainé par des capillaires lymphatiques traversant l'ensemble des tissus de l'organisme. Les capillaires lymphatiques se réunissent et forment des vaisseaux lymphatiques principaux. Ils se déversent dans le système veineux par le biais du canal thoracique. À ce niveau du système veineux, la pression est faible.

Une unique couche de cellules endothéliales aux larges ouvertures forme la paroi des capillaires lymphatiques. Une couche de cellules musculaires lisses est présente dans la paroi des plus gros vaisseaux lymphatiques. Il existe également des valvules qui orientent la circulation de la lymphe. Des cœurs lymphatiques existent chez les Sauropsidés et certains Lissamphibiens, facilitant l'écoulement de la lymphe.

Les appareils circulatoires sanguin et lymphatique sont ainsi deux dispositifs anatomiques formés de vaisseaux dans lesquels circule un liquide, et communiquant l'un avec l'autre. Ils sont présents dans l'ensemble des organes qu'ils contribuent à mettre en relation.

L'appareil circulatoire : un dispositif anatomique distribuant matière et énergie dans l'organisme

Les Vertébrés prélèvent dans leur environnement la matière et l'énergie nécessaires à leur vie, et y rejettent leurs déchets. Prélèvement et émission sont réalisés par des organes spécialisés, distincts les uns des autres.

Comment matière et énergie sont-elles distribuées et drainées dans l'organisme ?

Comment sont-elles échangées avec les cellules ?

Quelles relations existe-t-il entre la structure et les fonctions des vaisseaux de l'appareil circulatoire ?

Des substances métaboliques et de l'énergie échangées avec le milieu et transportées par le sang

Une part importante du métabolisme des Vertébrés est basé sur la respiration cellulaire, voie consommant du dioxygène et produisant du dioxyde de carbone.

L'appareil respiratoire réalise les échanges des gaz respiratoires avec le milieu. Ils consistent en l'absorption de dioxygène, permettant l'approvisionnement des cellules en ce gaz, et le rejet de dioxyde de carbone, assurant l'élimination de ce déchet. Le sang circulant dans les capillaires se charge en dioxygène et se décharge de son dioxyde de carbone au niveau des poumons dans le cas des Vertébrés aériens et des branchies pour les Vertébrés aquatiques, voire du tégument chez les Lissamphibiens.

Les échanges des gaz respiratoires sont réalisés par diffusion simple : un gaz traverse un échangeur depuis le milieu dans lequel sa pression partielle est la plus élevée vers le milieu dans lequel elle est la plus faible, selon le gradient de pression partielle. La faible épaisseur de l'échangeur et sa grande surface favorisent les échanges. Chez les Mammifères, le renouvellement de l'air des alvéoles d'une part, et du sang des capillaires alvéolaires d'autre part, contribue au maintien des gradients de pressions partielles au niveau de l'échangeur, moteur de la diffusion. Le sang hématosé est en permanence évacué en direction des veines pulmonaires, remplacé par du sang non hématosé apporté par les artères pulmonaires.

Dans le sang, une faible fraction des molécules de dioxygène est transportée sous forme dissoute. Elles sont majoritairement associées à l'hémoglobine, transporteur présent dans les globules rouges. Une molécule d'hémoglobine est généralement composée de quatre sous-unités. La fixation d'une molécule de dioxygène sur une sous-unité entraîne une augmentation de l'affinité des autres sous-unités pour le dioxygène (et inversement), il s'agit d'un mécanisme d'allostérie. La capacité de transport du dioxygène par le sang est de cette façon augmentée.

La matière organique, l'eau et les substances minérales sont apportées par l'alimentation.

L'appareil digestif est responsable de l'ingestion des aliments et de leur digestion. Les substances issues de la digestion sont absorbées à travers l'épithélium de l'intestin et transférées aux capillaires sanguins et lymphatiques présents dans le tissu conjonctif sous-épithélial. Les molécules et éléments solubles dans l'eau comme les oses, les acides aminés et certaines substances minérales, gagnent le sang et sont transportés directement en solution. Les molécules peu ou pas solubles dans l'eau sont transportées dans le sang par des protéines spécifiques, comme la transferrine prenant en charge le fer, ou non spécifiques, comme l'albumine assurant le transport de nombreuses substances. Dans les cellules de l'épithélium intestinal, les acides gras sont associés à des apoprotéines et forment des lipoprotéines, les chylomicrons. Ils sont déversés dans les capillaires lymphatiques appelés chylifères puis gagnent le sang au niveau de la veine sous-clavière. Les lipides, peu solubles dans l'eau, circulent ainsi dans le sang.

Le métabolisme cellulaire conduit à la formation de déchets. Ainsi, la dégradation des protéines et des acides nucléiques est à l'origine de déchets azotés, principalement de l'urée, de l'acide urique et de l'ammoniaque, dont les proportions varient selon les espèces. Directement dissous dans le sang ou combinés à des acides aminés, ils sont transportés jusqu'aux appareils excréteurs qui en assurent l'élimination.

La chaleur corporelle correspond à la chaleur produite par les voies métaboliques ajoutée à la chaleur transférée, résultant des échanges de chaleur avec l'environnement, qu'il s'agisse de gains ou de pertes. Les échanges de chaleur avec l'environnement sont réalisés au niveau du tégument par conduction impliquant un fluide, convection effectuée par contact, ou radiation avec rayonnement électromagnétique, selon le gradient thermique. Il est par exemple le siège de la dissipation de la chaleur excédentaire, la chaleur y étant apportée par le sang circulant dans réseau artériel. La capacité à conduire la chaleur, ou conductance, du tégument est liée à son irrigation. Le contrôle du débit sanguin tégumentaire permet de la moduler. La chaleur est distribuée par le sang de l'appareil circulatoire dans tout l'organisme par convection.

L'appareil circulatoire permet le transport de la matière et de l'énergie dans tout l'organisme. Ils sont alors distribués aux cellules par des échanges entre le sang et les tissus.

Des substances métaboliques et de l'énergie échangées entre le sang et les tissus

Le sang hématosé est distribué aux organes par l'artère aorte et ses ramifications. Dans les tissus, le dioxygène diffuse selon son gradient de pression partielle, du sang vers le liquide interstitiel puis les cellules. Le dioxyde de carbone suit le chemin inverse. De même qu'au niveau des organes respiratoires, le renouvellement du sang dans les capillaires permet le maintien des gradients de pressions partielles et la distance de diffusion est faible, en raison de la proximité des capillaires avec les cellules.

Les échanges de nutriments et de substances minérales entre les compartiments sanguin et interstitiel sont également réalisés par diffusion simple. L'entrée de ces substances dans les cellules implique généralement des dispositifs de transfert. Ils sont représentés par des molécules protéiques enchâssées dans la membrane plasmique, et classés en trois catégories :

- les canaux forment des pores transmembranaires permettant le transport passif de petites molécules ;
- les transporteurs passifs assurant une traversée de la membrane plasmique selon le gradient de concentration ;
- les transporteurs actifs transférant les molécules et éléments contre leurs gradients de concentration, et consommant de l'énergie.

Les transferts de déchets sont réalisés principalement par diffusion.

Les échanges de chaleur dans l'organisme animal déterminent la température corporelle. Dans le groupe des Vertébrés, Mammifères et Oiseaux sont homéothermes, capables de maintenir leur température corporelle à une valeur indépendante de celle de la température du milieu. À l'inverse, les Chondrichthyens, Téléostéens, Lissamphibiens et Sauropsidés non aviaires sont poïkilothermes, leur température corporelle variant comme celle de leur environnement. Certains produisent de la chaleur, et sont qualifiés d'endothermes, alors que d'autres en sont moins capables, utilisent la chaleur de l'environnement, et sont dits ectothermes. L'appareil circulatoire permet la distribution de la chaleur dans l'organisme par convection. Les échanges entre le sang et les cellules des tissus est réalisée par convection et conduction.

Les vaisseaux de l'appareil circulatoire répartissent la matière et l'énergie dans l'organisme mais sont aussi le siège d'échanges avec le milieu extérieur ou le milieu interstitiel.

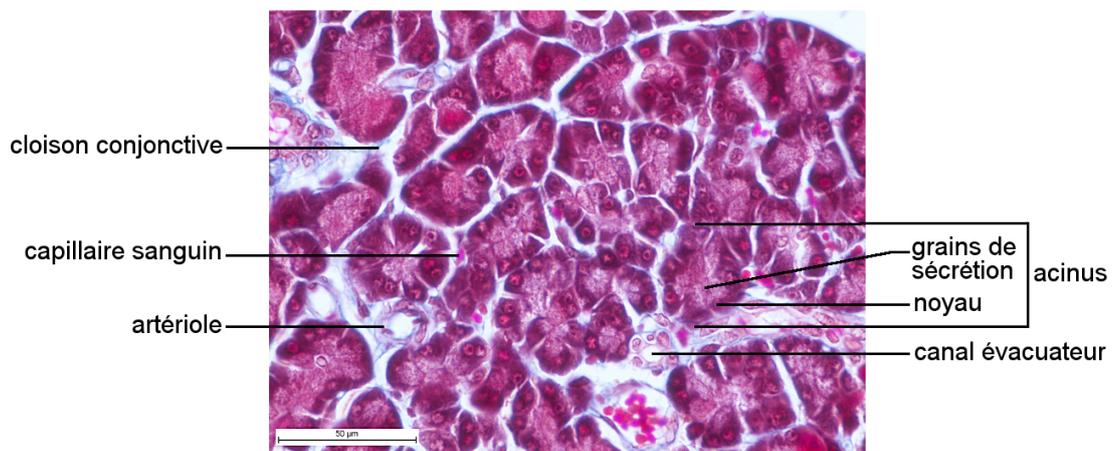
En quoi sont-ils adaptés aux fonctions de distribution et d'échanges ?

Des adaptations des vaisseaux à la réalisation de la distribution et des échanges

Les artères en relation avec le cœur possèdent une média épaisse, comprenant de nombreuses fibres élastiques. Elles confèrent à la paroi de ces vaisseaux une élasticité qui leur permet de résister à la forte pression de l'important volume sanguin propulsé par le ventricule lors de sa contraction, et de régulariser le flux sanguin. En relation avec leur diamètre élevé, la vitesse de circulation du sang dans ces vaisseaux est importante. La distribution du sang dans l'organisme est ainsi rapide. Ces artères sont appelées artères de distribution.

Les ramifications des artères de distribution sont des vaisseaux artériels dont la média comporte de nombreuses fibres musculaires. Leur contraction des provoque une diminution du diamètre du vaisseau et autorise un contrôle du débit sanguin dans les organes. Ces artères sont appelées artères d'irrigation.

Figure 6. Pancréas de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les capillaires irriguent tous les organes comme le pancréas. Leur paroi est fine et réduite à l'intima. Le débit et la vitesse du sang y sont faibles, en relation avec leur diamètre réduit. Les échanges entre le sang et le liquide interstitiel sont ainsi favorisés. Les capillaires sont le site des échanges qu'ils soient localisés au niveau des surfaces d'échange avec le milieu ou dans les organes profonds. Les capillaires fenestrés sont très perméables aux liquides, ils sont présents dans les organes où les échanges sont particulièrement nombreux comme l'intestin grêle, les glandes endocrines et les glomérules rénaux. Les capillaires discontinus sont localisés dans les organes où des échanges de cellules interviennent comme la rate.

L'appareil circulatoire assure la distribution et les échanges de matière et d'énergie dans l'organisme, en relation avec la circulation du liquide qu'il contient.

Comment son fonctionnement est-il intégré à celui de l'organisme ?

L'appareil circulatoire : un acteur de l'intégration fonctionnelle

La circulation des liquides dans les vaisseaux des appareils circulatoires est réalisée avec des vitesses différentes selon leurs caractéristiques physiques, notamment leurs diamètres et leurs longueurs.

Les organismes étant confrontés à des conditions extérieures variables et des activités irrégulières, existe-t-il des adaptations circulatoires ?

Le débit sanguin dans les organes : un paramètre modulant la distribution

Le débit est par définition un volume de fluide écoulé par unité de temps. Le débit sanguin détermine l'irrigation des organes. Il dépend notamment du débit cardiaque, volume de sang propulsé par le cœur par unité de temps, variant pendant un effort physique ou suite à une hémorragie par exemple.

Le débit cardiaque est modifié par des variations de la fréquence cardiaque ou du volume de sang éjecté. Le cycle cardiaque comporte trois temps principaux. Il débute par une contraction des oreillettes appelée systole auriculaire, suivie d'une contraction des ventricules, la systole ventriculaire, accompagnée du relâchement des oreillettes ou diastole auriculaire, et se termine par un relâchement général ou diastole générale. Les variations de la fréquence cardiaque, ou chronotropies, reposent sur les modifications de l'intervalle entre deux contractions ou de la durée de contraction. Les variations du volume d'éjection systolique, ou inotropies, dépendent de la puissance de contraction du muscle cardiaque. Ces variations sont contrôlées par voie nerveuse, notamment par des réflexes impliquant le système nerveux sympathique, et par voie hormonale. Elles conduisent à des ajustements du débit sanguin.

Ainsi, chez la Truite lors du passage de l'état de repos à une nage à vitesse moyenne, la fréquence cardiaque est multipliée par 1,4 et le volume d'éjection systolique par 2,25. Chez le Pigeon, le passage de l'état de repos au vol entraîne la multiplication par 5,8 de la fréquence cardiaque et par 0,9 du volume d'éjection systolique. Selon les espèces, les ajustements du débit sanguin diffèrent.

Le contrôle de la résistance vasculaire permet également de faire varier le débit dans les organes. Les artères musculaires et les artérioles sont responsables de la répartition sélective du flux sanguin, par modification de leur diamètre en relation avec l'état de relâchement ou de contraction des fibres musculaires lisses de leur paroi. Le contrôle de la contraction et du relâchement peut être hormonal ou nerveux. Des facteurs locaux interviennent également, la variation de la pression artérielle influençant la vasodilatation de même que la quantité d'oxygène et de produits de l'activité métabolique tels le dioxyde de carbone.

Ainsi, les variations du débit sanguin contribuent à moduler la distribution réalisée par l'appareil circulatoire. Permettant une adaptation aux besoins de l'organisme, eux-mêmes variables, elles sont un facteur de l'intégration fonctionnelle de l'appareil circulatoire dans l'organisme.

Outre la distribution de matière et d'énergie, l'appareil circulatoire prend en charge des molécules informatives. Comment réalise-t-il cette fonction contribuant à la coordination fonctionnelle des organes ?

Le transfert des hormones : une distribution de molécules informatives

Les hormones sont des molécules informatives produites par des tissus sécréteurs endocrines, glandulaires ou nerveux. Elles sont transportées par voie sanguine jusqu'aux cellules cibles.

Il existe plusieurs types d'hormones, distinctes notamment par leur solubilité dans l'eau.

Certaines hormones sont hydrophiles. Parmi elles figurent les catécholamines et les hormones peptidiques. Elles sont transportées sous forme libre dans le plasma sanguin ou par l'intermédiaire de transporteurs pour les plus grandes d'entre elles. Incapables de traverser la membrane plasmique, elles agissent par fixation sur des récepteurs membranaires spécifiques.

D'autres hormones sont lipophiles, comme les hormones thyroïdiennes et stéroïdes. Elles sont transportées dans le plasma jusqu'aux tissus cibles, sous forme de complexes avec des protéines de transport. Elles traversent la membrane plasmique par simple diffusion et agissent par fixation sur des récepteurs intracellulaires spécifiques.

Conclusion

Grâce au réseau vasculaire des appareils circulatoires sanguin et lymphatique et à l'organe de propulsion représenté par le cœur, l'organisme des Vertébrés est irrigué par des liquides corporels extracellulaires circulants, le sang et la lymphe. Ils distribuent et drainent de la matière comme des nutriments et des gaz respiratoires, et de l'énergie comme la chaleur.

Matière et énergie sont échangés entre liquides circulants et environnement d'une part, liquides circulants et tissus d'autre part. Les échanges dépendent de divers facteurs comme les gradients de concentration, de pression ou de température, l'épaisseur et la surface des échangeurs. Les échanges dépendent également des conditions de circulation contrôlées par de multiples voies, nerveuse, hormonale, et locale.

Finalement l'appareil circulatoire des Vertébrés occupe une place majeure dans l'intégration fonctionnelle des organes dans l'organisme.

L'organisme des Vertébrés comporte d'autres compartiments liquidiens extracellulaires tels que le compartiment interstitiel représenté par les lacunes entourant les cellules notamment dans le tissu conjonctif, et contenant un liquide appelé lymphe interstitielle. Le secteur interstitiel a de multiples rôles. Il constitue un intermédiaire entre cellules et secteur vasculaire, apportant les substances nécessaires au fonctionnement cellulaire, recevant les déchets, servant de tampon vis-à-vis des variations du milieu extérieur, adaptant leurs caractéristiques aux besoins des cellules.

Bibliographie et sitographie

Cours

Vincent Médoc. *Le milieu intérieur*. Faculté des sciences et techniques, Université Jean-Monnet de Saint-Étienne. Semestre 4 de l'année 2017-2018, Licence 2 sciences de la vie. *UE S4SV01 : Les Métazoaires : grandes fonctions*.

Livres

Roger Eckert, David Randall, Warren Burggren, et Kathleen French. *Physiologie animale, mécanismes et adaptations*. 4ème édition. De Boeck Université. 1999. 822 p.. *Biologie*. [2744500534]

Michel Rieutort. *Abrégé de physiologie animale, tome 2, les grandes fonctions*. 1ère édition. Masson. 1997. 281 p.. *Abrégés de sciences*. [222580480X]

Sites internet

René Lafont. *Thermorégulation, biologie*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis . 2018 [date de consultation : 4 mai 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis.fr/encyclopedie/thermoregulation-biologie/> .

Jean-Paul Truchot. *Les systèmes circulatoires des animaux*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 4 mai 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis.fr/encyclopedie/circulatoires-systemes-les-systemes-circulatoires-des-animaux/> .

L'économie de l'eau et les appareils excréteurs des animaux

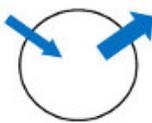
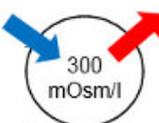
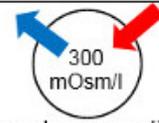
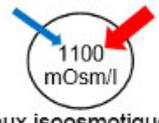
Solène Cagnet <solene.cagnet@etu.univ-st-etienne.fr>
 Louise Coulomb <louise.coulomb@etu.univ-st-etienne.fr>
 Diane Flety <diane.flety@etu.univ-st-etienne.fr>
 Manon Grivot <manon.grivot@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

L'organisme animal est composé d'une importante quantité d'eau, variant selon les espèces. Elle représente par exemple 65% de la masse corporelle dans l'espèce humaine. Elle est répartie entre les compartiments intracellulaire et extracellulaires, ces derniers constituant le milieu intérieur, environnement de vie des cellules.

L'eau est une molécule indispensable à la vie des animaux et plus généralement de tous les organismes. Elle joue le rôle de solvant et est un acteur du métabolisme.

Figure 1. Milieux extérieur, intérieur et équilibre hydrique

	milieu aérien	milieu d'eau douce	milieu marin
disponibilité en eau	faible	élevée	faible
osmolarité du milieu de vie	–	entre 0,1 et 10 mOsmol/l	1100 mOsmol/l
osmolarité du milieu intérieur	300 mOsmol/l (Mammifère) 410 mOsmol/l (Insecte) 200 mOsmol/l (Gastéropode)	300 mOsmol/l (Gardon, Écrevisse)	300 mOsmol/l (Téléostéen) 1100 mOsmol/l (Chondrichthyen)
conséquences de la différence d'osmolarité entre milieu intérieur et milieu extérieur : flux spontanés d'eau (→) et d'ions (→)		 animaux hyperosmotiques par rapport à leur milieu de vie	 animaux hypoosmotiques par rapport à leur milieu de vie  animaux isoosmotiques par rapport à leur milieu de vie

La comparaison des caractéristiques des milieux de vie et des milieux intérieurs des animaux révèle des différences de concentrations osmotiques à l'origine de contraintes hydriques. Elles varient avec

les milieux de vie, le milieu aérien comme le milieu marin apparaissent de ce point de vue relativement pauvres en eau alors que le milieu d'eau douce est très riche en eau.

Le maintien des caractéristiques du milieu intérieur est appelé homéostasie. La stabilité de la quantité d'eau corporelle et de la concentration osmotique du milieu intérieur en dépit des contraintes hydriques du milieu de vie montre qu'elles font l'objet de régulations relevant de l'homéostasie.

Les appareils excréteurs des animaux permettent d'éliminer les déchets du métabolisme, sous forme d'une solution aqueuse appelée urine. Parmi eux figurent les déchets azotés, principalement représentés par l'ammoniaque, l'urée et l'acide urique possédant des solubilités dans l'eau et des toxicités décroissantes. L'eau est ainsi impliquée dans la solubilisation et la dilution des déchets azotés, et utilisée par les appareils excréteurs qui se présentent comme d'éventuels acteurs de l'équilibre hydrique.

L'économie de l'eau concerne l'ensemble des dépenses et gains en eau réalisés par un organisme dans son environnement.

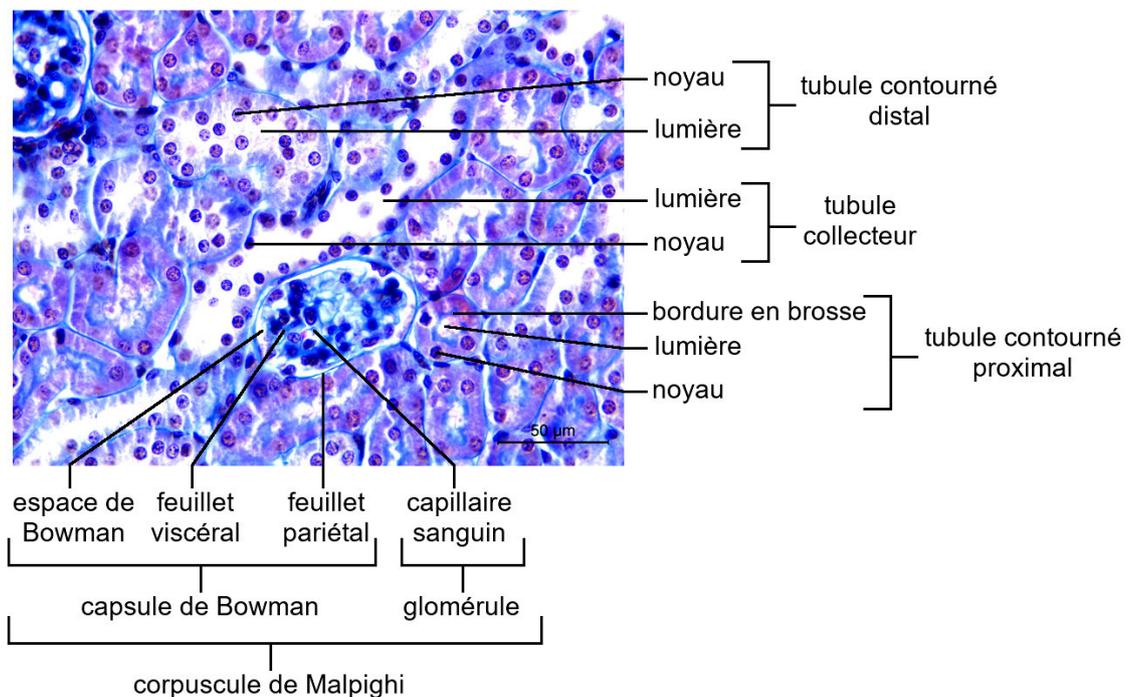
Comment les appareils excréteurs contribuent-ils à l'économie de l'eau des animaux ?

Des appareils excréteurs économes en eau dans un milieu pauvre en eau

Le rein, un organe éliminant de l'urée avec production d'une abondante urine primitive et réabsorption d'eau

Chez les Vertébrés et plus particulièrement les Mammifères, les organes excréteurs sont des reins dont les unités structurales et fonctionnelles sont les néphrons.

Figure 2. Cortex de rein de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'urine primitive est produite par ultrafiltration du sang circulant dans le glomérule à travers la paroi des vaisseaux sanguins capillaires et le feuillet viscéral de la capsule de Bowman. Elle est recueillie

dans l'espace de Bowman puis circule dans le tubule urinaire du néphron, formé successivement du tubule contourné proximal, de l'anse de Henlé, et du tubule contourné distal.

Le tubule contourné proximal réabsorbe des ions chlorures et sodium mais également le glucose, les acides aminés et d'autres molécules utiles à l'organisme. Cette réabsorption active des ions est réalisée par transport actif secondaire et accompagnée d'une réabsorption d'eau selon le gradient de concentration osmotique. Les cellules de l'épithélium du tubule contourné proximal portent une bordure en brosse ainsi que des replis membranaires basaux qui contribuent à augmenter la surface d'échange entre la lumière du tubule urinaire et le milieu intérieur.

L'urine emprunte ensuite l'anse de Henlé. Elle comporte une branche descendante qui réabsorbe passivement l'eau, et une branche ascendante qui réabsorbe principalement les ions sodium et chlorures par transport actif. Ces deux branches permettent d'établir un gradient osmotique cortico-médullaire autorisant une réabsorption d'eau hormono-dépendante dans le canal collecteur.

L'urine circule alors dans le tubule contourné distal, où sont effectuées une réabsorption des ions sodium et une sécrétion des ions potassium sous le contrôle d'une hormone, l'aldostérone.

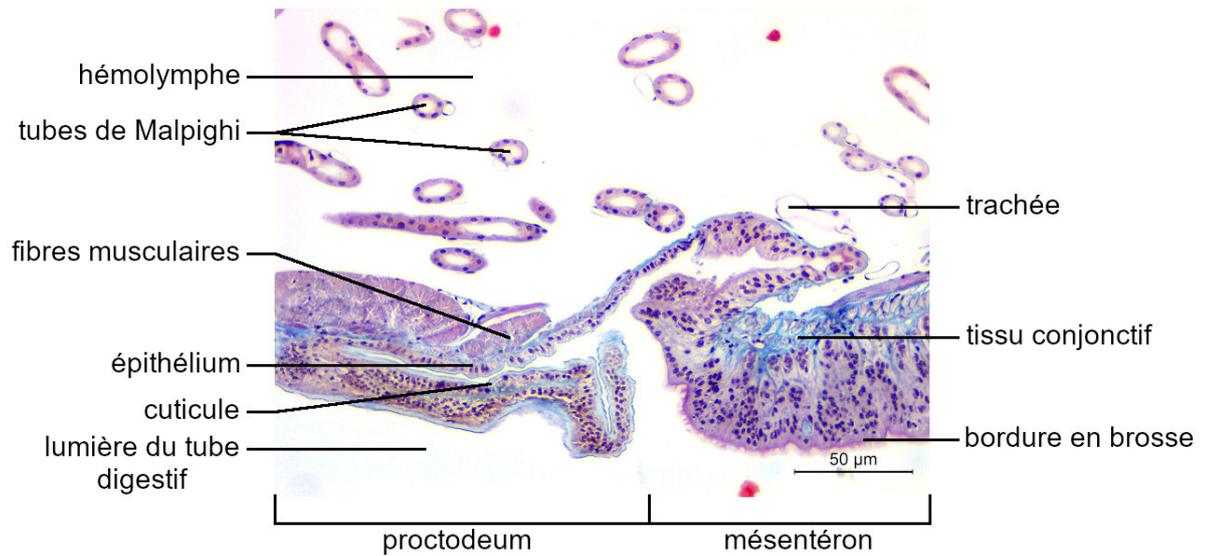
Finalement, l'urine arrive au niveau du tubule et du canal collecteur. Ils permettent la formation de l'urine définitive, concentrée par réabsorption passive d'eau. Le canal collecteur possède un épithélium perméable à l'eau en présence d'une hormone, l'ADH ou hormone antidiurétique, et il chemine vers la profondeur du rein dont la concentration osmotique augmente. Un gradient trans-épithélial de concentration osmotique en résulte, moteur de la réabsorption de l'eau.

Chez les Téléostéens marins, le néphron a une structure voisine de celle du néphron des Mammifères mais il ne comporte pas d'anse de Henlé. Il fonctionne de façon semblable à celui des Vertébrés terrestres, avec des contraintes osmotiques similaires. La principale différence concerne le débit de filtration glomérulaire. Élevé chez les Mammifères il est faible chez les Téléostéens marins et en conséquence, la production d'urine primitive est importante chez les premiers et réduite chez les seconds.

Le tube de Malpighi, un organe éliminant de l'acide urique avec production d'une urine primitive peu abondante et réabsorption d'eau en association avec le proctodeum

L'appareil excréteur des Insectes consiste en un ensemble de canaux appelés tubes de Malpighi, dont le nombre varie entre 2 et 200 selon les espèces. Ils sont fermés à une de leurs extrémités et reliés au tube digestif.

Figure 3. Tube digestif et tubes de Malpighi de Criquet en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La formation de l'urine primitive implique un transport actif d'ions, potassium principalement, de l'hémolymphe vers la lumière des tubes de Malpighi, grâce aux cellules épithéliales possédant une bordure en brosse et des replis membranaires basaux. Il en résulte un gradient de concentration osmotique trans-épithélial, qui entraîne une sortie d'eau, de glucose, de certains acides aminés et de divers composés azotés de l'hémolymphe vers la lumière des tubes de Malpighi. Ainsi, la formation de l'urine primitive implique l'utilisation d'une quantité d'eau contrôlée et faible.

Dans la partie distale des tubes de Malpighi intervient une réabsorption sélective d'eau et de solutés.

Au niveau du proctodeum, les cellules épithéliales à bordure en brosse et replis membranaires basaux ménagent entre elles des lacunes, isolées de l'hémolymphe par une tunique de fibres musculaires. Sous l'effet d'un transport actif, les ions potassium s'accumulent dans les lacunes, générant un gradient de concentration osmotique entre la lumière proctodéale et les lacunes. Il est le moteur d'un transfert d'eau depuis l'urine vers le liquide des lacunes. Il en résulte une augmentation de la pression hydrostatique dans ces interstices, à l'origine d'un gradient de pression hydrostatique entre les lacunes et l'hémocœle. Il entraîne un transfert de l'eau vers l'hémolymphe.

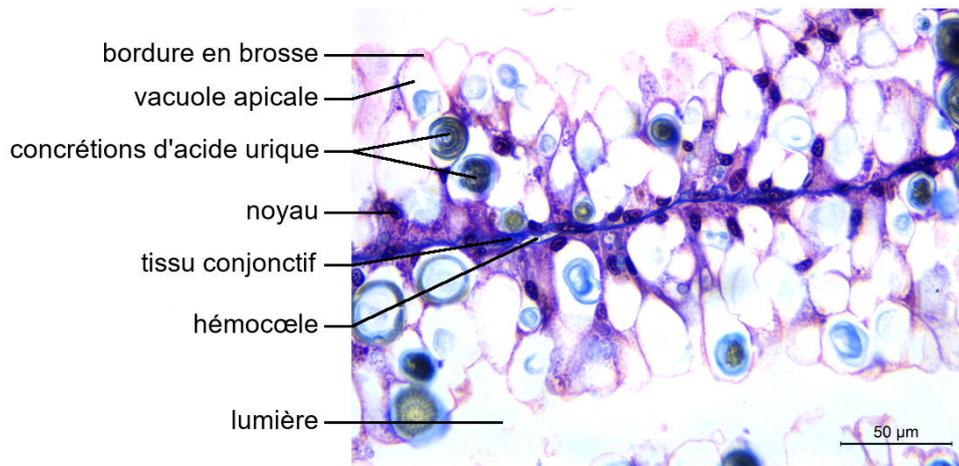
Un tel appareil excréteur permet donc une économie de l'eau du fait du mécanisme de formation de l'urine primitive et de la réabsorption d'eau finale.

Les néphrons de certaines espèces de Téléostéens marins comme le Poisson-crapaud sont agglomérés : la production de l'urine primitive n'implique pas une ultrafiltration mais un mécanisme similaire à celui décrit pour les tubes de Malpighi des Insectes. Par ailleurs, ils ne possèdent pas de tubule contourné distal et ne réabsorbent pas les ions sodium.

L'organe de Bojanus, un organe élaborant des concrétions d'acide urique avec production d'urine primitive et réabsorption d'eau

Les Gastéropodes pulmonés possèdent un rein appelé organe de Bojanus. En forme d'un sac oblong, l'organe de Bojanus s'abouche à une poche néphridienne ouverte sur un uretère.

Figure 4. Organe de Bojanus d'Escargot en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La paroi du rein est formée d'un épithélium prismatique constitué de cellules appelées néphrocytes, possédant une bordure en brosse apicale et des replis membranaires basaux. L'ultrafiltration de l'hémolymphe est réalisée par les néphrocytes, produisant l'urine primitive. Par ailleurs, ces cellules élaborent des concrétions d'acide urique à partir de substances prélevées dans l'hémolymphe. Elles sont éliminées dans la lumière rénale. Oses, acides aminés, eau et ions sont ensuite réabsorbés au niveau de la poche néphridienne.

Ainsi, les animaux évoluant en milieu aérien ou marin, pauvres en eau, réduisent les pertes urinaires d'eau en éliminant une urine peu abondante, soit en raison d'une faible production d'urine primitive, soit du fait d'une réabsorption importante d'eau à partir de l'urine primitive. Ils évacuent généralement leurs déchets azotés sous une forme nécessitant peu d'eau, urée ou acide urique.

À l'inverse, le milieu dulcicole génère des contraintes impliquant un excès d'eau. Le problème hydrique est alors l'élimination des excédents d'eau.

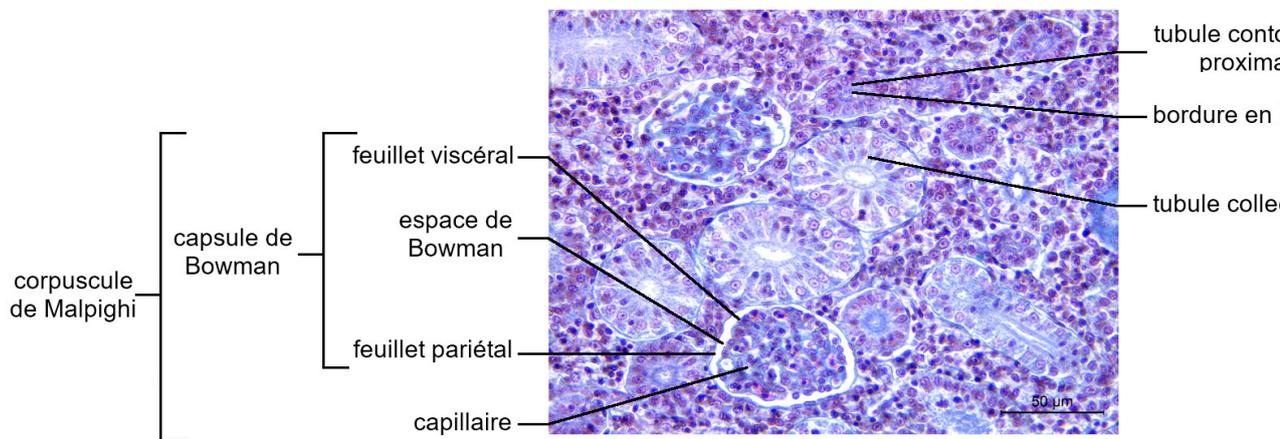
Des appareils excréteurs évacuant une grande quantité d'eau dans un milieu riche en eau

Le rein, un organe excréteur produisant une urine primitive abondante et réabsorbant peu d'eau

Le Gardon est un Téléostéen dulcicole confronté à une forte entrée d'eau, principalement branchiale et alimentaire, en raison d'une concentration osmotique interne élevée au regard de la concentration osmotique du milieu de vie. Il est qualifié d'hyperosmotique par rapport à son milieu de vie.

Le Gardon possède des reins qui produisent un grand volume d'urine diluée.

Figure 5. Rein de Gardon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La structure et le fonctionnement des néphrons du Gardon sont relativement semblables à ceux des néphrons de Souris. Cependant, les glomérules sont de plus grande taille.

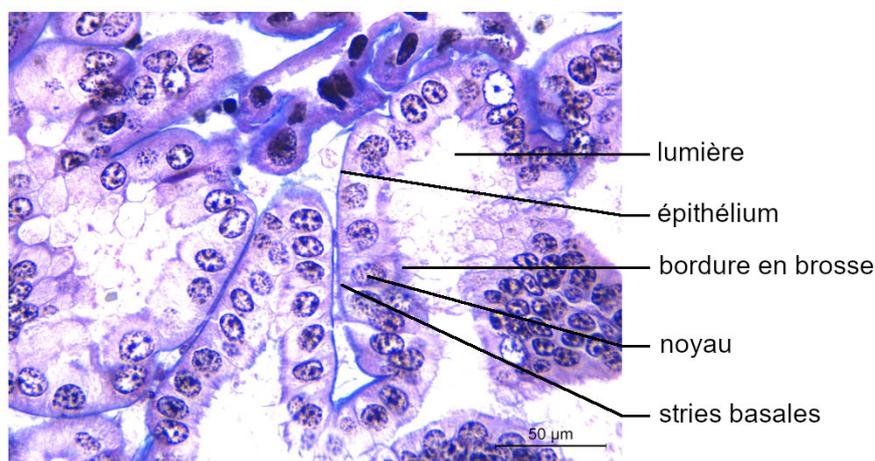
Ces néphrons sont constitués d'un tubule contourné proximal, d'un tubule contourné distal et d'un tubule collecteur, mais ils ne possèdent pas d'anse de Henlé. L'urine primitive est produite en grande quantité par les corpuscules de Malpighi. Sa composition est modifiée tout au long du tubule urinaire avec une réabsorption des solutés. Les ions monovalents, chlorures et sodium, sont réabsorbés en particulier par le tubule collecteur, ce qui conduit à sa dilution. Finalement, l'urine émise dans le milieu est hypoosmotique par rapport au sang.

Les branchies jouent également un rôle dans la réabsorption des ions. Elles présentent des ionocytes, cellules effectuant un transport actif permettant de réabsorber des ions chlorures et sodium. Les pertes urinaires d'ions sont ainsi partiellement compensées. Les branchies sont par ailleurs le principal siège de l'élimination des déchets azotés sous forme d'ammoniaque.

La glande verte, un organe excréteur produisant une urine primitive abondante et réabsorbant peu d'eau

Les organes excréteurs de l'Écrevisse sont représentés par deux glandes vertes, ou glandes antennaires, baignant dans l'hémolymphe. Elles se situent entre l'estomac et la base de la seconde paire d'antennes.

Figure 6. Labyrinthe de glande verte d'Écrevisse en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Chaque glande verte est constituée d'un petit sac, appelé saccule, où se produit l'ultrafiltration de l'hémolymphe. Il est relié à un labyrinthe débouchant dans un canal néphridien bordé d'un épithélium prismatique muni d'une bordure en brosse et de replis membranaires basaux. Il réalise la réabsorption active d'ions et de glucose. L'urine ainsi formée est ensuite stockée dans la vessie et évacuée par un pore excréteur localisé sous chaque antenne. La glande verte contribue au maintien de l'équilibre hydrominéral, éliminant l'eau excédentaire et réabsorbant les ions.

Ainsi en eau douce, les animaux éliminent l'eau en excès grâce à la production d'une urine abondante et diluée, à la différence des animaux marins limitant les pertes d'eau par l'évacuation d'une urine peu abondante et relativement concentrée.

À cet égard, le groupe des Sélaciens est original : vivant majoritairement en milieu marin, ces animaux sont en équilibre osmotique avec leur milieu de vie et ne connaissent pas de problème hydrique.

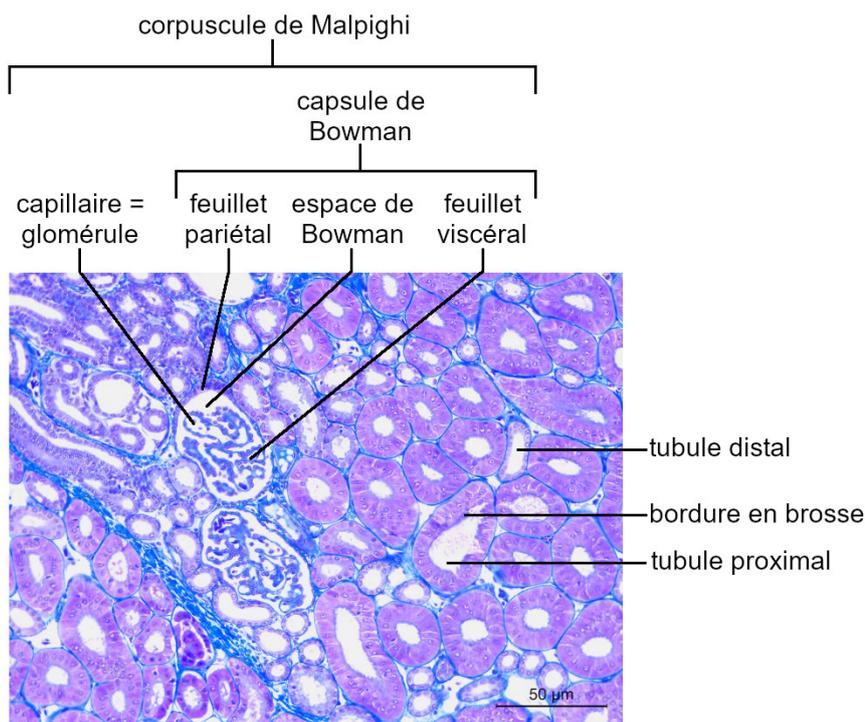
Quels sont les mécanismes sous-tendant cet équilibre ?

Des appareils excréteurs contribuant au développement d'une concentration osmotique élevée dans un milieu pauvre en eau

Les Sélaciens sont isosmotiques par rapport à leur milieu de vie, la concentration osmotique de leur milieu intérieur étant égale à celle de leur milieu de vie. L'équilibre entre les deux milieux est dû à la présence d'urée, d'ions sodium et d'ions chlorures dans le milieu intérieur.

Le rein des Sélaciens, un organe excréteur assurant des réabsorptions d'eau et d'ions

Figure 7. Rein de Roussette en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le rein des Sélaciens a une structure voisine de celui des Vertébrés terrestres tels que la Souris. Les néphrons en sont les unités structurales et fonctionnelles. Un néphron comprend une capsule de Bowman et un tubule urinaire formé d'un tubule proximal et d'un tubule distal, mais dépourvu d'anse de Henlé.

L'urine primitive est produite dans le corpuscule de Malpighi par ultrafiltration du sang à travers la paroi des vaisseaux sanguins capillaires et du feuillet viscéral de la capsule de Bowman. Elle est recueillie dans le tubule urinaire.

L'épithélium de la partie proximale du tubule urinaire est constitué de cellules possédant une bordure en brosse apicale. Il réalise la réabsorption de petites molécules organiques comme le glucose et les acides aminés, d'ions sodium et chlorures, ainsi que des échanges d'eau et la sécrétion d'ions divalents. Le segment distal réalise la réabsorption de l'urée grâce à son organisation en boucle, formant un système à contre-courant. L'urine est ensuite diluée dans le canal collecteur.

Le rein des Sélaciens, un organe réabsorbant l'urée

Les Sélaciens sont des animaux uréotéliques, c'est-à-dire dont l'essentiel des déchets azotés sont convertis en urée.

Leur milieu intérieur contient une importante quantité d'urée, ce qui assure son isoosmolarité par rapport à leur milieu de vie.

L'urée produite par le métabolisme est filtrée avec le sang au niveau des corpuscules de Malpighi puis presque réabsorbée en totalité grâce aux propriétés et à l'organisation du tubule urinaire du néphron. L'oxyde de triméthylamine ou TMAO est de même réabsorbé. Il contribue à la concentration osmotique élevée du milieu intérieur, mais il s'agit d'un osmolyte original qui a la propriété d'empêcher l'action dénaturante de l'urée envers les protéines.

Les Sélaciens réabsorbent l'urée ce qui conduit à une concentration osmotique interne élevée, équivalente à celle du milieu de vie. En conséquence, les flux spontanés d'eau induits par la différence d'osmolarité entre les deux milieux sont réduits.

Conclusion

Bien qu'occupant des milieux de vie différents, de nombreux animaux maintiennent la concentration osmotique de leur milieu intérieur. Ils ne rencontrent pas les mêmes problèmes concernant l'économie de l'eau et développent des adaptations différentes leur permettant de contrôler ou compenser les flux hydriques, notamment *via* leurs appareils excréteurs.

Les animaux aériens subissent de fortes pertes d'eau et réalisent une réabsorption de l'eau urinaire limitant les pertes. Les animaux marins hypoosmotiques par rapport à leur milieu réduisent également les pertes d'eau urinaires. Ces adaptations permettent de maintenir la grande différence de concentration osmotique entre le milieu de vie et le milieu intérieur.

À l'inverse, les animaux d'eau douce éliminent l'eau excédentaire grâce à une abondante production d'urine diluée.

Enfin, les Sélaciens, isoosmotiques par rapport à leur milieu, maintiennent leur équilibre hydrique grâce à une réabsorption importante d'urée et de TMAO.

Certaines espèces sont euryhalines, comme l'Anguille ou le Saumon. Leurs représentants peuvent changer de milieu de vie. Leur concentration osmotique interne est modifiée lors du changement de milieu, compensant les variations d'osmolarité liées aux caractéristiques des divers habitats.

Bibliographie et sitographie

Livres

- André Beaumont, Brahim Lahlou, Nicole Mayer-Gostan, et Patrick Payan. *Osmorégulation et excrétion*. Belin. 2000. 256 p.. *Science sup.* [2-7011-2677-0]
- Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de la biologie animale tome 2*. 2ème édition. Dunod. 2008. 215 p.. [978-2-10-52-135-7].
- Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale*. Dunod. 2015. 219 p.. *Science sup.* [978-2-10-071233-5]
- Lauralee Sherwood, Hillar Klandorf, et Paul Yancey. *Physiologie animale*. De Boeck. 2016. 904 p.. *Biologie*. [978-2-8073-0286-0]
- Yves Turquier. *L'organisme dans son milieu tome 1, les fonctions de nutrition*. Doin. 1990. 315 p.. [2-7040-0620-2].
- Yves Turquier. *L'organisme dans son milieu tome 2, l'organisme en équilibre avec son milieu*. Doin. 1994. 334 p.. [2-7040-0695-4].

Articles

- Tom Couchoud, Manon Igonin, Meryam Kizikilic, et Ophélie Valade. *Le problème de l'eau et des ions chez les Sélaciens marins. Petites questions de physiologie animale*. Sandrine Heusser - Université Jean Monnet. 2017. 173-180.

Sites internet

- Pierre Dejour. *Vie animale dans l'air et dans l'eau*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 27 avril 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/animal-vie-dans-l-eau-et-dans-l-air/> .
- Sandrine Heusser. *Semaines 09-2018, 39-2017, 38-2017*. In *Codex virtualis [en ligne]*. Sandrine Heusser. 2018 [date de consultation : 27 avril 2018]. Disponible sur : <https://codexvirtualis.fr/codex/> .
- René Lafont. *Excrétion in Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 27 avril 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/excretion/> .

Poumons et échanges gazeux respiratoires des animaux

Amanda Issartial

<amanda.issartial@etu.univ-st-etienne.fr>

Ze Yuan <ze.yuan@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les animaux réalisent des échanges gazeux avec leur milieu de vie, consistant en une absorption de dioxygène (O_2) et un rejet de dioxyde de carbone (CO_2). Ils sont le reflet, à l'échelle de l'organisme, d'une voie métabolique essentielle des cellules animales, la respiration. Elle consomme un substrat, le O_2 , et produit un déchet, le CO_2 . En conséquence, les échanges gazeux de l'organisme sont qualifiés de respiratoires et les appareils qui les effectuent sont des appareils respiratoires.

En milieu aérien, les organes permettant les échanges gazeux respiratoires sont généralement des poumons. Ils comportent un échangeur au niveau duquel le O_2 est transféré du milieu extérieur au milieu intérieur alors que le CO_2 suit le chemin inverse.

Le mécanisme d'échange des gaz respiratoires est la diffusion passive, réalisée selon le gradient de pression partielle et n'impliquant pas de dépense d'énergie. Les gaz diffusent ainsi du milieu le plus riche vers le milieu le plus pauvre.

Comment sont organisés les poumons des animaux ?

Comment réalisent-ils les échanges gazeux respiratoires ?

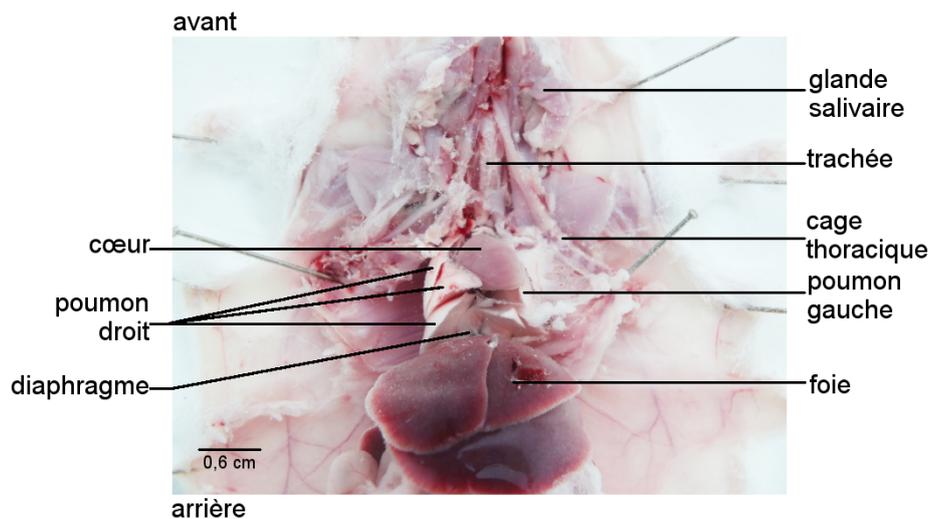
En quoi sont-ils adaptés aux échanges gazeux en milieu aérien ?

Les poumons, des organes d'échange des gaz respiratoires en milieu aérien

Les poumons alvéolés et septés, des échangeurs d'origine pharyngienne invaginés et cloisonnés

Les poumons alvéolés

Figure 1. Appareil respiratoire de la Souris en vue ventrale



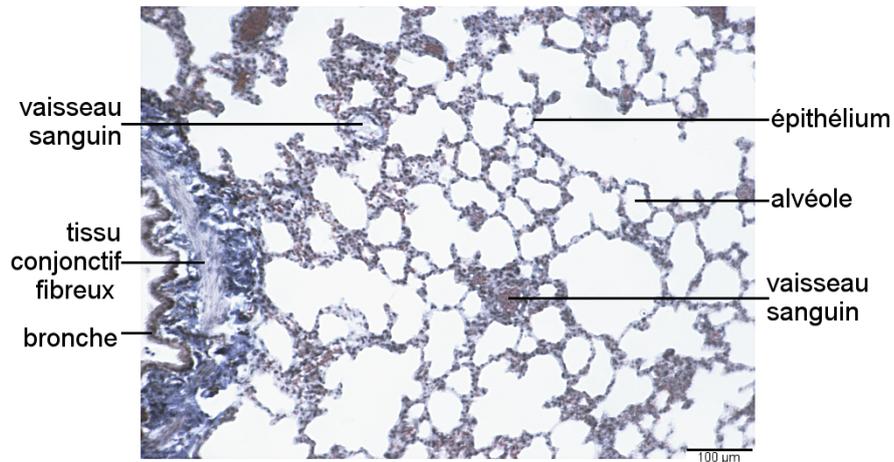
Chez les Mammifères comme la Souris, l'appareil respiratoire comporte des voies respiratoires et des organes respiratoires.

Les voies respiratoires sont constituées des cavités nasales, du pharynx, du larynx, de la trachée, des bronches libres ainsi que des ramifications des bronches et des bronchioles intrapulmonaires.

Les organes respiratoires sont les poumons, situés dans la cage thoracique. Ils contiennent les voies respiratoires intrapulmonaires débouchant sur les sacs alvéolaires qui regroupent les alvéoles, structures d'échange des gaz respiratoires.

Le sang, riche en CO_2 et pauvre en O_2 , est acheminé vers les poumons par des artères pulmonaires. Appauvri en CO_2 et enrichi en O_2 , il est drainé par des veines pulmonaires.

Figure 2. Poumon de Rat en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)



L'échangeur est représenté par les nombreuses alvéoles. Les alvéoles possèdent une paroi très fine constituée d'un épithélium simple pavimenteux formé de cellules appelées pneumocytes, reposant sur une membrane basale et une fine couche de tissu conjonctif fibreux. Elles contiennent de l'air. De nombreux vaisseaux capillaires sanguins courent à leur surface, délimités par un endothélium, épithélium simple et pavimenteux reposant sur une membrane basale.

Les gaz diffusent passivement entre l'air des alvéoles et le sang des vaisseaux sanguins capillaires, à travers leurs épithéliums et membranes basales.

La première loi de Fick décrit la diffusion d'une substance entre deux compartiments. Dans le cas de gaz, elle est formulée comme ci-dessous :

$$J_x = K_x \times \Delta P_x \times S / E$$

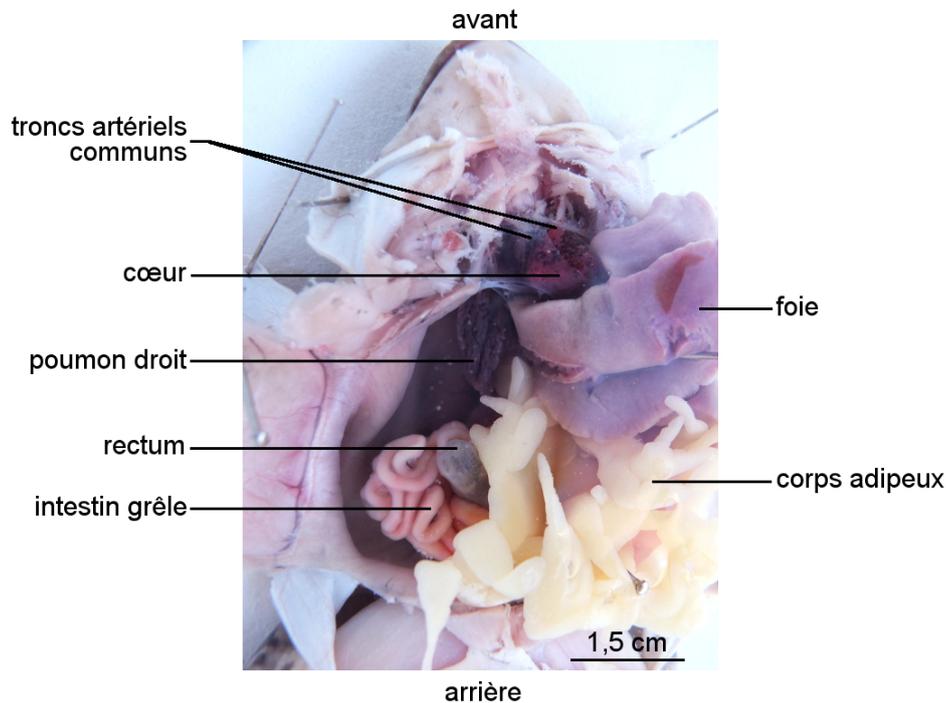
avec

- J_x , flux de diffusion du gaz en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$;
- K_x , constante de diffusion du gaz en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$;
- ΔP_x , différence de pression partielle entre milieu extérieur et milieu intérieur en Pa ;
- S , aire de la surface d'échanges en m^2 ;
- E , épaisseur de la surface d'échanges en m.

Le flux est d'autant plus important que la surface de l'échangeur est élevée et son épaisseur faible. En l'occurrence, l'épaisseur de l'échangeur est de l'ordre de 10 à 20 micromètres.

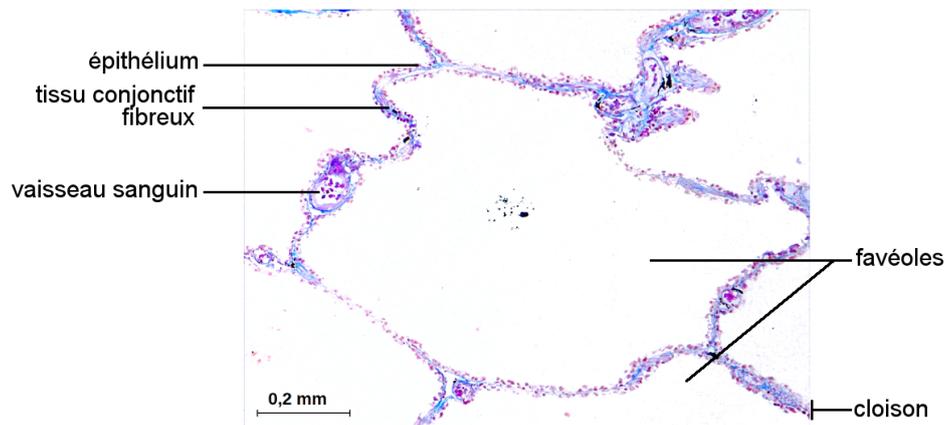
Les poumons septés

Figure 3. Appareil respiratoire de la Grenouille en vue ventrale



L'appareil respiratoire des Lissamphibiens comme la Grenouille est formé d'une paire de poumons non lobés situés dans la région corporelle antérieure et directement ouverts sur la cavité buccale.

Figure 4. Poumon de Grenouille en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)



Ces poumons présentent une cavité centrale. Leur paroi forme des cloisons appelées septums, en direction de cette cavité, délimitant de petits sacs, les favéoles.

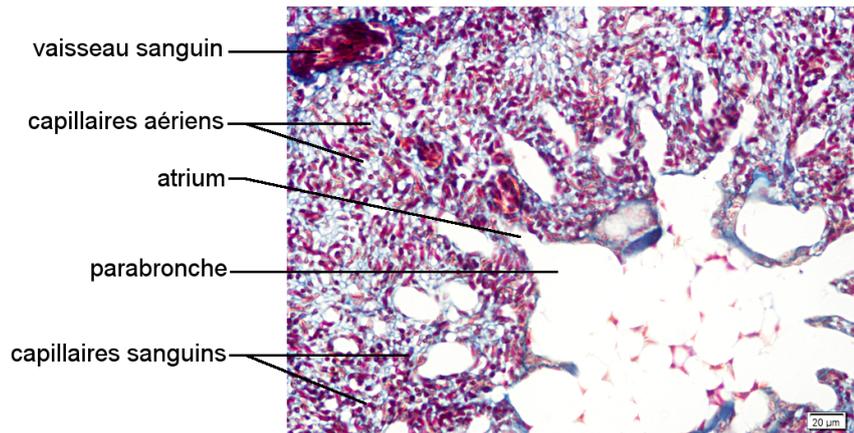
L'échangeur des gaz respiratoires correspond à la paroi des favéoles et notamment aux cloisons. Elles sont constituées de deux épithéliums simples et pavimenteux, reposant sur des membranes basales, situés de part et d'autre d'une fine couche de tissu conjonctif fibreux dans laquelle courent de nombreux vaisseaux sanguins capillaires.

Chez les Lissamphibiens, les replis de la paroi pulmonaire sont moins développés que chez les Mammifères, et en conséquence la surface de l'échangeur est plus réduite. L'épaisseur de l'échangeur est de l'ordre de 30 micromètres.

Les poumons tubulaires, des échangeurs d'origine pharyngienne invaginés et ramifiés

Les Oiseaux possèdent un appareil respiratoire formé de voies aériennes, représentées notamment par la trachée et les bronches, et d'organes respiratoires correspondant à une paire de poumons situés dans la cage thoracique.

Figure 5. Poumon de Martinet en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)



Les poumons sont formés de multiples tubes et sont qualifiés de tubulaires.

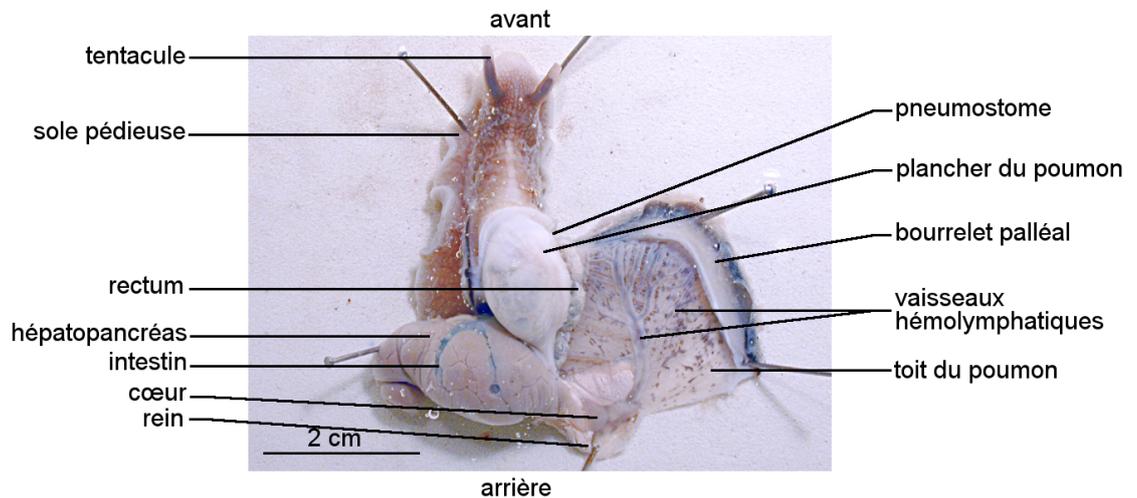
Dans les poumons, les bronches se ramifient en bronches secondaires dorsales et ventrales. Elles sont reliées par des bronches tertiaires, ou parabronches, parallèles les unes aux autres. Les parabronches portent des chambres appelées atriums, entre lesquels un réseau de capillaires aériens est présent. De nombreux capillaires sanguins les croisent.

La diffusion des gaz respiratoires entre l'air contenu dans les capillaires aériens et le sang circulant dans les capillaires sanguins est importante en raison de la grande surface de l'échangeur, de la proximité des deux types de capillaires et de la faible épaisseur de leurs parois.

Les poumons lisses et lamellaires, des échangeurs invaginés d'origine tégumentaire

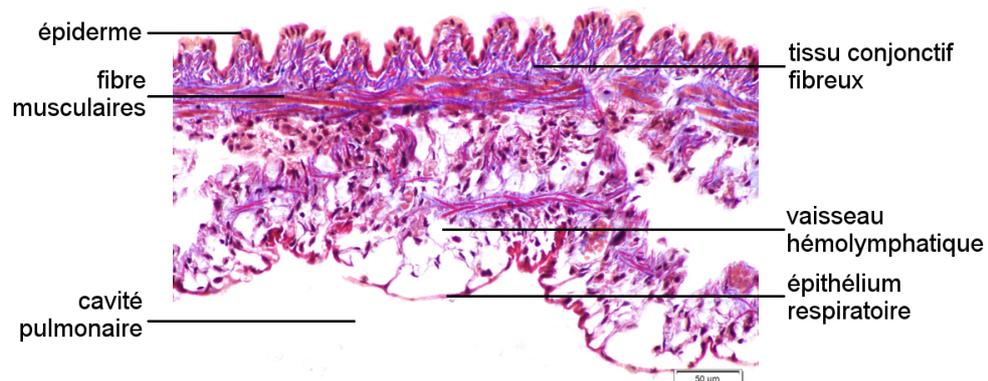
Les poumons lisses

Figure 6. Appareil respiratoire de l'Escargot en vue dorsale



Les Gastéropodes pulmonés comme l'Escargot possèdent un appareil respiratoire formé d'un poumon unique, situé en position dorsale sous de la coquille. Son toit est formé d'un repli tégumentaire et son plancher de l'enveloppe de la masse viscérale. Il est ouvert sur le milieu extérieur par un orifice appelé pneumostome.

Figure 7. Poumon d'Escargot en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)

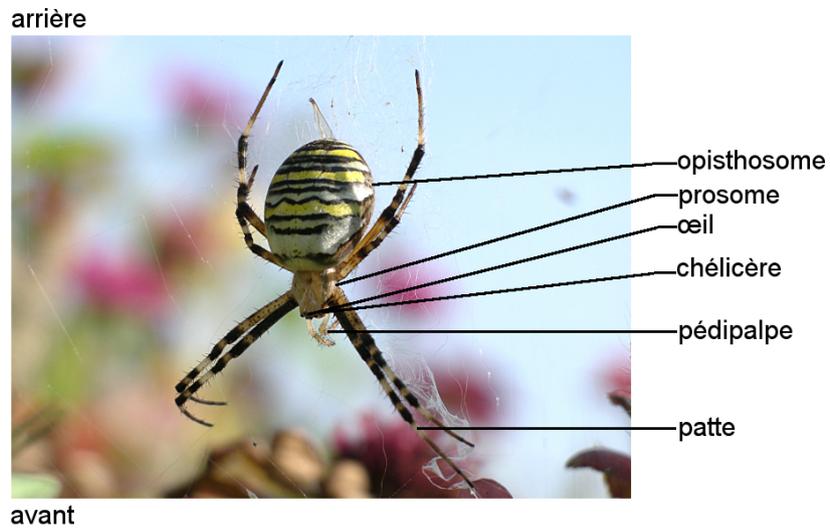


La cavité pulmonaire est délimitée dorsalement par un épithélium simple pavimenteux soutenu par du tissu conjonctif dans lequel quelques fibres musculaires lisses sont présentes ainsi que de nombreux vaisseaux hémolympatiques. L'ensemble est surmonté du tégument et de la musculature associée.

Les échanges des gaz respiratoires sont réalisés entre l'air de la cavité pulmonaire et l'hémolymphe des vaisseaux de la paroi pulmonaire. L'échangeur correspond à l'épithélium de la cavité pulmonaire, une fine couche de tissu conjonctif fibreux et la paroi des vaisseaux hémolympatiques. L'épaisseur de l'échangeur est de l'ordre de 7 micromètres et sa surface augmentée par quelques replis.

Les poumons lamellaires

Figure 8. Morphologie de l'Épeire fasciée en vue dorsale



Les Araignées possèdent un appareil respiratoire généralement formé d'une paire de poumons. Les poumons sont situés dans l'opisthosome en position ventrale. Ils sont en relation avec le milieu extérieur par un orifice respiratoire appelé stigmate, par l'intermédiaire d'un atrium.

Figure 9. Poumon d'Araignée en coupe longitudinale (Collection ENS de Lyon)

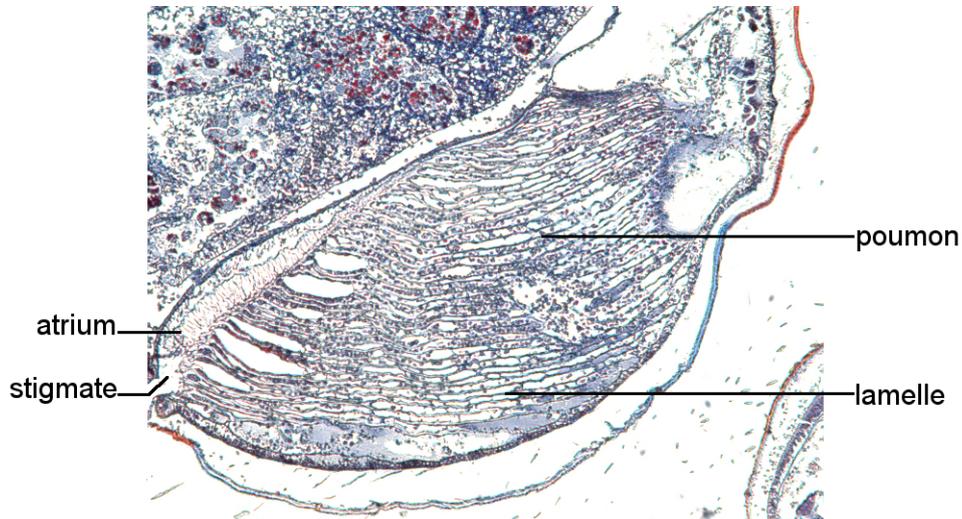
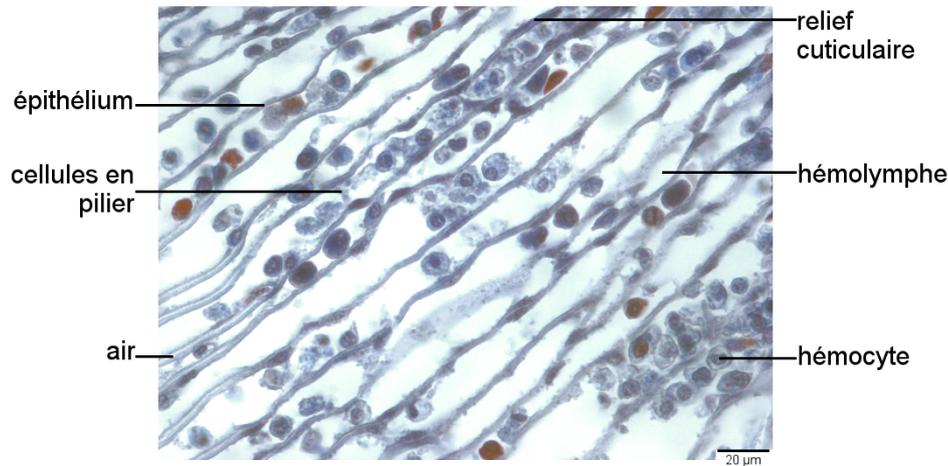


Figure 10. Poumon d'Araignée en coupe longitudinale (Collection ENS de Lyon)



Les poumons des Araignées sont formés de multiples lamelles ou feuilletts. Il s'agit de replis du tégument délimités par un épithélium unistratifié et pavimenteux recouvert d'une fine cuticule. L'hémolymphe circule à l'intérieur des lamelles et l'air à l'extérieur. Les gaz respiratoires sont échangés entre l'air et l'hémolymphe, à travers la paroi des lamelles.

La grande surface de l'échangeur, liée aux nombreux replis, et sa faible épaisseur sont des facteurs favorisant les échanges des gaz.

Les poumons apparaissent comme des organes respiratoires diversifiés en termes d'organisation et d'origine. Ils partagent toutefois plusieurs caractéristiques fonctionnelles, notamment l'existence d'une surface vaste au contact de l'air et d'une distance réduite entre le milieu extérieur et le milieu intérieur, facteurs favorisant la diffusion des gaz respiratoires comme l'exprime la loi de Fick.

Ce sont par ailleurs des organes internalisés, ce qui pose un problème de confinement de l'air avec lequel les échanges de gaz sont réalisés.

Comment les gradients de pressions partielles des gaz respiratoires sont-ils maintenus ?

La ventilation et la circulation, renouvellements des milieux extérieur et intérieur des poumons favorisant les échanges gazeux

La ventilation, renouvellement du milieu extérieur, et le maintien des gradients de pressions partielles

Le renouvellement de l'air contenu dans les poumons porte le nom de ventilation.

Chez les Mammifères, la ventilation consiste en une alternance d'inspirations, augmentations du volume pulmonaire à l'origine d'une dépression intrapulmonaire provoquant l'entrée d'air, et d'expirations, diminutions du volume pulmonaire responsables d'une surpression pulmonaire provoquant une sortie d'air. Inspirations et expirations résultent respectivement de contractions et de relâchements des muscles intercostaux de la cage thoracique et du diaphragme. Lors de l'inspiration, l'air entre dans les cavités nasales par les narines, est conduit au pharynx puis au larynx avant de

transiter dans la trachée. Il emprunte ensuite les bronches pénétrant dans les poumons et se ramifiant jusqu'aux bronchioles qui alimentent les sacs alvéolaires et alvéoles. Lors de l'expiration, l'air emprunte le même chemin en sens inverse.

Chez les Lissamphibiens, en absence de cage thoracique, la ventilation consiste en une succession d'inspirations et d'expirations buccales et pulmonaires liées aux mouvements d'abaissement et de relèvement du plancher buccal, résultant de l'activité de la musculature buccale. L'air entre par les narines et la bouche, est conduit dans la cavité buccale puis aux poumons et inversement. L'air des favéoles est ainsi renouvelé.

Chez les Oiseaux, la ventilation met en jeu des sacs aériens extrapulmonaires fonctionnant comme des soufflets et assurant une circulation continue de l'air dans les capillaires aériens pulmonaires. L'air inspiré circule dans les bronches jusqu'aux sacs aériens postérieurs qui se remplissent. La circulation de l'air dans les parabronches et les capillaires aériens est due :

- d'une part aux sacs aériens postérieurs qui se vident dans les poumons ;
- d'autre part à la dilatation des sacs aériens antérieurs entraînant une dépression et aspirent l'air des poumons.

Les diminutions et des augmentations de pression dans les sacs aériens, responsables de la mise en mouvement de l'air, sont liées aux mouvements d'expansion et de compression de la cage thoracique.

Dans le cas des Gastéropodes pulmonés, la ventilation est liée à un abaissement du plancher du poumon en raison de la contraction de la musculature associée. Cela génère une dépression dans la cavité pulmonaire et l'entrée d'air lorsque le pneumostome est ouvert. Inversement, le soulèvement du placher buccal provoque une surpression responsable d'une sortie de l'air de la cavité pulmonaire.

Dans le cas des Araignées par contre, le plus souvent il n'existe pas de ventilation des poumons. Les gaz respiratoires diffusent du milieu environnant vers l'air des poumons pour le O_2 et de l'air des poumons au milieu environnant pour le CO_2 . La circulation de l'air entre les lamelles pulmonaires pourrait toutefois être favorisée par des mouvements d'organes comme le cœur.

Des gradients de pressions partielles existent entre l'air des poumons, que l'échangeur soit localisé au niveau d'alvéoles, de favéoles, de capillaires aériens ou de lamelles, et le liquide circulant, qu'il s'agisse de sang ou d'hémolymphe.

Dans l'air la pression partielle de O_2 est plus élevée que dans le liquide circulant alors que celle du CO_2 est plus faible dans l'air que dans le liquide circulant. En conséquence, le O_2 diffuse de l'air vers le liquide circulant et le CO_2 diffuse en sens inverse. Les pressions partielles des gaz respiratoires tendent ainsi à s'égaliser de part et d'autre de l'échangeur, et les gradients de pressions partielles à s'annuler.

La ventilation, renouvelant l'air au contact de l'échangeur contribue à maintenir les gradients. Elle a la particularité d'être bidirectionnelle, l'air empruntant les mêmes voies lors de son entrée et de sa sortie, en sens inverses.

La circulation, renouvellement du milieu intérieur, et le maintien des gradients de pressions partielles

Les poumons sont de manière générale richement irrigués.

Chez les Vertébrés, le sang y est amené par des artères pulmonaires et est repris par des veines pulmonaires. Au niveau de l'échangeur, de nombreux vaisseaux capillaires sanguins sont présents, faisant la relation entre le versant artériel et le versant veineux de la circulation pulmonaire.

Chez les Gastéropodes pulmonés, l'hémolymphe présente dans les sinus des organes est drainée et amenée au poumon par une veine pulmonaire qui la conduit ensuite à l'oreillette du cœur. Il en va de même chez les Araignées dont l'hémolymphe, après avoir baigné les organes, est amenée aux poumons par des sinus, puis est conduite au cœur par des veines pulmonaires.

Au niveau de l'échangeur des gaz respiratoires, en relation avec les gradients de pressions partielles, le O_2 diffuse de l'air vers le sang ou l'hémolymphe et le CO_2 en sens inverse. Le milieu intérieur est localement enrichi en O_2 et appauvri en CO_2 , ce qui tend à égaliser les pressions partielles de part et d'autre de l'échangeur et à annuler les gradients.

Cependant, la circulation du milieu intérieur remplace le liquide enrichi en O_2 et appauvri en CO_2 , qui retourne au cœur, par du liquide appauvri en O_2 et enrichi en CO_2 . Cette convection du milieu intérieur assure le maintien des gradients de pressions partielles, moteurs de la diffusion des gaz respiratoires.

L'efficacité des échanges des gaz respiratoires, une relation entre les sens des convections des milieux extérieur et intérieur

Le plus souvent en relation avec l'organisation des échangeurs des gaz respiratoires au sein des poumons, les convections des milieux extérieur et intérieur ne présentent pas d'orientations relatives particulières. Avec un tel dispositif, l'extraction du O_2 est de 15 à 20% dans le cas des Mammifères par exemple.

À cet égard, le cas des Oiseaux est original. Les parabronches et les vaisseaux sanguins courent parallèlement dans les poumons et l'air et le sang circulent dans le même sens. Cependant, les vaisseaux sanguins forment des boucles capillaires perpendiculaires aux parabronches, déterminant une disposition à courant croisé. L'air circulant dans les parabronches est progressivement appauvri en O_2 alors que le sang des capillaires est enrichi en O_2 . Le sang des différents capillaires rejoint la veine efférente. La pression partielle du O_2 dans le sang de la veine efférente peut être supérieure à la pression partielle du O_2 dans l'air sortant des parabronches. L'extraction du O_2 peut atteindre 25 à 30% dans ce dispositif.

Conclusion

Les poumons sont des organes permettant les échanges gazeux respiratoires entre les milieux extérieur et intérieur. Ces organes respiratoires sont présents chez les Mammifères, les Lissamphibiens, les Oiseaux, les Gastéropodes pulmonés et les Araignées notamment. Ils sont adaptés à la vie en milieu aérien mais leurs structures diffèrent selon les groupes.

Les poumons comportent des échangeurs, sièges des échanges gazeux respiratoires. De part et d'autre de ces échangeurs l'air du milieu extérieur et le liquide circulant du milieu intérieur sont présents. À leur niveau, le dioxygène de l'air nécessaire au métabolisme est capté et le dioxyde de carbone déchet toxique du métabolisme est relâché. En relation avec le mécanisme d'échanges, la diffusion passive, les échangeurs possèdent une surface importante et une faible épaisseur. La formation de replis de la paroi des poumons, de formes diverses selon les groupes, est à l'origine de ces caractéristiques tout en conservant des organes peu volumineux.

La convection des milieux extérieur et intérieur de part et d'autre de l'échangeur favorise les échanges gazeux respiratoires, en renouvelant les fluides en présence, ce qui contribue au maintien des gradients de pressions partielles, moteurs des échanges.

L'échangeur des gaz respiratoires, avec sa surface importante et sa faible épaisseur, est propice aux échanges d'eau. L'air étant généralement pauvre en eau, ces échanges consistent en une évaporation de l'eau du milieu intérieur vers le milieu extérieur. Ils conduisent à des pertes d'eau non négligeables. L'internalisation des échangeurs de gaz respiratoires pulmonaires contribue à réduire les pertes d'eau. L'air parvient au contact de l'échangeur après avoir transité par les voies respiratoires qui modifient sa composition, et en particulier assurent son enrichissement en eau.

De rares animaux aquatiques possèdent des poumons. Parmi eux figurent les Échinodermes holothurides ou Concombres de mer. La plupart des animaux aquatiques possèdent des branchies. Il s'agit d'évaginations corporelles adaptées à la réalisation des échanges gazeux respiratoires en milieu aquatique, dont les caractéristiques diffèrent de celles du milieu aérien.

Bibliographie et sitographie

Livres

Jean-Jacques Bernard, Jean-Michel Duprez, Maxime Huille, Paul Nougier, Jean-Yves Pattier, et Jean-Alain Poulizac. *Manuel de biologie physiologique*. Ellipses. 2006. 829 p.. *BCPST 1^{ère} et 2^{ème} années*. [2-73982822-6]

Michel Breuil. *Biologie 2^{ème} année BCPST-VÉTO*. Lavoisier. 2009. 817 p.. *Collection référence prépa*. [978-2-7430-1158-1]

Neil A. Campbell, Jane B. Reece, Lisa A. Urry, Michael L. Cain, Steven A. Wasserman, Peter V. Minorsky, et Robert B. Jackson. *Biologie*. 9^{ème} édition. Renouveau pédagogique-Pearson. 2011. 1458 p.. [978-2-7613-5065-5]

Articles

Smaïl Belasla, Arthur Bombaron, Valentin Luiset, et Pierre-Louis Pestre. *Les échanges gazeux et la ventilation chez les Araignées. Petites questions de physiologie animale*. Sandrine Heusser - Université Jean Monnet. 2017. 66-171.

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *De la structure tissulaire à la réalisation des fonctions chez les Gastéropodes Pulmonés (I). Éléments d'histologie et de physiologie des espèces Helix aspersa et Helix pomatia . Folia conchyliologica*. 2011. 10. 3-25. [2107-7010]

Sites internet

Serge Jodra. *Les Gastéropodes. In Imago Mundi, l'encyclopédie gratuite en ligne [en ligne]*. Serge Jodra. 2008 [date de consultation : 07 mai 2018]. Disponible sur : <http://www.cosmovisions.com/gasteropodes.htm> [<http://www.cosmovisions.com/gasteropodes.htm>] .

Les échanges gazeux respiratoires des Eumollusques

Laurie Brivet <laurie.brivet@etu.univ-st-etienne.fr>
Pauline Denaud <pauline.denaud@etu.univ-st-etienne.fr>
Coralie Fauchier
<coralie.fauchier@etu.univ-st-etienne.fr>
Ophélie Gougeon
<ophelie.gougeon@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Eumollusques, ou Mollusques vrais, sont des animaux à corps mou, possédant une tête antérieure, un pied généralement ventral et une masse viscérale dorsale. Leur tégument forme un repli, le manteau, sécrétant une coquille et délimitant une cavité palléale. Leur bouche est fréquemment associée à un organe de préhension appelé radula. Non segmentés et présentant une symétrie bilatérale, ils sont des Triploblastiques protostomiens et appartiennent au groupe des Lophotrochozoaires.

Certains Eumollusques vivent en milieu aquatique, comme la Moule et le Calmar, et d'autres en milieu aérien comme l'Escargot.

Comme tous les animaux, les Eumollusques réalisent des échanges gazeux avec leur milieu de vie, consistant en un prélèvement de dioxygène (O_2) et un rejet de dioxyde de carbone (CO_2). Ils reflètent à l'échelle de l'organisme une voie métabolique fondamentale des cellules animales, la respiration. Elle consomme du dioxygène et produit du dioxyde de carbone.

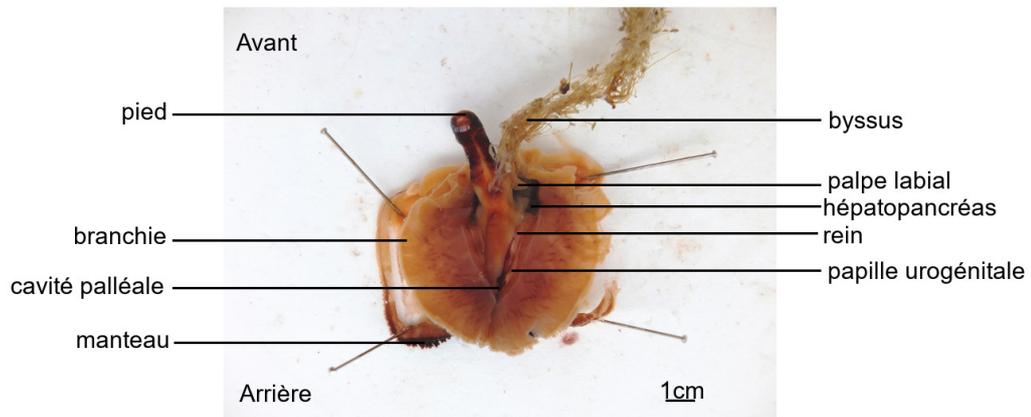
Les milieux aquatique et aérien ont des caractéristiques différentes du point de vue des gaz respiratoires. Les coefficients de capacitance du dioxygène et du dioxyde de carbone dans l'eau et dans l'air diffèrent et en conséquence, leurs concentrations également. Ainsi, le dioxygène est trente fois moins concentré dans l'eau que dans l'air. Par ailleurs, les milieux aquatique et aérien ont des propriétés différentes. La densité de l'eau est par exemple huit cent douze fois plus importante que celle de l'air, et la poussée d'Archimède est plus élevée dans l'eau que dans l'air.

Comment les échanges de gaz respiratoires sont-ils réalisés chez les Eumollusques ?

En relation avec les caractéristiques des milieux, quels structures et mécanismes entrent en jeu ?

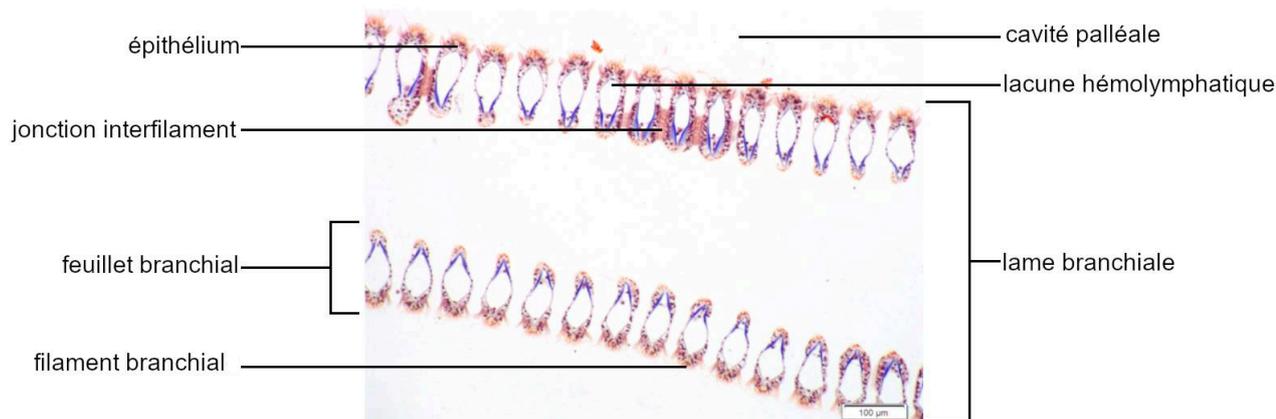
Les échanges gazeux respiratoires des Eumollusques avec l'eau

Figure 1. Anatomie de la Moule en vue ventrale



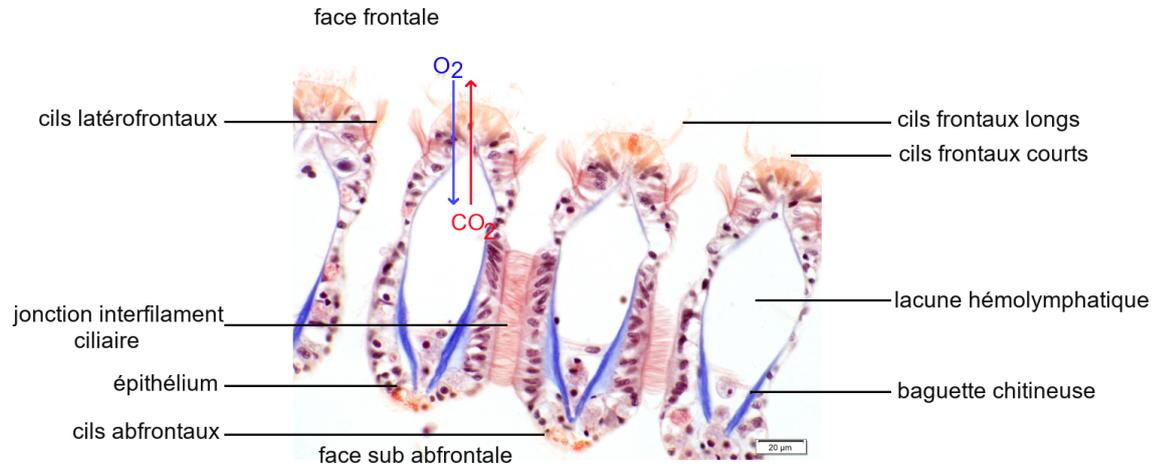
L'appareil respiratoire de la Moule, Eumollusque aquatique appartenant au sous-groupe des Lamellibranches, est représenté par une paire de branchies lamelleuses situées dans la cavité palléale de part et d'autre de la masse viscérale. La cavité palléale est parcourue par un courant d'eau : l'eau y entre par la face ventrale et en sort par la face dorsale.

Figure 2. Lame branchiale de Moule en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



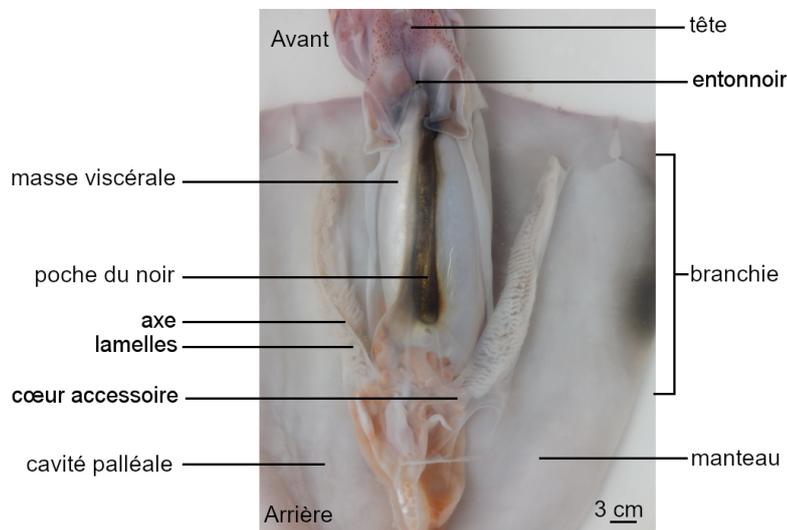
Chaque branchie est formée de deux lames constituées de deux feuillets. Les feuillets sont formés d'unités répétées et repliées appelées filaments branchiaux.

Figure 3. Filaments branchiaux de Moule en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



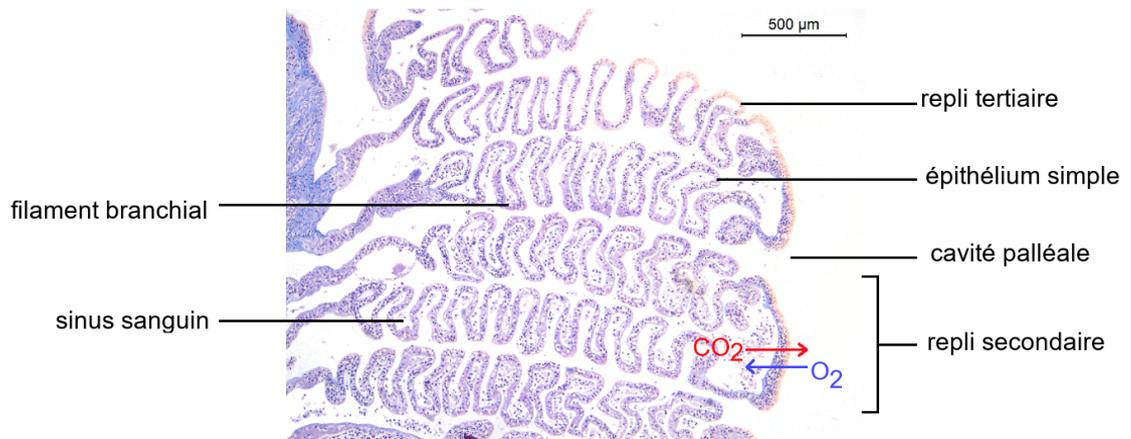
Les filaments branchiaux sont délimités par un épithélium simple, cubique ou prismatique selon les régions. Leur cœur est occupé par une lacune dans laquelle circule l'hémolymphe. Le dioxygène dissous dans l'eau diffuse vers la lacune hémolympatique, à travers l'épithélium. Inversement, le dioxyde de carbone dissous dans l'hémolymphe diffuse vers le milieu extérieur. Cette structure au niveau de laquelle ont lieu les échanges de gaz respiratoires est appelée échangeur. Les échanges sont réalisés par diffusion simple, selon les gradients de pressions partielles, sans intervention de transporteurs ou consommation d'énergie.

Figure 4. Anatomie du Calmar en vue ventrale



De même que la Moule, le Calmar est un Eumollusque aquatique. Il appartient au sous-groupe des Céphalopodes. Son appareil respiratoire est représenté par une paire de branchies situées dans la cavité palléale délimitée par le manteau. Leur forme rappelle celle des plumes, elles sont constituées d'un axe portant des lamelles et présentant à sa base un cœur accessoire. L'eau entre dans la cavité palléale par son ouverture libre et en sort par l'entonnoir.

Figure 5. Branchie de Seiche en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les branchies sont bordées par un épithélium simple non cilié délimitant un espace appelé sinus sanguin. Il forme des replis de trois ordres, primaire, secondaire et tertiaire. Le dioxygène de l'eau environnante diffuse vers le sinus sanguin et le dioxyde de carbone diffuse en sens inverse. L'échangeur correspond à l'épithélium simple, de faible épaisseur et dont la surface est importante en raison des replis qu'il forme.

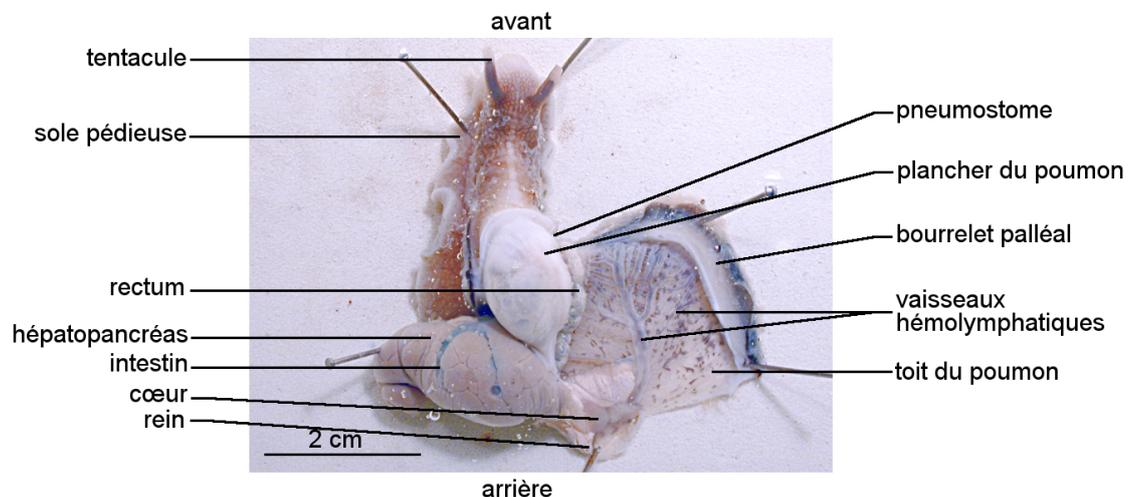
Chez les Eumollusques les branchies, également appelées cténidies, sont les organes spécialisés dans la réalisation des échanges gazeux respiratoires en milieu aquatique. Elles assurent l'apport de dioxygène et le rejet de dioxyde de carbone. Elles présentent cependant une relative diversité, certaines étant filamenteuses et ciliées, d'autres étant hérissées de replis et dépourvues de cils. De manière générale, l'échangeur des gaz respiratoires possède une vaste surface et une épaisseur réduite. Les branchies résultent d'une évagination du tégument et sont soutenues par la poussée d'Archimède développée par le milieu.

Qu'en est-il des échanges gazeux respiratoires en milieu aérien ?

Les échanges gazeux respiratoires des Eumollusques avec l'air

La majorité des Eumollusques vivant en milieu aérien appartient au sous-groupe des Gastéropodes.

Figure 6. Anatomie de l'Escargot en vue dorsale



L'organe respiratoire des Gastéropodes vivant en milieu aérien comme l'Escargot est le plus souvent un poumon. Il est formé par invagination du manteau et est ouvert sur l'extérieur par un orifice situé sur le côté droit de l'animal, appelé pneumostome. L'entrée et la sortie de l'air du poumon sont effectuées par le pneumostome. La paroi dorsale du poumon porte des reliefs au contact de la cavité pulmonaire. Ils correspondent à des vaisseaux hémolymphatiques.

Figure 7. Poumon d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

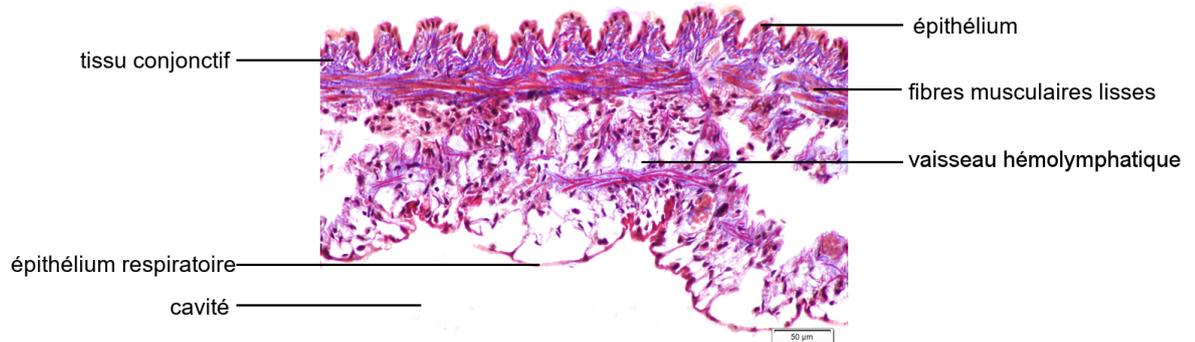
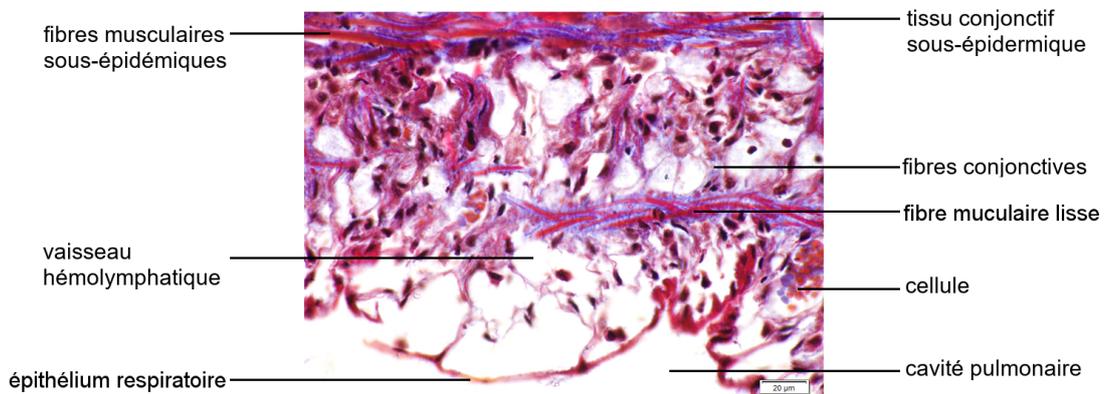


Figure 8. Poumon d'un escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La paroi dorsale du poumon est délimitée par un épithélium simple et pavimenteux. Il repose sur du tissu conjonctif fibreux lâche dans lequel courent quelques fibres musculaires lisses ainsi que les vaisseaux hémolymphatiques. Le dioxygène présent dans l'air de la cavité pulmonaire diffuse vers l'hémolymphe, traversant l'épithélium, le tissu conjonctif fibreux et la paroi des vaisseaux, l'ensemble constituant l'échangeur. Le dioxyde de carbone contenu dans l'hémolymphe diffuse en sens inverse et gagne l'air de la cavité pulmonaire. L'échangeur est caractérisé par une faible épaisseur, de l'ordre de 5 µm, et une surface relativement élevée en raison des replis de la surface pulmonaire.

À l'instar des branchies en milieu aquatique, le poumon est l'organe respiratoire généralement rencontré chez les Gastéropodes vivant en milieu aérien. Il permet la réalisation des échanges gazeux respiratoires et est adapté aux caractéristiques du milieu, notamment à la richesse en dioxygène et la pauvreté en eau.

Finalement, que les échanges gazeux respiratoires soient réalisés avec un milieu aquatique ou un milieu aérien, ils impliquent le même mécanisme, la diffusion simple.

La diffusion simple est régie par la loi de Fick exprimée comme suit :

$$J_x = K_x \times \Delta P_x \times S / E$$

avec

- J_x , flux de diffusion du gaz en mol.s^{-1} ;
- K_x , constante de diffusion du gaz en $\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-1}.\text{Pa}^{-1}$;
- ΔP_x , différence de pression partielle entre milieu extérieur et milieu intérieur en Pa ;
- S , aire de la surface d'échanges en m^2 ;
- E , épaisseur de la surface d'échanges en m.

Les gaz se déplacent du milieu où la pression partielle est la plus forte vers le milieu où elle est la plus faible.

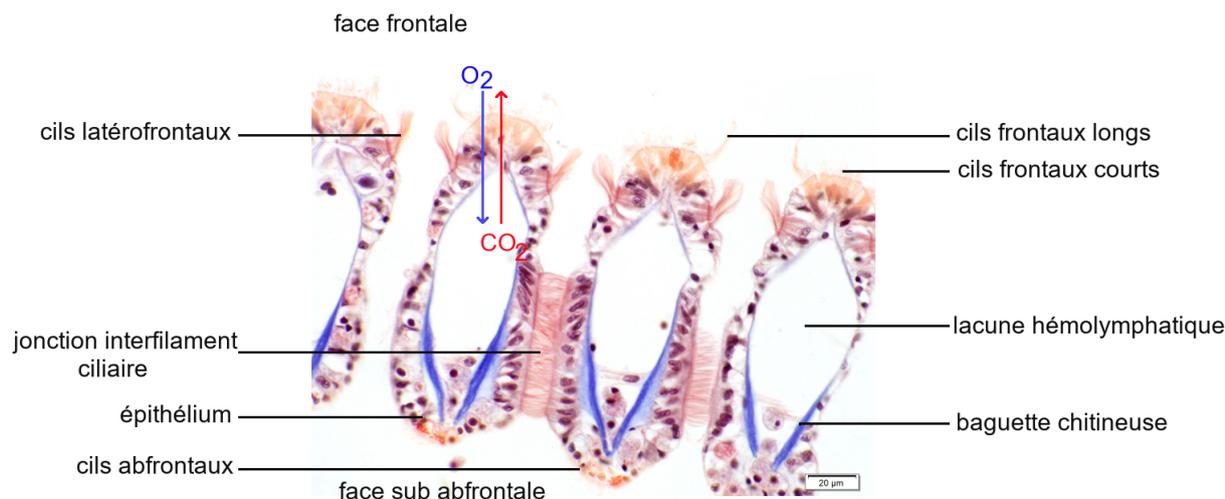
Si un échangeur de vaste surface et de faible épaisseur est favorable à la diffusion des gaz respiratoires, d'autres paramètres l'influencent.

Comment les échanges gazeux respiratoires sont-ils optimisés chez les Eumollusques ?

Les échanges gazeux respiratoires des Eumollusques, optimisés par les convections des milieux extérieur et intérieur

La convection du milieu extérieur et le maintien des gradients de pressions partielles

Figure 9. Filaments branchiaux de Moule en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



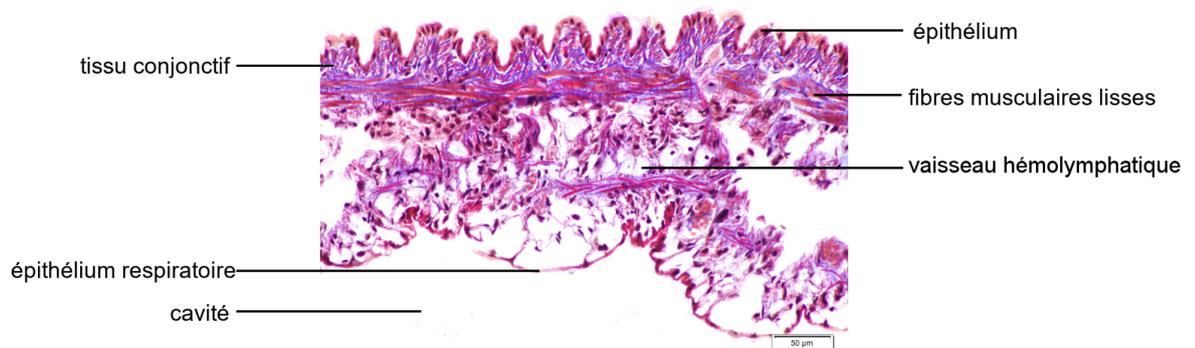
Les branchies de la Moule sont formées de filaments délimités par des cellules épithéliales portant de nombreux cils. Leurs battements sont à l'origine du courant d'eau traversant la cavité palléale de la face ventrale vers la région dorsale. L'eau de la cavité palléale baignant les branchies est ainsi renouvelée en circulant à travers les lames branchiales. Les échanges des gaz respiratoires consistent

en un prélèvement de dioxygène et un rejet de dioxyde de carbone. Localement, le milieu extérieur est appauvri en dioxygène et enrichi en dioxyde de carbone, ce qui conduit à l'annulation des gradients de pressions partielles qui sont les moteurs des échanges. Le renouvellement de l'eau de la cavité palléale permet de renouveler le dioxygène et d'évacuer le dioxyde de carbone au contact de l'échangeur. La convection du milieu extérieur ainsi décrite porte le nom de ventilation.

Chez le Calmar, l'eau de la cavité palléale baignant les branchies est de même renouvelée. Elle pénètre dans la cavité palléale par son ouverture et en est expulsée par l'entonnoir. Sa mise en mouvement est assurée par la contraction et le relâchement musculature associée au manteau.

Chez les Eumollusques aquatiques, le circuit de l'eau dans la cavité palléale est réalisé dans un seul sens. La ventilation est qualifiée d'unidirectionnelle. L'eau étant un fluide dense et visqueux, la ventilation unidirectionnelle permet de réduire la dépense énergétique liée à la mise en mouvement du milieu extérieur.

Figure 10. Poumon d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Dans le cas des Gastéropodes aériens, l'air entre dans la cavité pulmonaire et en sort par un même orifice, le pneumostome. Il est mis en mouvement par les contractions et relâchements des fibres musculaires de la paroi pulmonaire. L'air circule dans la cavité pulmonaire dans les deux sens et la ventilation est bidirectionnelle. L'air étant un fluide de faible densité et de faible viscosité, son déplacement est peu coûteux en énergie. La ventilation bidirectionnelle du poumon des Gastéropodes aériens ne permet toutefois qu'un renouvellement partiel de l'air de la cavité pulmonaire, qui est compensé par la richesse de l'air en dioxygène. Elle contribue également à la réduction des pertes d'eau par évaporation au niveau de l'échangeur des gaz respiratoires, en association avec le contrôle de l'ouverture et la fermeture du pneumostome.

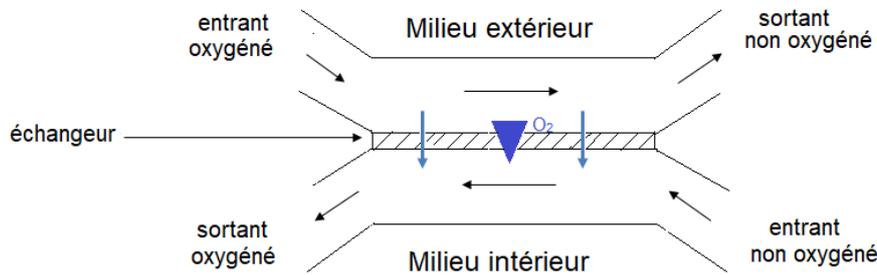
Les Eumollusques renouvellent le milieu extérieur présent au contact de l'échangeur respiratoire grâce à la ventilation. Elle permet le maintien des gradients de pressions partielles des gaz respiratoires entre les milieux extérieur et intérieur, qui constituent le moteur de la diffusion.

La convection du milieu intérieur et le maintien des gradients de pressions partielles

Les échanges de gaz respiratoires sont réalisés entre le milieu extérieur, eau ou air, et le milieu intérieur généralement représenté par de l'hémolymphe chez les Eumollusques. Au niveau de l'échangeur, l'hémolymphe s'enrichit en dioxygène et s'appauvrit en dioxyde de carbone. Les pressions partielles des deux gaz tendent localement à s'égaliser et les gradients à s'annuler.

Cependant, l'hémolymphe circule au niveau de l'échangeur, évacuant le dioxygène prélevé et renouvelant le dioxyde de carbone éliminé. Il s'agit d'une convection du milieu intérieur, qui de même que la convection du milieu extérieur, contribue au maintien des gradients de pressions partielles au niveau de l'échangeur.

Figure 11. Convections à contre-courant des milieux extérieur et intérieur de part et d'autre de l'échangeur des gaz respiratoires



Chez les Lamellibranches, les convections du milieu extérieur et du milieu intérieur de part et d'autre de l'échangeur sont réalisées en sens inverses. Il s'agit d'un système dit à contre-courant. Le dioxygène est pris en charge par des transporteurs présents dans le liquide circulant au niveau de l'échangeur respiratoire. L'association du dioxygène avec les transporteurs et la circulation de l'hémolymphe provoquent une diminution locale de la pression partielle du gaz du milieu intérieur. Le gradient de pression partielle du dioxygène conserve ainsi une valeur constante sur la longueur de l'échangeur, augmentant l'efficacité d'extraction du dioxygène du milieu extérieur qui peut atteindre 70 à 90%.

Les modalités de renouvellement du milieu extérieur sont adaptées aux contraintes liées à ses caractéristiques physiques. La convection mise en œuvre permet de maintenir une pression partielle de dioxygène relativement élevée du côté externe de l'échangeur et une pression partielle de dioxyde de carbone relativement faible. Inversement, la circulation de l'hémolymphe permet de maintenir une pression partielle de dioxygène relativement faible du côté interne de l'échangeur et une pression partielle de dioxyde de carbone relativement élevée. Les gradients trans-échangeur qui en résultent sont à l'origine d'une diffusion permanente de ces deux gaz.

Conclusion

Chez les Eumollusques, les échanges gazeux respiratoires sont réalisés au niveau d'un échangeur par diffusion simple.

L'organe respiratoire diffère selon les milieux de vie mais possède de manière générale une importante surface et une épaisseur réduite favorables à la diffusion.

Les convections des milieux extérieur et intérieur, respectivement ventilation et circulation, favorisent également la diffusion. Elles présentent des variations liées aux contraintes physiques exercées par le milieu.

Une fois le dioxygène pris en charge par le liquide circulant, il est distribué à toutes les cellules de l'organisme. Comment ce processus est-il réalisé ?

Bibliographie et sitographie

Livres

Bernad Augère, Jean-François Beaux, François Cariou, Pascale Carrière, Cécile Van der Rest, Jean-Michel Dupin, Caroline Hermann-Escuyer, Jean-François Fogelgesang, Stéphane Maury, Eric Queinnec, Elena

Salgueiro, Thierry Darribère, Didier Grandperrin, Christiane Perrier, et Pierre Peycru. *Biologie tout-en-un : BCPST 2ème année*. 3ème édition. Dunod. 2014. 672 p.. *J'intègre*. [978-2100711451]

Neil A. Campbell, Jane B. Reece, Lisa A. Urry, Michael L. Cain, Steven A. Wasserman, Peter V. Minorsky, et Robert B. Jackson. *Biologie*. 9ème édition. Renouveau pédagogique-Pearson. 2011. 1458 p.. [978-2-7613-5065-5]

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale, tome 2, les grandes fonctions*. 2ème édition. Dunod. 2008. 215 p.. *Science Sup*. [978-2100712335]

Yves Turquier. *L'organisme dans son milieu, tome 1, les fonctions de nutrition*. Doin. 1994. 334 p.. [2-704006954]

Yves Turquier. *L'organisme dans son milieu, tome 2, l'organisme en équilibre avec son milieu*. Doin. 1989. 315 p.. [2-704006202]

Sites internet

François Dart. *Chapitre 3 : échanges gazeux*. In *François Dart Ce plat pays : La Flandre Maritime [en ligne]*. François Dart. [date de consultation : 14 mars 2018]. Disponible sur : <http://coproweb.free.fr/pagphy/physioan/ch3s3.htm#3.2> .

Tanguy Jean. *La fonction respiratoire chez les Métazoaires*. In *Le site de Tanguy Jean [en ligne]*. Tanguy Jean. 2014 [date de consultation : 14 mars 2018]. Disponible sur : <http://tanguyjean.businesscatalyst.com/assets/capes-respiration-t-jean.pdf> .

Serge Jodra. *Les Gastéropodes*. In *Imago Mundi, l'encyclopédie gratuite en ligne [en ligne]*. Serge Jodra. 2008 [date de consultation : 14 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.cosmovisions.com/gasteropodes.htm> [<http://www.cosmovisions.com/gasteropodes.htm>] .

Luc Van Bellingen. *Les Mollusques*. In *Le site du Fossiliraptor ransartensis [en ligne]*. Luc Van Bellingen. [date de consultation : 14 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.fossiliraptor.be/mollusques.htm> .

Mollusca. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimédia. [date de consultation : 14 mars 2018]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Mollusca> .

La diversité de la prise alimentaire des Eumollusques

Célia Cébélieu <celia.cebelieu@etu.univ-st-etienne.fr>
Clara Chambat <clara.chambat@etu.univ-st-etienne.fr>
Laëticia Chanut <laeticia.chanut@etu.univ-st-etienne.fr>
Agathe Chomarat
<agathe.chomarat@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Eumollusques, ou Mollusques vrais, sont caractérisés par un corps mou formé d'une tête antérieure, d'une masse viscérale dorsale et d'un pied généralement ventral. Leur tégument forme un repli appelé manteau, qui délimite une cavité palléale et sécrète une coquille. La tête porte la bouche associée à une structure spécifique, la radula. Ce groupe comprend notamment les Gastéropodes comme les Escargots, les Céphalopodes comme le Calmar et les Lamellibranches (ou Bivalves) comme la Moule. Il est inclus dans le groupe des Protostomiens, animaux dont la bouche dérive du premier orifice du tube digestif embryonnaire.

Le sous-groupe des Gastéropodes est le plus important en termes d'espèces. Les Gastéropodes ont une masse viscérale très développée dorsalement et enroulée en spirale. La coquille est de même spirale. Le pied forme une sole de reptation.

Les Céphalopodes possèdent des tentacules, correspondant au pied modifié, portés par la tête. La coquille est réduite et internalisée suite au développement d'un repli du tégument. Certains individus de ce groupe peuvent atteindre des dimensions très importantes.

Les Lamellibranches sont caractérisés par la possession d'une coquille formée de deux valves, droite et gauche, les entourant totalement. Le manteau abrite une cavité palléale dans laquelle des branchies en lames sont présentes. Généralement, ils ne possèdent pas de tête.

Les Eumollusques sont des organismes hétérotrophes pour le carbone, obtenant le carbone nécessaire à leur métabolisme à partir de matière organique. De même, ils sont chimiotrophes, extrayant l'énergie dont ils ont besoin de liaisons chimiques. Ils prélèvent dans le milieu les molécules organiques et les substances minérales qui leur sont indispensables et constituent leurs sources de matière et d'énergie. La fonction d'alimentation permet de satisfaire leurs besoins nutritionnels. Elle débute par la prise alimentaire, prélèvement dans le milieu et ingestion des aliments .

Quelles sont les modalités de la prise alimentaire chez les Eumollusques ?

Comment est-elle réalisée ?

L'ingestion d'aliments de grandes dimensions et peu mobiles, une forme de macrophagie

Un prélèvement avec réduction des dimensions des aliments par abrasion et déchiquetage

Figure 1. La prise alimentaire chez l'Escargot



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/11_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/11_video_01.webm]

L'Escargot se nourrit de feuilles de plantes, de salade ou d'ortie par exemple. La prise alimentaire débute avec la saisie de la nourriture par les lèvres associées à la bouche. Les aliments sont alors sectionnés en fragments qui sont ingérés.

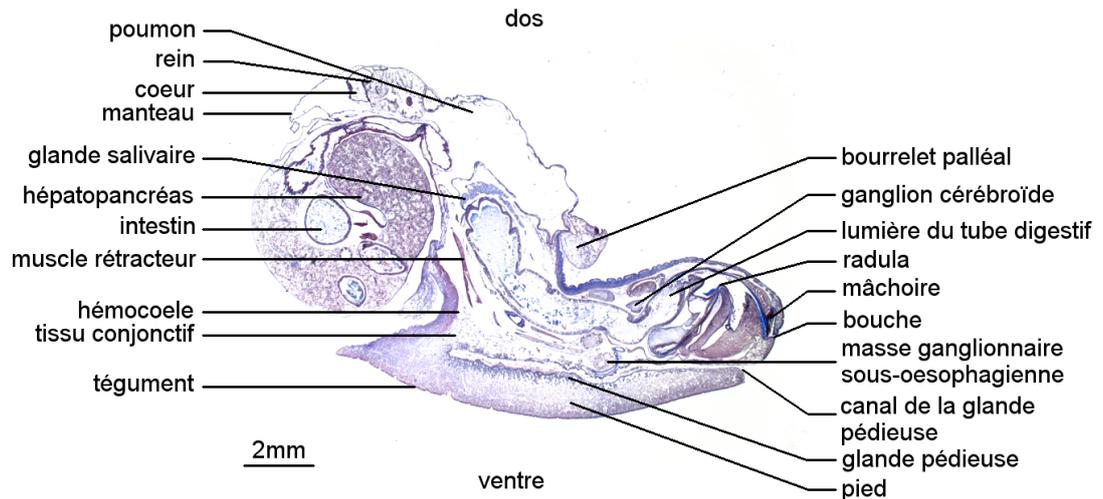
L'Escargot se nourrit de particules de taille plus importante que celle de sa bouche, qu'il fragmente. Il pratique la macrophagie, modalité de prise alimentaire dans laquelle la dimension des particules ingérées est importante au regard de la taille de l'animal les ingérant.

Quelles sont les structures anatomiques impliquées dans ce type de prise alimentaire ?

La radula, dispositif anatomique d'abrasion des aliments

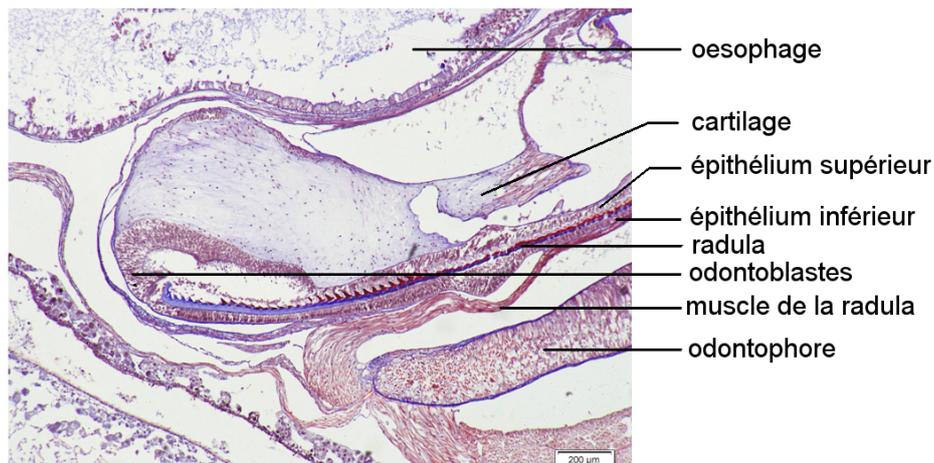
Un ruban localisé dans la cavité buccale et portant des dents...

Figure 2. Anatomie de l'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'Escargot possède un bulbe buccal associé à la bouche, situé postérieurement. Outre une mâchoire dorsale, il comporte en position ventrale un long ruban recouvert de dents correspondant à la radula.

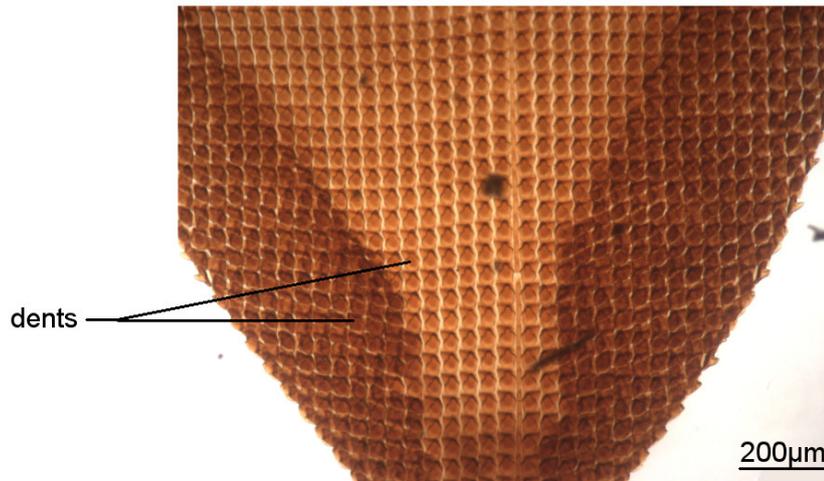
Figure 3. Bulbe buccal d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La radula est formée dans une gaine radulaire constituée d'un épithélium supérieur et d'un épithélium inférieur et prolongeant l'épithélium buccal. Des cellules épithéliales appelées odontoblastes sont responsables de sa production.

La radula repose sur un support, l'odontophore, associé à un tissu de soutien appelé cartilage. Mis en mouvement par des muscles protracteurs et rétracteurs, il permet de positionner la radula au contact des aliments et de la déplacer.

Figure 4. Radula d'Escargot en montage *in toto* (Collection de l'ENS de Lyon)



La radula est un ruban portant des dents en forme de U, orientées vers l'arrière et de nature chitineuse. La chitine est un polysaccharide azoté dont la formule est $C_8H_{13}NO_5$. Elle est synthétisée par la chitine synthétase des odontoblastes à partir du glucose. Les dents peuvent subir un tannage et une minéralisation qui permettent de les durcir.

Les dents sont disposées sur plusieurs rangées, constituées d'une dent médiane, centrale, de dents latérales sur les côtés et de dents marginales sur les bords externes. L'Escargot est caractérisé par une radula longue munie de dents nombreuses.

... animé de mouvements de va-et-vient et râpant les aliments

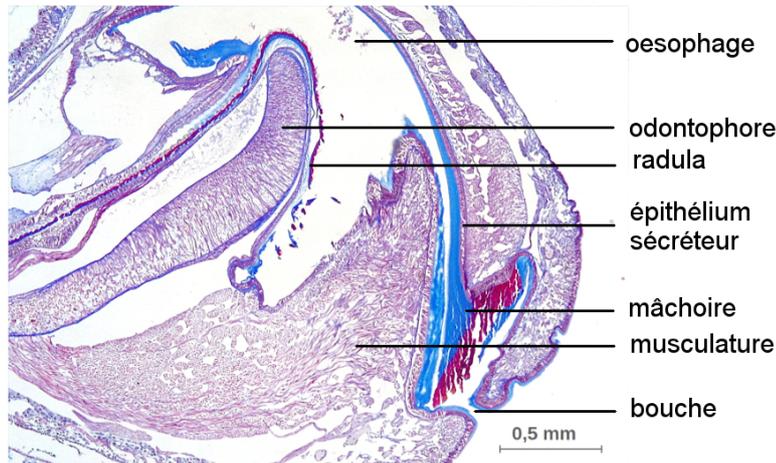
Au contact de la nourriture, la radula est animée de mouvements de va-et-vient, dans le sens antéro-postérieur. Elle râpe les aliments et est responsable de leur réduction en particules alimentaires de faibles dimensions. Détachées des aliments, les particules sont accumulées dans le creux des dents. La salive, produite par des glandes situées le long du tube digestif et déversée dans la cavité buccale par un canal, les lubrifie. Le bol alimentaire est ainsi formé puis transféré à l'œsophage.

Les dents portées par la radula sont abîmées par leur action abrasive sur les aliments. Elles sont renouvelées par les odontoblastes. Les nouvelles dents produites au niveau de la région postérieure de la radula poussent les dents antérieures vers l'extérieur. Il y a un renouvellement constant qui s'apparente à un mouvement de tapis roulant.

Animée de mouvements de va-et-vient, la radula râpe la nourriture au moment de l'ingestion et permet ainsi la macrophagie.

La mâchoire, dispositif anatomique de déchiquetage

Figure 5. Mâchoire d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La radula est généralement accompagnée d'une (ou deux) mâchoire(s), située(s) en position dorsale et antérieure, formée(s) de dents chitineuses. Mise en mouvement par le tissu musculaire lisse associé, elle sectionne les aliments, la radula réalisant leur abrasion.

Un mode de prélèvement similaire pour des régimes alimentaires divers

De nombreux Eumollusques possèdent un bulbe buccal comportant des mâchoires et une radula, alors que leurs régimes alimentaires diffèrent.

Ainsi les Natices et les Murex sont des Gastéropodes carnivores se nourrissant d'autres Eumollusques, Lamellibranches et Gastéropodes. Leurs proies possèdent une coquille. À l'aide d'un organe sécréteur dit de perforation responsable d'une dissolution partielle et de la radula abrasive, ils en réalisent le percement. Ils accèdent alors aux tissus de leurs proies. La radula en détache de petites particules qui peuvent être ingérées.

Les radulas présentent des variations liées aux régimes alimentaires notamment chez les Gastéropodes. Le nombre de dents et leur forme sont en particulier concernés. De manière générale, les Gastéropodes herbivores possèdent une radula longue portant de nombreuses dents alors que les Gastéropodes carnivores présentent une radula portant peu de dents mais acérées. Certaines radulas sont piqueuses, voire venimeuses, la dent médiane étant parfois associée à une glande à venin neurotoxique, elles sont qualifiées de toxoglosses.

Les Eumollusques carnivores se nourrissant de chair présentent par ailleurs des adaptations physiques, chimiques et anatomiques leur permettant de détecter et capturer leurs proies.

Les Eumollusques détritivores se nourrissant de débris animaux ou végétaux possèdent également des dispositifs de détection.

Les Eumollusques herbivores se nourrissent de plantes et à l'instar de l'Escargot, ils ne développent pas de mécanismes de prédation particuliers.

Dans le cas d'aliments peu mobiles, radula et mâchoire sont les principaux dispositifs anatomiques impliqués dans la prise alimentaire macrophage.

Qu'en est-il lorsque les proies sont volumineuses et mobiles ?

L'ingestion d'aliments de grandes dimensions et mobiles, une forme de macrophagie

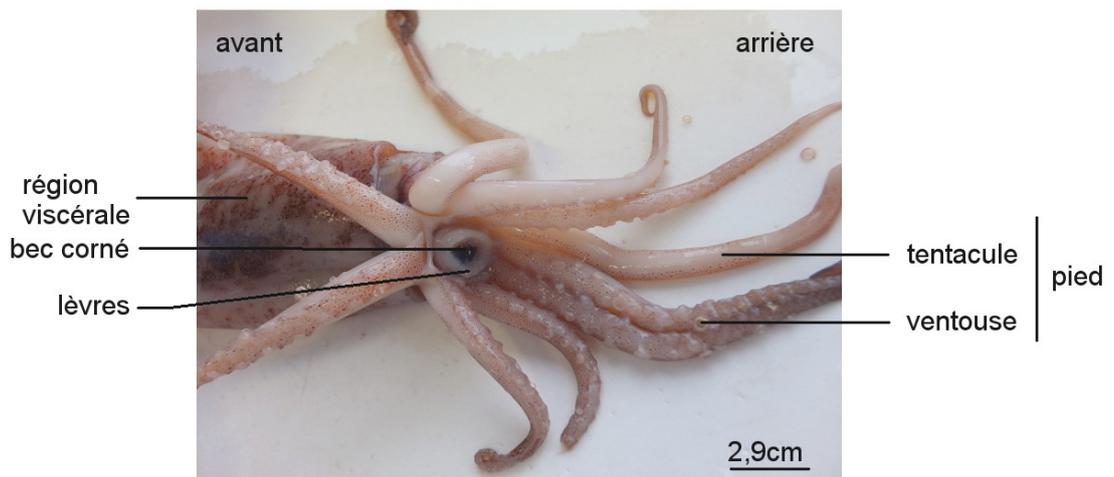
Un prélèvement avec réduction des dimensions des aliments par déchiquetage

Le Calmar est un Céphalopode marin carnivore et prédateur. Comme la plupart des Céphalopodes, il chasse de petits Téléostéens et Crustacés. Quelques espèces cependant ne se nourrissent ni de Téléostéens, ni d'Eumollusques mais d'autres Céphalopodes de petite taille.

Quelles sont les structures anatomiques permettant de réaliser la capture et le traitement des ces aliments volumineux et mobiles ?

Les tentacules, dispositifs de capture des proies

Figure 6. Tête de Calmar en vue ventrale

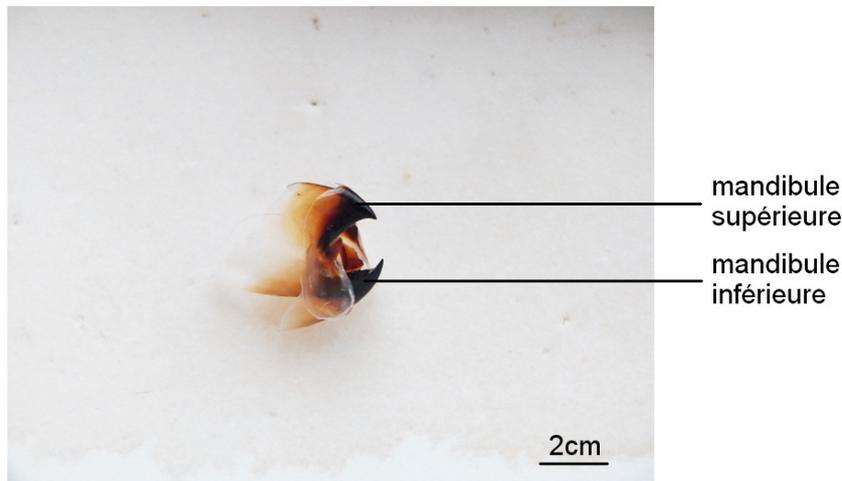


Les Calmars possèdent dix tentacules. Portant des ventouses, ils permettent la saisie des proies et empêchent qu'elles ne s'échappent. Chez certaines espèces comme *Mastigoteuthis magna*, les tentacules portent des crochets.

Selon les sous-groupes de Céphalopodes, le nombre de tentacules varie. Il est de huit chez les Poulpes, dix chez la Seiche et jusqu'à quatre-vingt-quatorze chez les Nautilés.

Le bec corné, dispositif de déchiquetage des proies

Figure 7. Bec corné de Calmar en vue latérale



Le Calmar possède un bulbe buccal muni d'un puissant bec corné, aussi appelé rostre, situé au niveau de l'ouverture buccale et entouré des lèvres. Il comporte également une radula, beaucoup plus simple que celle décrite chez les Gastéropodes.

Le bec corné est constitué de deux mandibules, la mandibule supérieure chevauchant la mandibule inférieure lorsqu'il est fermé.

Il est composé essentiellement de chitine, d'eau et d'histidine. Ses bords tranchants contiennent également du carbonate de calcium, qui lui confère sa rigidité.

Une paire de glandes salivaires est logée en arrière du bec corné. Elles produisent une salive déversée dans la cavité buccale et imprégnant les aliments ingérés.

Un mode de prélèvement impliquant de multiples structures corporelles

La plupart des Céphalopodes sont des chasseurs nomades, les Pieuvres ayant tendance à être plutôt sédentaires. Ils chassent de petits animaux, souvent de nuit.

Les Pieuvres effectuent des sauts de prospection, puis se propulsent à grande vitesse sur plusieurs mètres. Elles ont ainsi l'avantage de surprendre leurs proies.

Les Seiches et les Calmars projettent leurs tentacules et capturent ainsi leurs proies sans jamais les lâcher jusqu'à la fin de leur repas.

Outre les organes sensoriels et le système nerveux, la musculature corporelle associée à la cavité palléale ou aux tentacules est largement impliquée dans la prise alimentaire des carnivores prédateurs.

Par ailleurs, chez les Poulpes, les glandes salivaires sécrètent un venin paralysant.

Certains Eumollusques pratiquent donc la macrophagie, qui est exprimée diversement selon les régimes alimentaires notamment.

Existe-t-il d'autres modalités de prise alimentaire chez les Eumollusques ?

Quels sont les structures et mécanismes impliqués ?

L'ingestion de particules de petites dimensions et en suspension, une forme de microphagie

Une circulation d'eau dans la cavité palléale

Figure 8. Coques en vue externe



La Coque est un Eumollusque Lamellibranche aquatique. Elle possède deux siphons, ventral et dorsal, par lesquels l'eau du milieu environnant entre et sort de la coquille.

Le siphon ventral permet l'entrée de l'eau et est qualifié d'inhalant alors que le siphon dorsal assure sa sortie et est dit exhalant.

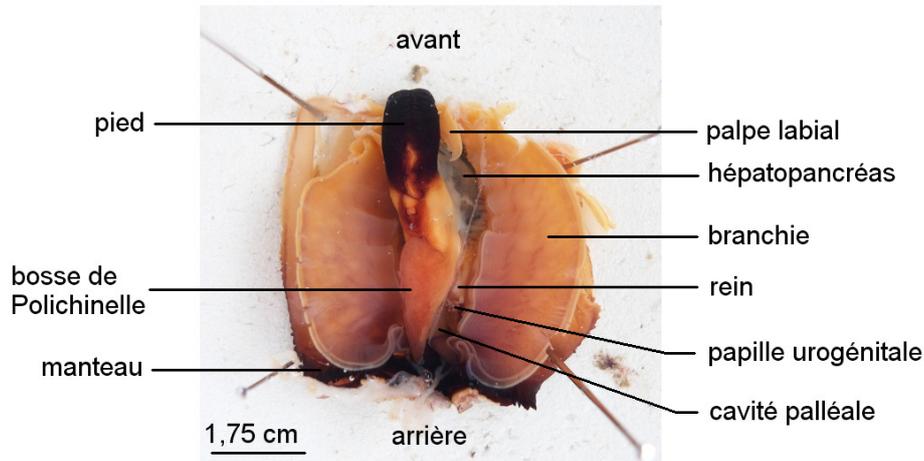
Les siphons sont des expansions du manteau et leur lumière communique avec la cavité palléale délimitée par le manteau.

De cette manière, une circulation d'eau est réalisée dans la cavité palléale, de la face ventrale vers la face dorsale. Elle permet le renouvellement des gaz respiratoires et favorise les échanges gazeux respiratoires branchiaux, mais elle apporte également des particules en suspension.

À la différence de la Coque, la Moule ne possède pas de siphon. Pour autant, sa cavité palléale est de même parcourue par un courant d'eau ventro-dorsal, l'eau y pénétrant par le large espace ventral séparant les deux lobes du manteau et en sortant par une étroite boutonnière dorsale.

Les branchies, dispositif de filtration de l'eau et de rétention des particules alimentaires

Figure 9. Anatomie de la Moule en vue ventrale



La Moule, et de manière générale les Lamellibranches, possèdent une paire de branchies situées dans la cavité palléale de chaque côté de la masse viscérale.

Elles sont formées de deux lames, constituées chacune d'un feuillet replié sur lui-même. Les feuillets sont quant à eux formés d'une juxtaposition de filaments solidarités par des jonctions ciliaires et tissulaires.

Figure 10. Lame branchiale de Moule en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les branchies sont traversées par l'eau circulant dans la cavité palléale, dans laquelle des particules sont en suspension.

En relation avec leur organisation, les branchies se comportent comme un filtre retenant ces particules, d'autant plus que leur surface est recouverte de mucus.

Les particules retenues constituent les aliments des Lamellibranches, qui se nourrissent donc de particules de faibles dimensions au regard de leur taille et sont qualifiés de microphages.

La prise de nourriture des Eumollusques lamellibranches est réalisée par filtration de l'eau environnante, en l'occurrence à travers un filtre branchial qui capte les particules alimentaires. Ce

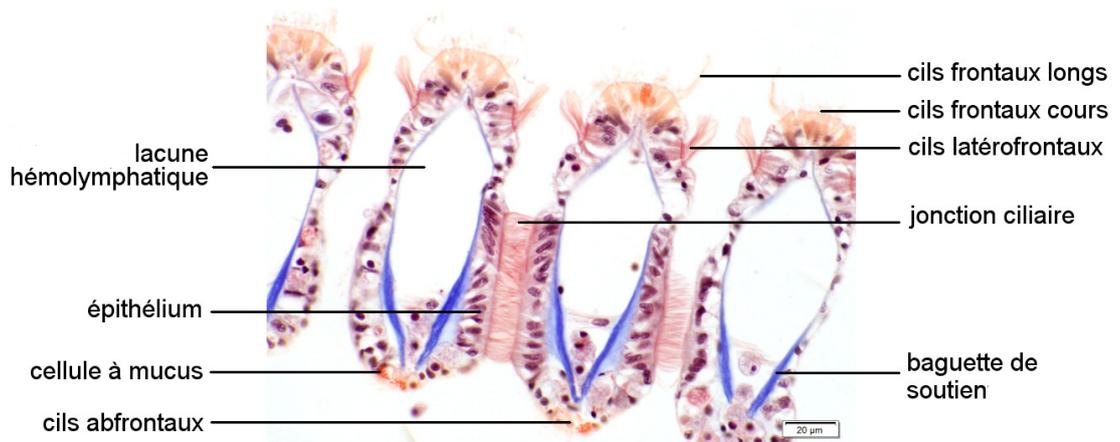
sont des animaux microphages filtreurs, ou suspensivores. En relation avec cette modalité de prise alimentaire, ils ne possèdent ni bulbe buccal ni radula.

Comment le courant d'eau alimentaire est-il généré ?

Comment les particules filtrées sont-elles triées et amenées à la bouche ?

La ciliature, un dispositif de mise en mouvement de l'eau et d'acheminement des particules alimentaires

Figure 11. Filaments branchiaux de Moule en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)

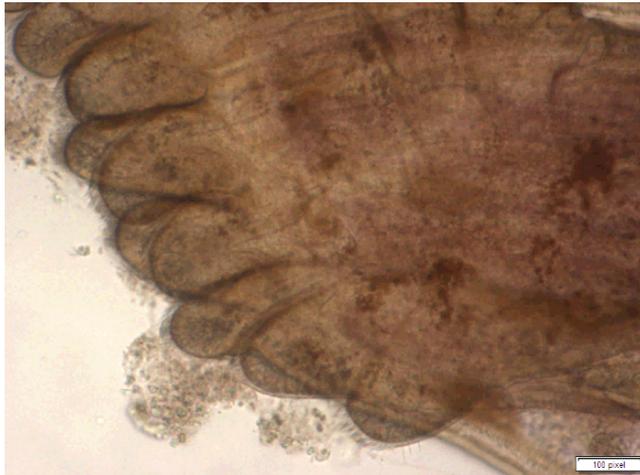


L'épithélium délimitant les filaments branchiaux est simple, prismatique ou cubique. Il comporte quelques cellules à mucus, responsables de la synthèse et de la libération du mucus tapissant les branchies, mais principalement des cellules portant de nombreux cils vibratiles.

Selon leurs localisations sont distingués :

- les cils frontaux, sur le bord externe des feuillets ;
- les cils latérofrontaux sur les côtés externes des filaments ;
- les cils abfrontaux du côté interne des feuillets.

Figure 12. Mouvement des cils vibratiles des filaments branchiaux de Moule



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/11_video_02.mp4] au format .webm [media/videos/11_video_02.webm]

Les battements des cils latéro-frontaux sont à l'origine de la circulation de l'eau dans la cavité palléale.

Les cils frontaux et abfrontaux captent les particules en suspension qui sont alors engluées dans le mucus. Leurs battements provoquent le déplacement des particules le long des filaments en direction du bord libre de la lame branchiale. Il correspond au pli des filaments, et est creusé d'un sillon nourricier cilié. Les particules les plus volumineuses sont rejetées et les particules les plus fines empruntent le sillon nourricier, qui les achemine jusqu'à la bouche grâce aux battements de ses cils. Elles sont alors ingérées.

Conclusion

Les Eumollusques présentent deux types majeurs de prises alimentaires : la macrophagie et la microphagie.

Chez les espèces macrophages, la radula réalise l'abrasion des aliments bien que son rôle est parfois limité comme chez les Céphalopodes. Elle peut être associée à une mâchoire ou un bec corné, qui permettent de dilacérer les aliments en arrachant des morceaux. À ces structures buccales s'ajoutent des dispositifs de préhension comme les tentacules portant des ventouses des Céphalopodes, impliqués dans la capture de proies mobiles.

Chez les espèces microphages, appartenant souvent au sous-groupe des Lamellibranches, la prise de nourriture est réalisée par filtration de l'eau et rétention des particules en suspension. Le filtre est représenté par les branchies et un courant d'eau est généré dans la cavité palléale par les cils vibratiles qu'elles portent.

La fonction d'alimentation comporte, outre la prise alimentaire, la digestion et l'absorption. La prise alimentaire est la première phase de l'alimentation mais la digestion est parfois concomitante. Ainsi, la salive a pour fonction de lubrifier les particules ce qui facilite l'ingestion, mais elle réalise également un début de dégradation des molécules alimentaires grâce aux enzymes qu'elle contient, processus relevant de la digestion. Le bol alimentaire est formé de particules imprégnées de salive.

De même que la prise alimentaire est diversifiée chez les Eumollusques, la digestion présente des modalités variées. Certaines espèces comme les Scaphanders possèdent un estomac muni de plaques calcaires permettant la digestion mécanique des proies vivantes, d'autres ont un stylet cristallin par exemple.

Bibliographie et sitographie

Travaux pratiques

Sandrine Heusser. *Les Métazoaires: grandes fonctions, les fonctions végétatives des animaux*. Faculté des sciences et techniques, Université Jean-Monnet de Saint-Étienne. Semestre 4 de l'année 2017-2018, Licence 2 sciences de la vie. 2018. 98 p.. *UE S4SV01 : Les Métazoaires : grandes fonctions*.

Livres

Richard C. Brusca et Gary J. Brusca. *Invertebrates*. 2ème édition. Sinauer Associates. 2003. 936 p.. [978-0-87893-097-5]

Michel Denise et sous la direction de. *Qui mange qui : la lutte pour la vie dans la monde animal*. Balland. 1985. 639 p.. [2-7158-0539-X]

Linder Gert. *Guide des coquillages marins*. 5ème édition. Delachaux et Niestlé. 2012. 319 p. *Les guides du naturalistes*. [978-2-603-01457-8]

Sites internet

André Franc. *Mollusques*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 13 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/mollusques/> .

Jacques Le Magnen et Jean-Louis Schlienger. *Alimentation (aliments) - Prise alimentaire*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 02 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis.fr/encyclopedie/alimentation-aliments-prise-alimentaire/> .

Kristen Wheeler et Daphne G. Fautin. *Cephalopoda*. In *Animal Diversity Web [en ligne]*. University of Michigan - Museum of zoology. 2001 [date de consultation : 23 février 2018]. Disponible sur : <http://animaldiversity.org/accounts/Cephalopoda/> .

Documents audiovisuels

David Attenborough, Andy Byatt, et Alastair Fothergill. *Au coeur des océans : la planète bleue*. BBC. 2004.

La prise alimentaire et les pièces buccales des Euarthropodes

Aurélia Barriol <aurelia.barriol@etu.univ-st-etienne.fr>
Lou Ferrapie <lou.ferrapie@etu.univ-st-etienne.fr>
Julien Loulier <julien.loulier@etu.univ-st-etienne.fr>
Solène Viallon <solene.viallon@etu.univ-st-etienne.fr>

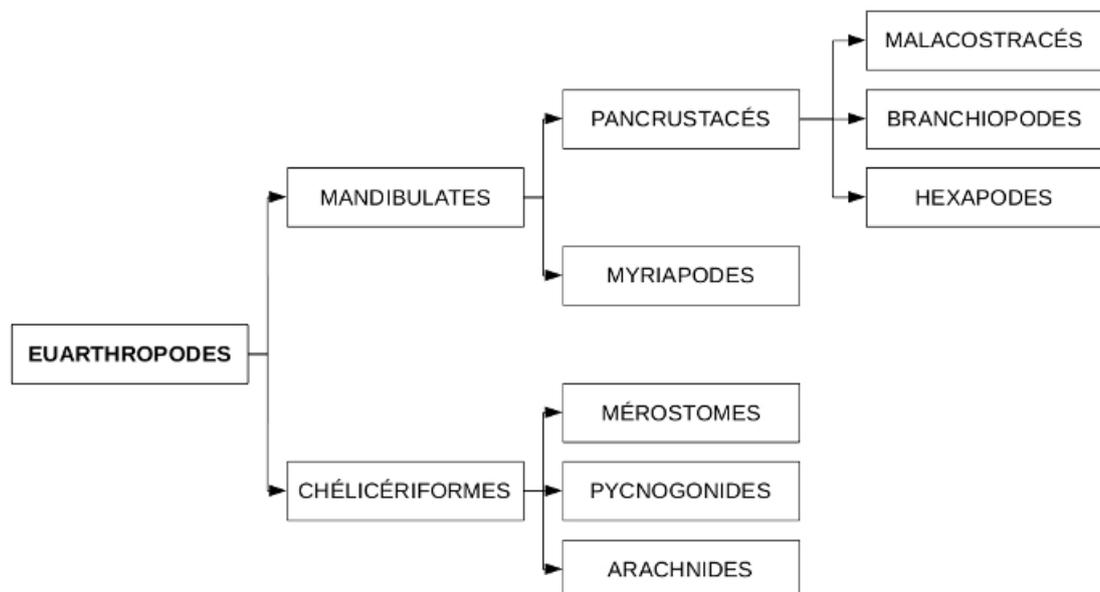
Introduction

Parmi les groupes animaux, celui des Euarthropodes est le plus nombreux et le plus diversifié. Le corps des Euarthropodes est de manière caractéristique enveloppé d'une cuticule, de nature chitineuse et constituée de pièces articulées. Il est formé de segments portant généralement une paire d'appendices articulés ventraux.

Les Euarthropodes sont des organismes hétérotrophes pour le carbone et chimiotrophes. Ils prélèvent de la matière organique dans leur milieu, source de matière notamment de carbone et d'énergie chimique. La plupart d'entre eux ingèrent des particules organiques de grande dimension par rapport à leur taille, ou d'importants volumes de liquide. Ils pratiquent la macrophagie.

La bouche, orifice d'ingestion de la nourriture, est portée par la région corporelle antérieure, en position ventrale. Elle est associée à des appendices impliqués dans la fonction d'alimentation et notamment la prise alimentaire, appelés pièces buccales.

Figure 1. Classification des Euarthropodes



Le groupe des Euarthropodes est constitué de deux sous-groupes : les Mandibulates et les Chélicériformes. Ils sont notamment distingués par la nature des appendices associés la bouche. Les Mandibulates possèdent trois paires d'appendices buccaux : les mandibules, les maxilles et les maxilles secondaires ou maxillules. Les Chélicérates présentent seulement deux paires d'appendices buccaux : les chélicères et les pédipalpes.

La prise alimentaire est la première phase de l'alimentation. Elle consiste en la saisie et l'ingestion de la nourriture.

Comment les pièces buccales participent-elles à la prise alimentaire chez les Euarthropodes ?

Existe-t-il une diversité des pièces buccales liée aux modalités de la prise alimentaire ?

Prélever et traiter des aliments solides

Certains Euarthropodes comme le Criquet se nourrissent de feuilles, et d'autres comme le Crabe vert de chair, vivante ou morte, ainsi que d'algues. Bien que de natures et d'origines différentes, ces aliments ont en commun une consistance solide.

Comment les pièces buccales contribuent-elles à leur prélèvement et leur traitement ?

Saisir, trancher et broyer des aliments par des pièces buccales uniramées de type broyeur

Le Criquet est un Hexapode du groupe des Insectes. Phytophage, il se nourrit principalement de feuilles de végétaux.

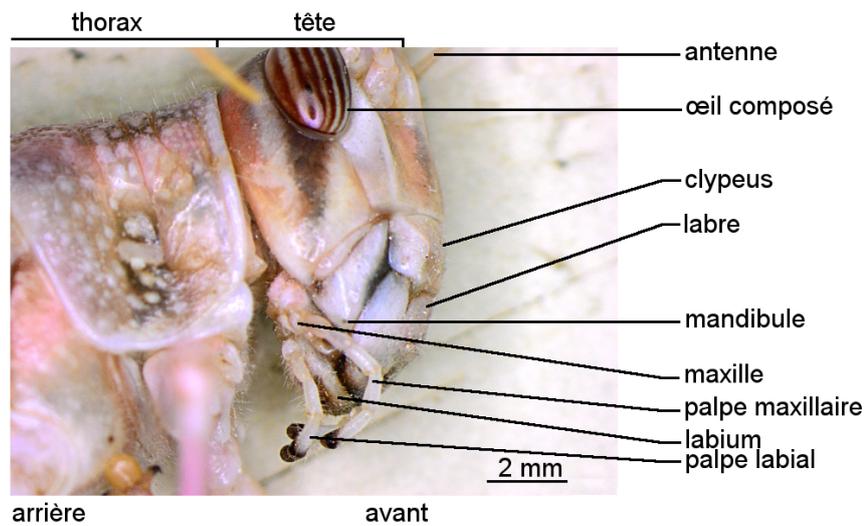
Figure 2. Prise alimentaire du Criquet



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/12_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/12_video_01.webm]

Le Criquet saisit sa nourriture, la feuille, grâce à ses pattes antérieures qui l'amènent à la bouche. Des récepteurs sensoriels tactiles et gustatifs portés par des palpes sensoriels permettent d'identifier les caractéristiques de la nourriture. Les aliments sont poussés dans la bouche par les pièces buccales antérieure et postérieure animées de mouvements antéro-postérieurs. Les pièces buccales intermédiaires les broient et les découpent, grâce à des mouvements latéraux, d'adduction et d'abduction.

Figure 3. Pièces buccales de type broyeur du Criquet en vue latérale

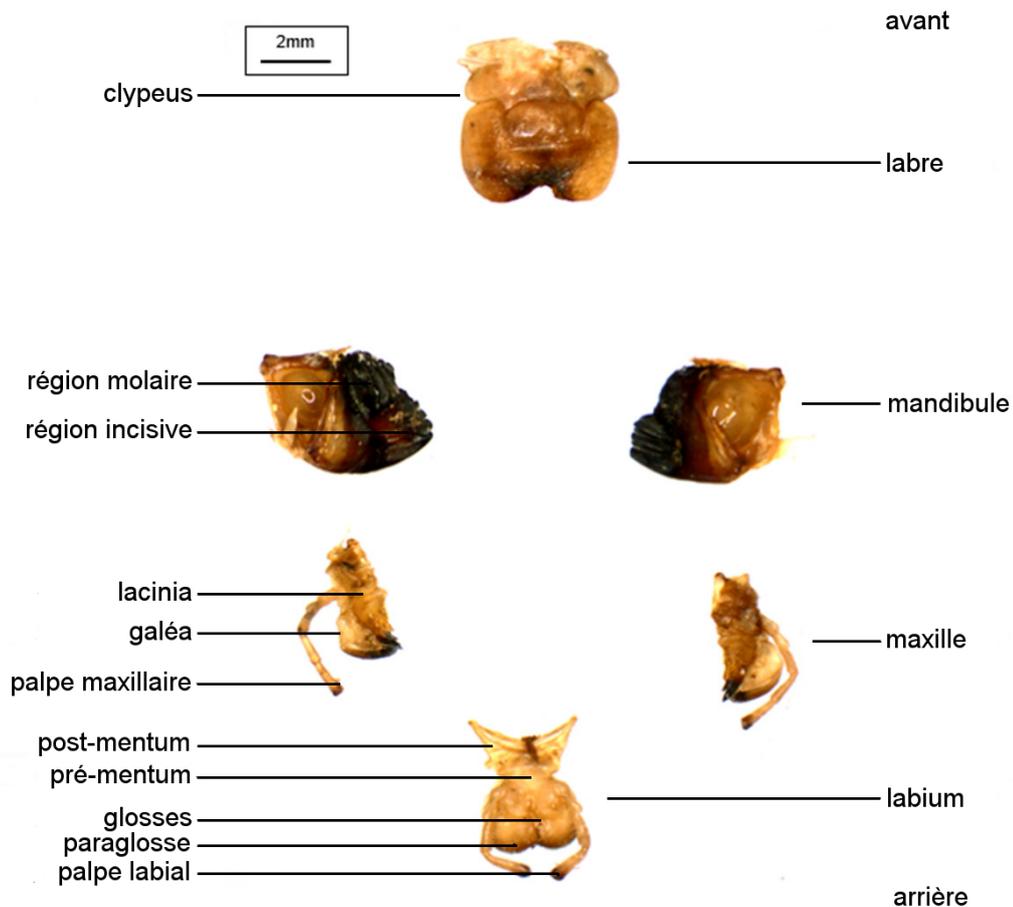


Le Criquet possède, en association avec la bouche, quatre types d'appendices uniramés qui sont de l'avant vers l'arrière :

- le labre impair ;
- les mandibules paires ;
- les maxilles paires ;
- le labium impair.

Ils sont composés de chitine et de protéines tannées qui leur confèrent la rigidité et la solidité leur permettant de saisir, trancher et broyer les aliments.

Figure 4. Pièces buccales de type broyeur du Criquet isolées en vues antérieures



Le labre, situé à l'avant de la bouche, saisit et dirige les aliments vers la cavité buccale en association avec le labium, localisé en arrière de la bouche. Ce dernier est issu de la fusion de deux maxillules et est formé de glosses et de paraglosses. Il porte deux palpes labiaux à rôle sensoriel.

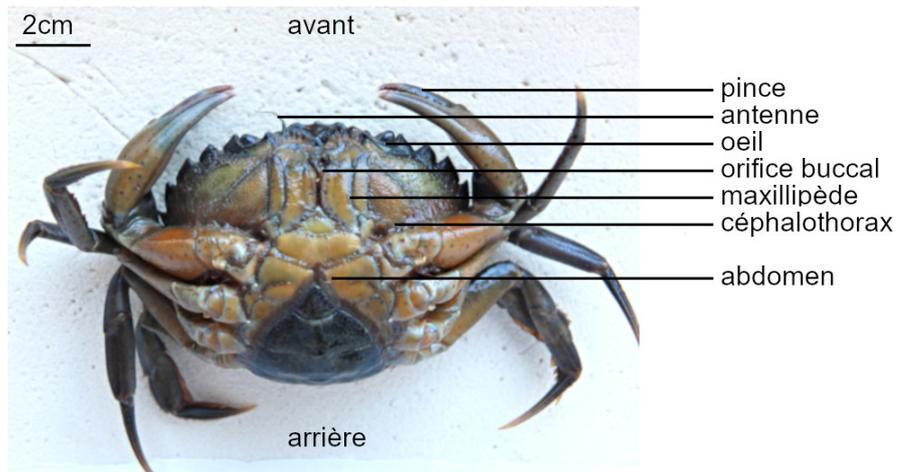
Les mandibules et maxilles situées sur les côtés de la bouche broient et découpent les aliments en morceaux. Les mandibules sont puissantes et comportent une région incisive coupante, et une région molaire broyeuse. Les maxilles sont constituées de deux pièces, appelées lacinia et galéa, à rôle masticateur. À l'instar du labium, elles portent en outre un palpe maxillaire sensoriel.

En relation avec le traitement de la nourriture qu'elles réalisent, les pièces buccales du Criquet sont dites de type broyeur.

Saisir, trancher et broyer des aliments solides par des pièces buccales biramées

Le Crabe vert appartient au groupe des Malacostracés. Il se nourrit de divers animaux comme des Annélides, des Eumollusques, des Cnidaires, d'autres Malacostracés, morts ou vivants mais également d'algues. Il s'agit d'un animal omnivore, nécrophage et prédateur.

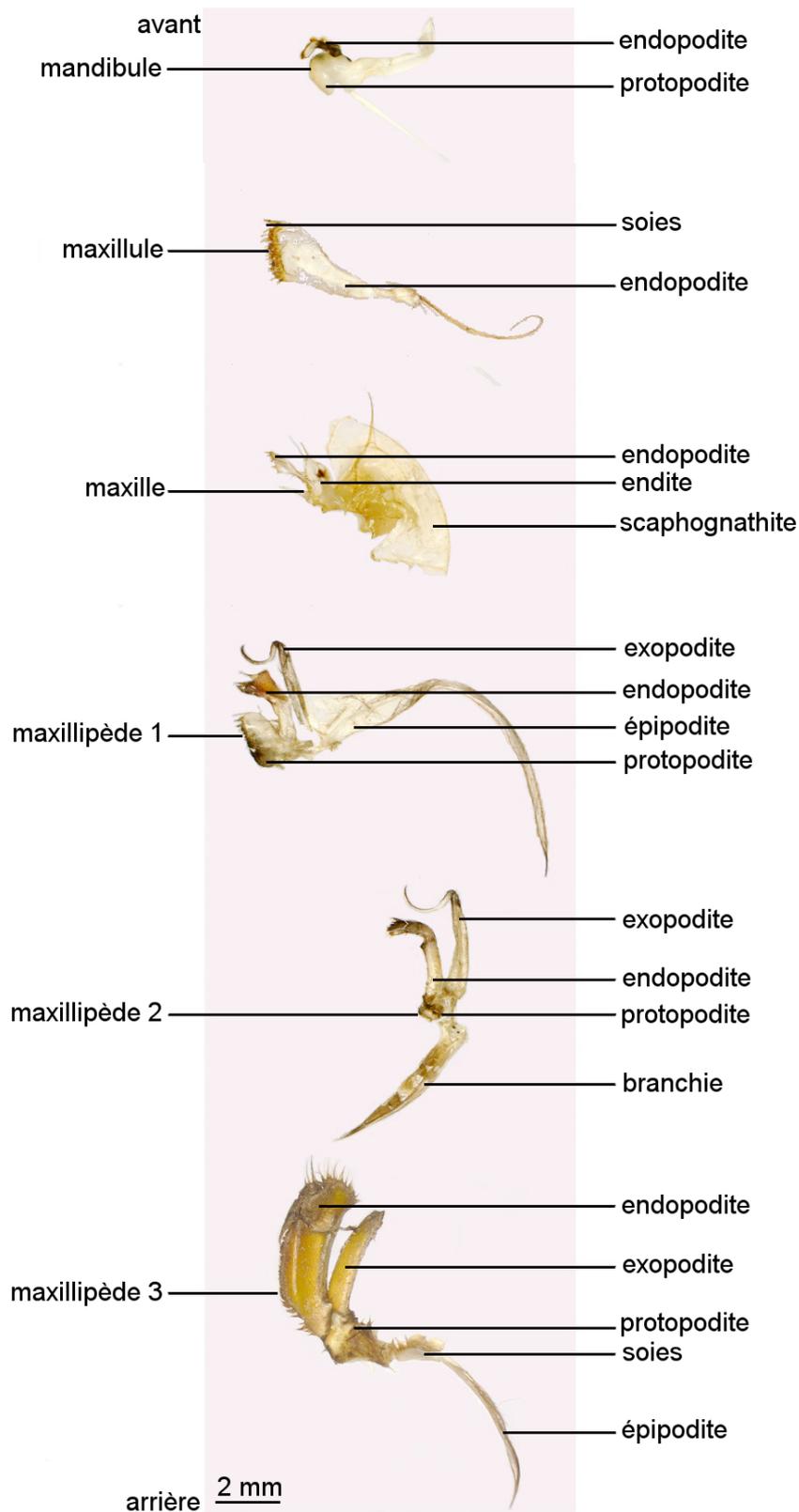
Figure 5. Morphologie du Crabe vert en vue ventrale



La première paire de pattes thoraciques est terminée par une pince, qui saisit les aliments et les dirige vers la bouche. Robustes, elles sont capables de briser la coquille d'un Eumollusque.

Le Crabe vert possède, en association avec la bouche, trois paires d'appendices thoraciques céphalisés et trois paires d'appendices céphaliques. Tous sont biramés. Les premiers arrachent des fragments aux aliments. Ils sont ensuite coupés et broyés par les seconds.

Figure 6. Pièces buccales du Crabe vert en vues postérieures



Les pièces buccales postérieures d'origine thoracique, au nombre de trois paires, sont appelées pattes mâchoires ou maxillipèdes, et numérotées de trois à un de l'arrière vers l'avant. Les maxillipèdes postérieurs ont un caractère pédiforme alors que les maxillipèdes antérieurs ont un caractère masticateur. Ils ont pour rôle d'arracher des morceaux de nourriture.

Les pièces buccales antérieures, céphaliques, sont représentées de l'arrière vers l'avant par les maxilles, les maxillules et les mandibules. Les maxilles et maxillules tranchent les aliments alors que les mandibules, robustes et coupantes, les broient et les sectionnent.

Ces deux exemples illustrent l'alimentation à partir de particules solides. La prise alimentaire est alors réalisée grâce à des pièces buccales préhensiles, tranchantes et broyeuses, puissantes.

D'autres Euarthropodes se nourrissent de liquide.

Comment les pièces buccales contribuent-elles à son prélèvement et son traitement ?

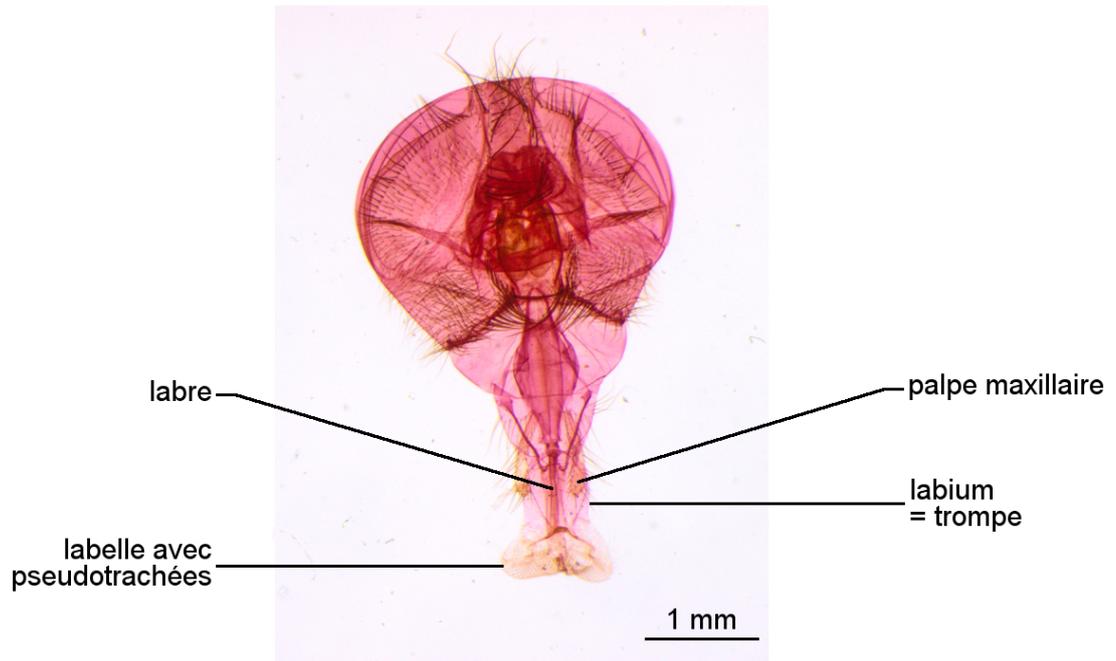
Prélever et traiter des aliments liquides

Les aliments liquides dont se nourrissent les Euarthropodes sont parfois accessibles comme le liquide suintant d'un animal mort ou d'un fruit mais ils peuvent également être inaccessibles, courant dans des conduits à l'intérieur des organismes comme la sève ou le sang.

Aspirer des aliments liquides accessibles avec une trompe

La Mouche est un exemple d'Insecte se nourrissant de liquide qu'elle prélève dans son milieu. Elle se pose sur l'aliment et aspire le liquide à sa surface grâce à une expansion ventrale appelée trompe.

Figure 7. Tête de Mouche avec pièces buccales de type suceur en montage *in toto* (Collection de l'ENS de Lyon)



La trompe de la Mouche, repliée au repos et étendue en action, est constituée du labre antérieur et du labium postérieur. Le labium forme une gouttière fermée par le labre. Son extrémité est élargie en deux labelles portant des canalicules ouverts sur l'extérieur appelés pseudotrachées. Ils communiquent avec la cavité de la trompe, le canal alimentaire. Les maxilles et les mandibules sont peu développées, mais les palpes maxillaires sont bien présents.

Les labelles situés à l'extrémité de la trompe sont appliqués sur le liquide, qui entre par capillarité dans les pseudotrachées. Une aspiration en provoque la montée dans la trompe, jusqu'à à bouche où il est avalé.

En relation avec son organisation et son fonctionnement, l'appareil buccal de la Mouche est dit de type suceur.

Aspirer des aliments liquides endigués avec une trompe et des stylets

À la différence de la Mouche, certains Insectes se nourrissent de liquides situés dans les tissus végétaux ou animaux, comme la sève ou le sang.

Ainsi, de nombreuses espèces de Punaises se nourrissent de la sève circulant dans les tiges des plantes. Le prélèvement du liquide alimentaire est alors précédé du percement des tissus des tiges.

Figure 8. Tête et pièces buccales de type piqueur-suceur de Punaise en montage *in toto* (Collection de l'ENS de Lyon)



L'appareil buccal des Punaises se présente comme une expansion allongée appelée rostre, qui peut être repliée sous le corps ou déployée. Il est formé d'un long labium dont les bords sont incurvés en gouttière et fermé à l'avant par le labre. Dans le rostre sont logés quatre stylets fins et rigides, portant à leur extrémité des denticules. Ils proviennent de l'évolution des mandibules et des maxilles. Les stylets mandibulaires sont externes et les stylets maxillaires internes. Ces derniers ménagent entre eux un canal ventral acheminant la salive et un canal dorsal transportant la sève.

Les mouvements de va-et-vient des stylets permettent de percer la tige et de les mettre en place dans les tissus profonds. La salive peut alors être amenée à la plaie et la sève aspirée.

La prise d'aliments liquides non accessibles est réalisée grâce à des pièces buccales piqueuses et aspirantes. L'appareil buccal des Punaises est en conséquence de type piqueur-suceur.

Le Moustique femelle se nourrit du sang endigué dans les vaisseaux sanguins des animaux. Il est hématoophage.

Figure 9. Tête et pièces buccales de type piqueur-suceur de Moustique femelle en montage *in toto* (Collection de l'ENS de Lyon)



L'appareil buccal du Moustique femelle est une expansion allongée et rigide, appelée rostre. Il est constitué d'une gaine formée par le labium terminé par deux labelles réduits, recouvert du labre. Tous deux présentent des bords incurvés. La gaine abrite deux paires de stylets correspondant aux mandibules et aux maxilles fines et acérées. Le labre délimite un canal alimentaire et contient un hypopharynx allongé au cœur duquel court un canal salivaire.

Une fois les labelles appliqués sur le tégument, les stylets le perforent et sont enfoncés dans les tissus jusqu'à atteindre un vaisseau sanguin. La salive aux propriétés anticoagulantes est alors injectée, les stylets sont retirés et le sang est aspiré dans le canal alimentaire du fait de l'action d'une pompe buccale et pharyngienne.

De même que les Punaises, le Moustique femelle possède des pièces buccales de type piqueur-suceur.

Ces deux Insectes ont développé le même type de structure, un rostre comprenant des stylets perforants et un dispositif d'aspiration.

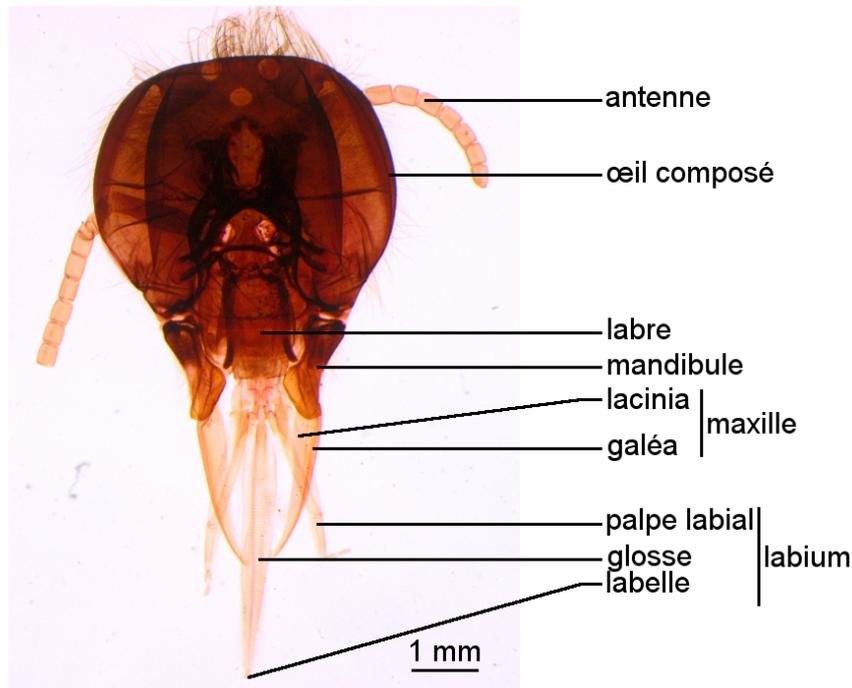
D'autres Euarthropodes se nourrissent de particules solides et de liquide.

Prélever et traiter des aliments solides et liquides

Saisir et traiter des aliments solides et lécher des aliments liquides

L'Abeille ouvrière est un Insecte qui se nourrit à la fois d'aliments liquides comme le nectar qu'elle lèche, et d'aliments solides comme le pollen qu'elle saisit.

Figure 10. Tête et pièces buccales de type broyeur-lécheur d'Abeille ouvrière en montage *in toto* (Collection de l'ENS de Lyon)



L'Abeille possède des mandibules lui permettant de broyer et mastiquer des aliments solides, tels que les étamines et le pollen.

Par ailleurs, elle présente une trompe formée principalement des glosses du labium et creusée d'une gouttière. Comparable à une langue, elle lui donne la possibilité de lécher le nectar. Les galéas et les palpes labiaux peuvent s'accoler à la trompe et constituer une gaine.

Un tel appareil buccal est dit de type broyeur-lécheur.

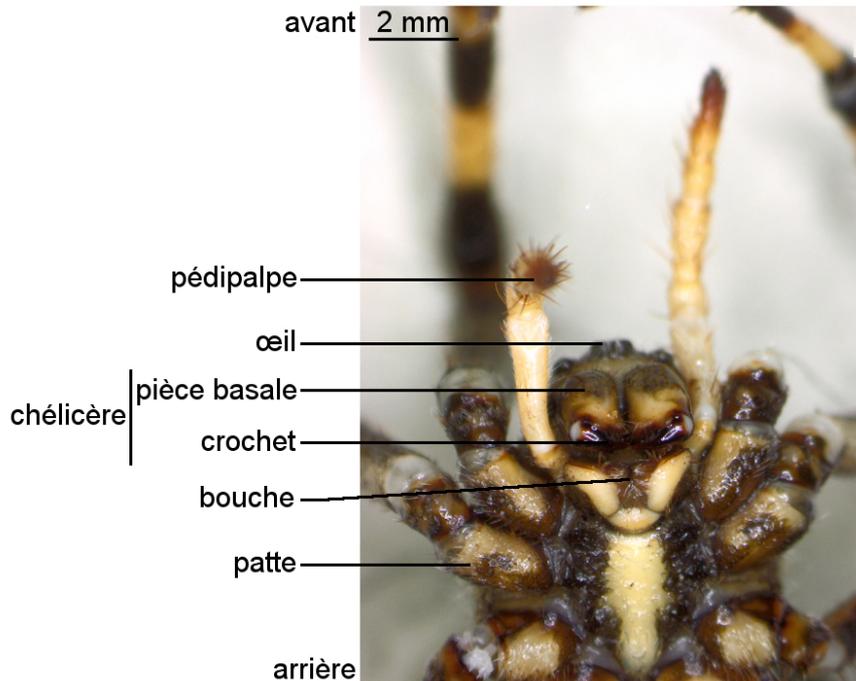
Transformer des aliments solides en aliments liquides puis les aspirer

Les Araignées sont des Euarthropodes du groupe des Arachnides.

Se nourrissant principalement d'Euarthropodes, elles sont carnivores. Bien que leur aliments sont de consistance solide, elles ne peuvent ingérer que du liquide.

Comment réalisent-elles leur prise alimentaire ?

Figure 11. Région antérieure et pièces buccales de l'Araignée (*Argiope brunnichi*) en vue ventrale (Collection de l'université Jean Monnet)



Le corps des Araignées est constituée de deux régions, un prosome antérieur et un opisthosome postérieur. Le prosome porte à l'avant la bouche, ventrale. Elle est associée à des appendices appelés chélicères, constitués d'une base et d'un crochet, et à deux lèvres correspondant à un rostre dorsal et un labium ventral. Légèrement postérieure, une paire de pédipalpes est présente dont la base peut porter des lames maxillaires tranchantes.

Les pédipalpes détectent et attrapent les proies, ils sont responsables de la saisie de la nourriture. Ils les amènent à proximité des chélicères. Par morsure, les chélicères injectent du venin à la proie conduisant à son immobilisation. Ils inoculent également la salive contenant des enzymes, qui assurent une digestion chimique des molécules alimentaires. La digestion est dans ce cas extracorporelle et conduit à la liquéfaction des aliments solides. Le liquide qui en résulte est alors aspiré du fait de l'action d'une pompe représentée par le jabot musculueux, et filtré par des soies portées par les pédipalpes et situées devant l'ouverture buccale. Chez certaines espèces les lames maxillaires effectuent une mastication des aliments solides, réduisant leurs dimensions et préparant la liquéfaction.

La prise alimentaire des Araignées implique donc la capture de proies, leur immobilisation et leur liquéfaction, transformation d'aliments solides en nourriture liquide ingérée par aspiration.

Conclusion

Chez les Euarthropodes, les pièces buccales et leurs fonctions sont très diversifiées. Selon la consistance solide ou liquide des aliments, les pièces buccales présentent des adaptations. Ainsi, les pièces buccales traitant une nourriture solide sont généralement robustes, broyeuses et tranchantes, alors que les pièces buccales traitant une nourriture liquide sont le plus souvent allongées, aspirantes voire perforantes. Il est possible d'identifier les mêmes pièces buccales à l'intérieur d'un groupe d'Euarthropodes comme les Insectes, mais leur différenciation est souvent très importante et elles sont très modifiées d'une espèce à l'autre. Le labre et le labium constituent par exemple la trompe allongée chez la Mouche et les lèvres antérieure et postérieure plates chez le Criquet.

La forme de prise alimentaire la plus répandue chez les Euarthropodes est la macrophagie, consistant en l'ingestion d'aliments de dimensions importantes par rapport à la taille de l'animal, ou de gros volumes de liquides.

Cependant, certains Euarthropodes pratiquent un autre type de prise alimentaire : la microphagie. Les animaux microphages se nourrissent d'aliments de faibles dimensions par rapport à leur taille. Ainsi parmi les Cirripèdes, Pancrustacés maxillopodes, figurent des genres microphages comme les Balanes. Ils réalisent la filtration de l'eau de mer à travers leurs appendices, retenant les particules en suspension. D'autres, comme la Sacculine, parasite du Crabe vert, sont osmotrophes. Ils se nourrissent par absorption directe de substances dissoutes dans l'hémolymphe de leurs hôtes.

Bibliographie et sitographie

Livres

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale*. Dunod. 2015. 219 p.. *Sciences sup.* [[978-2-10-071233-5]]

Guillaume Lecointre et Hervé Le Guyader. *Classification phylogénétique du vivant*. 4e édition. Belin. 2017. 831 p.. [978-2-410-00385]

Sites internet

Arthropologia. *Les Araignées, préserver la biodiversité dans la métropole de Lyon*. In *Grand Lyon, la métropole [en ligne]*. Pascale Ammar-Khodja. 2017 [date de consultation : 22 mars 2018]. Disponible sur : http://www.grandlyon.com/fileadmin/user_upload/media/pdf/environnement/guide-biodiversite/20171031_guidebiodiversite-_araignes.pdf .

Benoît Gilles. *Appareil buccal et alimentation chez les insectes : généralités*. In *Passion Entomologie [en ligne]*. Benoit Gilles. 2014 [date de consultation : 19 février 2018]. Disponible sur : <http://passion-entomologie.fr/pièces-buccales-et-alimentation-des-insectes/> .

Julien Nowak. *In entomoLOGIC, l'entomologie à la portée de tous [en ligne]*. Julien Nowak. [date de consultation : 19 février 2018]. Disponible sur : <http://entomologic.jimdo.com/> .

Max Vachon et Roland Legendre. *Arthropodes*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 19 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/arthropodes/> .

Catherine Vadon. *Que mangent les crabes ?* In *Futura Planète [en ligne]*. Guillaume Josse - Futura-Sciences. 2017 [date de consultation : 22 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.futura-sciences.com/planete/dossiers/zoologie-fascinants-crabes-tout-savoir-crabe-2385/page/8/> .

Araignée. In *Futura Planète [en ligne]*. Guillaume Josse - Futura-Sciences. [date de consultation : 22 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.futurasciences.com/planete/definitions/zoologie-araignee-13159/> .

La digestion chez les animaux

Leslie Andromaque

<leslie.andromaque@etu.univ-st-etienne.fr>

Léa Bedja--lacona

<lea.bedja.iacona@etu.univ-st-etienne.fr>

Chloé Cizeron <chloe.cizeron@etu.univ-st-etienne.fr>

Cloé Petetin <cloe.petetin@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Le fonctionnement des cellules animales implique une voie métabolique majeure appelée respiration. Elle relève de l'hétérotrophie pour le carbone, l'organotrophie, la chimiotrophie et l'aérobiose. Le carbone utilisé provient de molécules organiques de même que les électrons, l'énergie est issue de liaisons chimiques et l'accepteur final des électrons est le dioxygène.

En relation avec la respiration cellulaire, les animaux prélèvent dans leur milieu de vie des molécules organiques, sources de matière et d'énergie. À l'échelle de l'organisme, la fonction de nutrition assurant l'apport de molécules organiques comme les glucides, les lipides, les protéines, mais aussi d'eau, de sels minéraux et de vitamines, est l'alimentation. Elle consiste en le prélèvement des aliments dans l'environnement et leur ingestion, leur transformation en molécules simples et l'assimilation de ces molécules. Le dispositif anatomique assurant l'alimentation est l'appareil digestif, généralement formé d'un tube digestif et comprenant parfois des glandes digestives.

La transformation des aliments en molécules simples est réalisée tout au long du tube digestif. Elle implique des processus mécaniques réduisant les dimensions des particules alimentaires ingérées et des mécanismes enzymatiques simplifiant les molécules constituant ces particules. L'ensemble des traitements physiques et chimiques des aliments porte le nom de digestion. La digestion réalisée, les molécules simples qui en sont issues sont absorbées, et passent dans le milieu intérieur.

Comment la digestion est-elle réalisée chez les animaux, qu'elle soit physique ou chimique ?

Quels sont les mécanismes physiques et chimiques qui la sous-tendent ?

Quels sont les organes impliqués, quelles adaptations présentent-ils et comment leur fonctionnement est-il coordonné ?

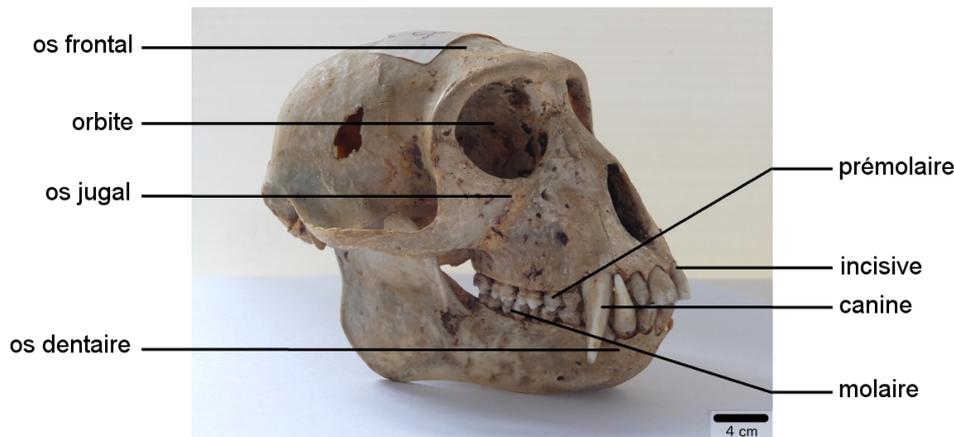
La digestion mécanique, une réduction des dimensions de particules alimentaires

Lors de l'ingestion

Le tube digestif possède un orifice antérieur appelée la bouche. Elle est ouverte sur la cavité buccale, région antérieure du tube digestif.

La préhension et l'ingestion des aliments interviennent au niveau de la bouche et de la cavité buccale.

Figure 1. Crâne de Singe en vue latérale



La cavité buccale des Vertébrés comme le Singe comporte des dents, organes durs et minéralisés, portés par des mâchoires reliées au crâne. Selon leurs localisations et leurs formes, plusieurs types de dents sont distingués chez les Mammifères :

- les incisives sont situées à l'avant de la bouche, en arrière des lèvres, et possèdent une couronne plate ;
- les canines sont latérales par rapport aux incisives, également localisées en arrière des lèvres, et leur couronne est fréquemment conique ;
- les prémolaires sont situées en arrière des joues et sont munies d'une couronne à plusieurs tubercules ;
- les molaires sont localisées en profondeur, en arrière des joues, et possèdent également une couronne à plusieurs tubercules.

En relation avec la forme de leur couronne, les fonctions des dents varient. Ainsi les incisives jouent un rôle dans la préhension et la section des aliments, alors que les canines les percent et les déchirent. Les prémolaires et les molaires réalisent fréquemment le broyage des aliments. De manière générale, les dents ont une fonction de mastication et contribuent à réduire les dimensions des aliments ingérés.

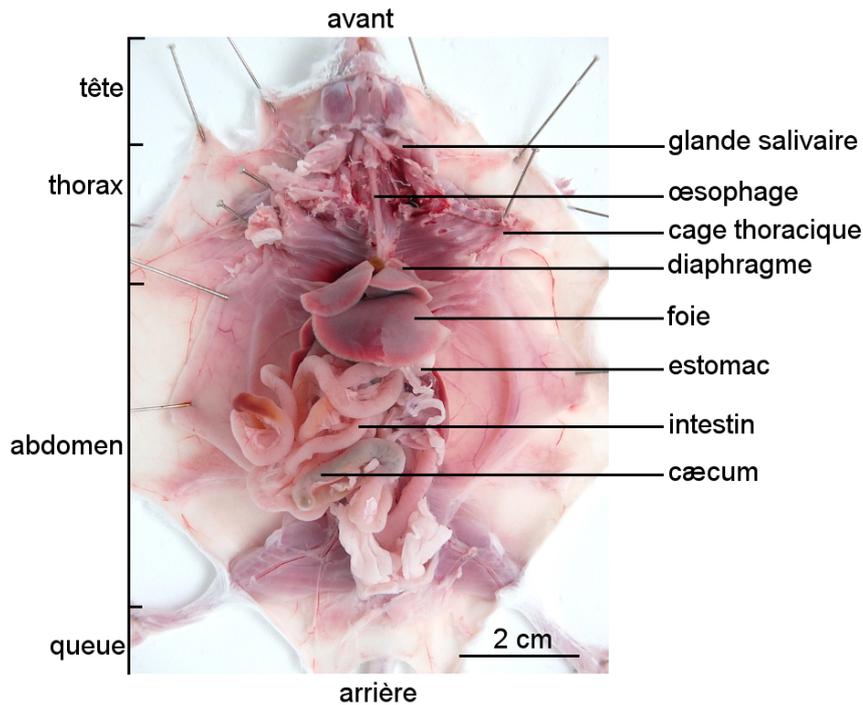
Les groupes animaux présentent des dispositifs de préhension et de traitement de la nourriture associés à la cavité buccale différents. Outre les dents des Vertébrés peuvent être cités le appendice buccaux des Euarthropodes ainsi que la radula et la mâchoire de la plupart des Eumollusques.

Les structures permettant l'ingestion des aliments sont ainsi les premiers acteurs de la digestion mécanique.

Lors du transit dans le tube digestif

Le tube digestif débute par la bouche, orifice antérieur, et prend fin avec l'anus, orifice postérieur. Il est constitué de différents organes creux responsables de la transformation des aliments en molécules assimilables et de l'absorption de ces dernières.

Figure 2. Anatomie de l'appareil digestif de la Souris en vue ventrale

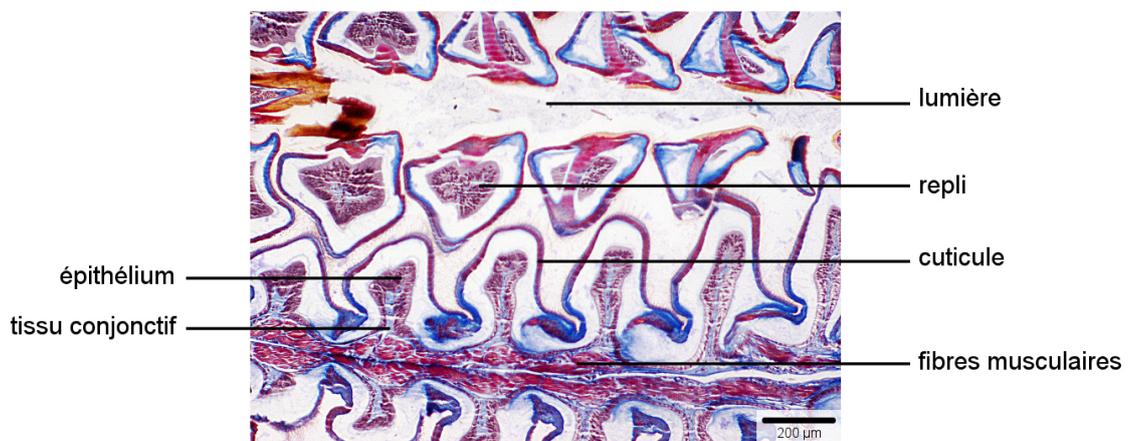


Chez les Vertébrés comme la Souris, la nourriture ingérée est transformée en bol alimentaire dans la cavité buccale puis transite successivement dans l'œsophage, l'estomac, l'intestin grêle et le gros intestin.

La progression dans la lumière du tube digestif est due aux mouvements animant sa paroi, correspondant à un péristaltisme. Alternativement et de proche en proche, le diamètre du tube est augmenté ce qui permet de recevoir un contenu de la région antérieure puis réduit ce qui propulse le contenu vers la région postérieure. Les mouvements péristaltiques résultent des contractions et relâchements coordonnés des tuniques de muscles lisses circulaires et longitudinales présentes dans la paroi du tube digestif.

L'œsophage est le plus souvent un conduit acheminant le bol alimentaire vers une poche renflée. Selon les groupes, il s'agit d'un gésier comme chez de nombreux Insectes ou d'un estomac comme chez les Vertébrés.

Figure 3. Gésier de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le gésier du Grillon est une poche renflée dont la paroi est hérissée de replis recouverts d'une cuticule relativement épaisse et dure, au contact de la lumière. En périphérie, une musculature relativement

développée est présente. Les contractions de la musculature assure un malaxage du bol alimentaire tandis que la cuticule en réalise le broyage. Les dimensions des particules formant le bol alimentaire sont ainsi réduites.

La plupart des Vertébrés et notamment les Mammifères possèdent un estomac. Il assure le malaxage du bol alimentaire grâce aux contractions de ses épaisses tuniques musculaires. Le bol alimentaire se trouve ainsi transformé en une pâte appelée chyme qui est déversée dans l'organe suivant du tube digestif, le duodénum. Parmi les Vertébrés, les Oiseaux ont la particularité de présenter un estomac formé de deux poches, le ventricule succenturié et le gésier à paroi musculieuse. Le gésier effectue le malaxage du bol alimentaire par ses mouvements musculaires. Il en réalise aussi le broyage, car il contient de petits cailloux ingérés avec les aliments .

Ainsi, les aliments ingérés subissent une section et un broyage, impliquant des structures dures, et un malaxage dû à des mouvements musculaires. Ils correspondent à une digestion physique, en l'occurrence mécanique, réduisant les dimensions des particules alimentaires et intervenant généralement dans la région antérieure du tube digestif.

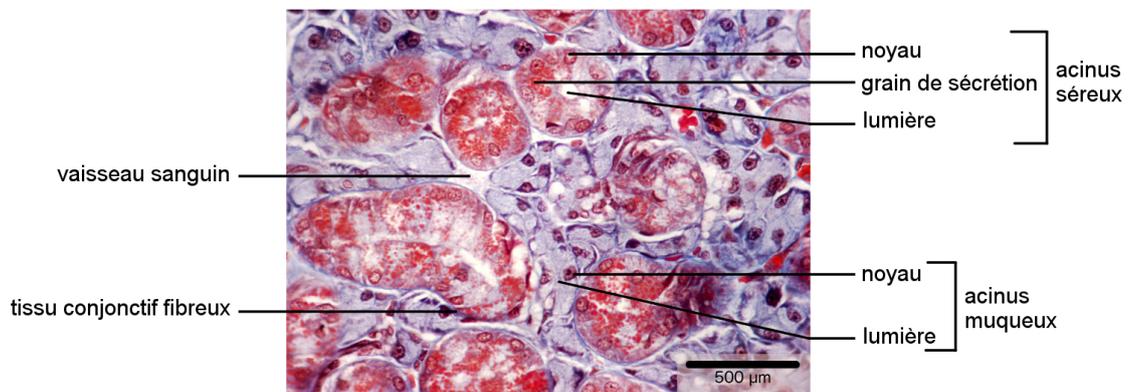
Qu'en est-il de la digestion chimique ?

La digestion chimique, une simplification des molécules alimentaires

Parallèlement à la digestion physique, une digestion chimique des particules alimentaires a lieu au sein de l'appareil digestif.

À l'extérieur des cellules

Figure 4. Glande salivaire de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



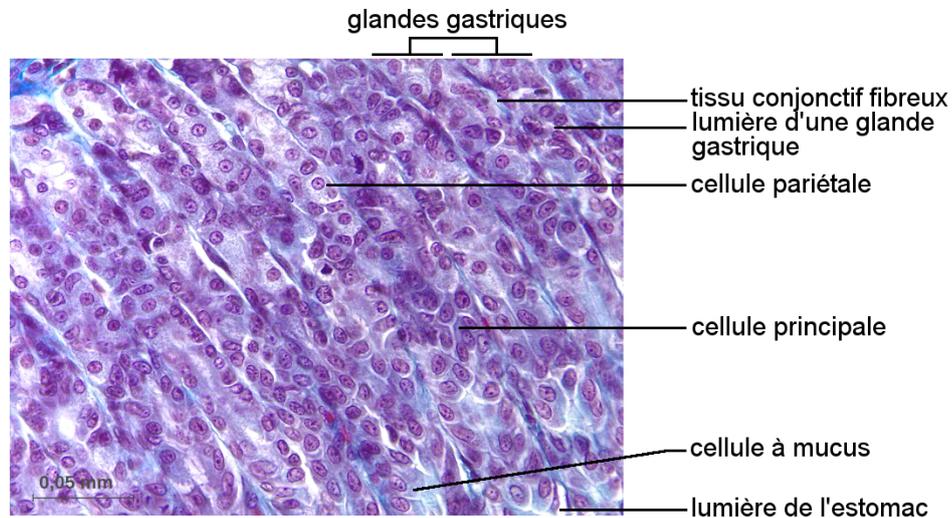
Les Mammifères comme le Rat possèdent dans la région du cou des glandes salivaires paires reliées par des canaux salivaires à la cavité buccale. Selon leurs localisations sont distinguées les glandes sublinguales, sous-maxillaires et parotides.

En termes d'organisation tissulaire, les glandes salivaires sont constituées de cellules exocrines regroupées en unités sécrétrices appelées acinus, ayant une forme de goutte. Certains, dits acinus muqueux, produisent du mucus composé d'eau, d'ions et de mucine, une protéine glycosylée. D'autres, dits acinus séreux, synthétisent des protéines enzymatiques stockées temporairement dans des grains de sécrétion.

La salive est formée par le mélange des produits de sécrétion des acinus muqueux et des acinus séreux. Elle est principalement composée d'eau, de mucine et d'enzymes. Les canaux salivaires acheminent

la salive jusqu'à la cavité buccale, où elle agit. La salive imprègne et lubrifie les aliments, dissout et hydrolyse les molécules qui les constituent. Le bol alimentaire est constitué des aliments traités et de salive.

Figure 5. Estomac de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La digestion chimique se poursuit dans l'estomac, dont la paroi comporte un épithélium simple au contact de la lumière, formant des invaginations tubuleuses riches en cellules sécrétrices, appelées glandes gastriques. Elles produisent une solution nommée suc gastrique.

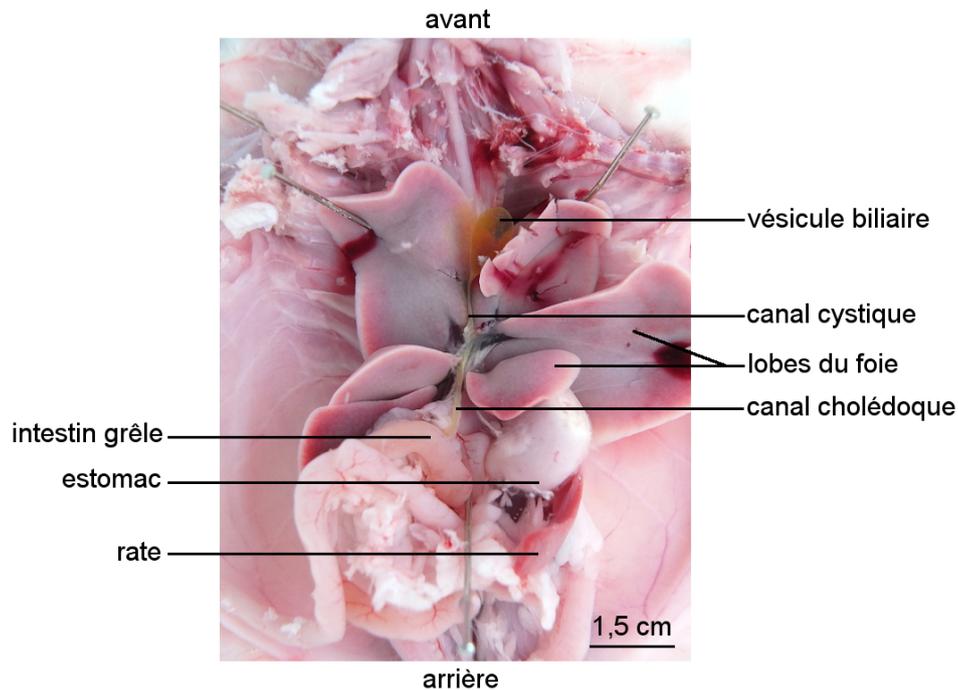
Les glandes gastriques comprennent :

- des cellules pariétales produisant et libérant de l'acide chlorhydrique (HCl) responsable du pH acide du contenu de la lumière ;
- des cellules principales élaborant du pepsinogène, précurseur d'une enzyme appelée pepsine, appartenant à la catégorie des endopeptidases.

En milieu acide, le pepsinogène est transformé en pepsine, qui réalise une digestion partielle des protéines en peptides. L'épithélium gastrique est protégé du pH acide et de l'action de la pepsine par un mucus produit par les cellules épithéliales situées directement au contact de la lumière gastrique.

Le chyme résulte du mélange du bol alimentaire et du suc gastrique dans l'estomac. Il passe dans l'intestin grêle.

Figure 6. Région gastro-duodénale de la Souris en vue ventrale



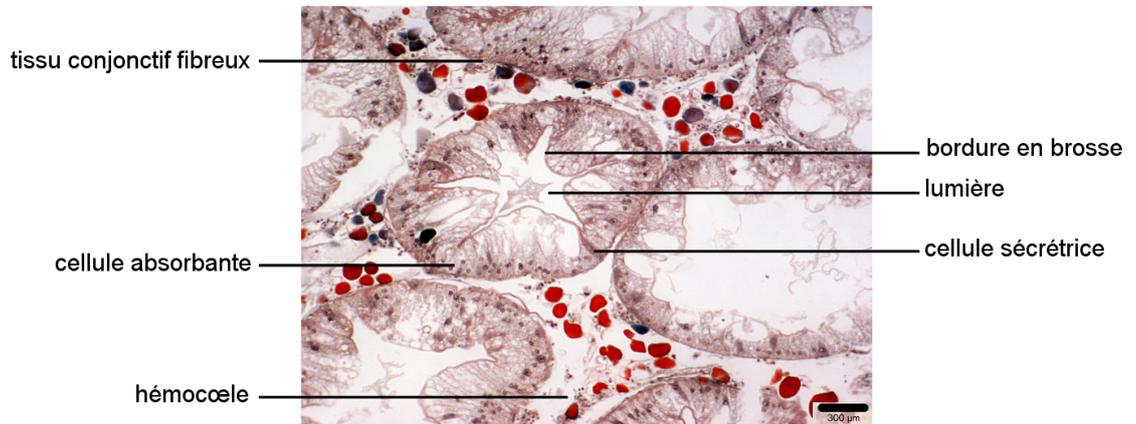
La région de l'intestin grêle recevant le chyme de l'estomac correspond au duodénum. Elle reçoit également la bile, acheminée depuis la vésicule biliaire où elle est stockée par les canaux cystique et cholédoque, et le suc pancréatique produit par le pancréas et amené par le canal pancréatique.

La bile est produite par les cellules hépatiques des différents lobes du foie. Chaque lobe est drainé par un canal hépatique rejoignant le canal cystique par lequel la bile est amenée à la vésicule biliaire où elle est stockée. La bile est composée d'eau et de sels biliaires mais également de substances minérales, de cholestérol et de déchets métaboliques. Dans la lumière de l'intestin grêle, les sels biliaires permettent l'émulsification des lipides et la formation d'une émulsion, favorisant ainsi l'action des lipases, dégradation des lipides d'origine alimentaire.

Le suc pancréatique est produit par les acinus exocrines constituant l'essentiel de l'organe. Il est composé de nombreuses enzymes dégradant les glucides, les lipides, les protéines ou les acides nucléiques. Certaines enzymes sont synthétisées sous forme de précurseurs inactifs comme le trypsinogène à l'origine d'une peptidase, la trypsine, contribuant à la digestion des protéines. D'autres sont sécrétées sous forme active comme l'amylase, une glucosidase, les lipases et les nucléases. Libéré dans le duodénum, le suc pancréatique prend une part importante à la digestion des glucides, des lipides et des protéines.

Une fois la digestion enzymatique réalisée, les petites molécules qui en sont issues sont absorbées, majoritairement dans l'intestin grêle.

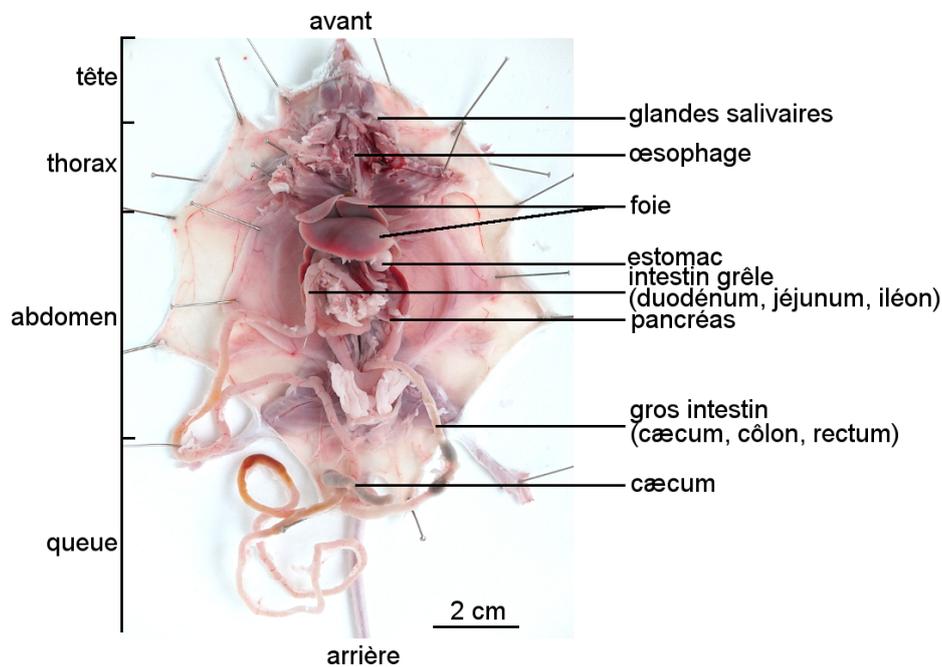
Figure 7. Hépatopancréas de Crabe en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'hépatopancréas est un organe présent chez les Eumollusques et les Euarthropodes. Il est relié au mésentéron dont il est en fait une expansions diverticulée, par un canal hépatopancréatique.

Les tubules de cet organe sont bordés d'un épithélium sécréteur, dont les cellules libèrent dans la lumière des enzymes digestives permettant l'hydrolyse des molécules d'origine alimentaire. Il s'agit de lipases, de protéases comme la trypsine et les carboxypeptidases A et B, ainsi que d'amylases. Elles sont respectivement responsables de la dégradation des lipides, des protéines et de l'amidon.

Figure 8. Anatomie de l'appareil digestif de la Souris en vue ventrale



L'intestin grêle recevant le chyme de l'estomac, la bile du foie et le suc pancréatique est le siège principal de la digestion des molécules d'origine alimentaire.

Il produit lui-même des enzymes digestives telles que la maltase, la sucrase et la lactase participant à la digestion des glucides.

Que ce soit dans la cavité buccale, l'estomac, l'intestin grêle ou l'hépatopancréas, la digestion chimique des molécules d'origine alimentaire se déroule dans la lumière, à l'aide d'enzymes sécrétées par des

cellules exocrines, situées dans l'épithélium ou organisées en glandes individualisées. Il s'agit d'une digestion extracellulaire.

À l'intérieur des cellules

Le groupe des Porifères comporte les animaux communément appelés Éponges. Aquatiques, ils se nourrissent de particules en suspension dans l'eau, qu'ils obtiennent en la filtrant. Ils possèdent des cellules spécifiques appelées choanocytes, agencées en une nappe cellulaire tapissant la cavité corporelle interne, ou parfois des corbeilles voire des chambres situées dans la paroi du corps. Les choanocytes présentent une collerette de microvillosités au cœur de laquelle un flagelle émerge.

Les battements des flagelles des choanocytes génèrent un courant d'eau qui traverse la paroi corporelle, apportant des particules en suspension. Elles sont retenues par les collerettes de microvillosités des choanocytes et sont phagocytées par ces cellules. Les molécules qui les constituent sont digérées dans les vacuoles de phagocytose. Les produits de la digestion sont ensuite transférés à d'autres cellules qui les distribuent.

Ainsi, la digestion des molécules d'origine alimentaire peut également être intracellulaire. S'il s'agit du seul processus présent chez les Porifères, il existe également chez les Cnidaires comme les Anémones de mer ou les Méduses, ainsi que chez les Plathemintes comme les Planaires, où il coexiste avec la digestion extracellulaire.

Par des organismes symbiotiques

Les Mammifères ruminants comme la Vache se nourrissent de végétaux riches en cellulose, molécule glucidique fibreuse présente dans la paroi des cellules végétales, pour laquelle ils ne disposent pas d'enzyme digestive. Ils possèdent une volumineuse panse, dilatation de l'œsophage, contenant une abondante flore bactérienne ainsi que des eucaryotes unicellulaires. Les bactéries réalisent une digestion anaérobie de la cellulose ainsi que l'hydrolyse des protéines d'origine alimentaire.

Certains Mammifères non ruminants comme la Souris ou le Lapin possèdent, à la jonction entre intestin grêle et gros intestin, un volumineux diverticule appelé cæcum. Il abrite une abondante flore de microorganismes, réalisant la digestion des molécules présentes dans le chyle par fermentation. Ils émettent des crottes molles appelées cæcotrophes, contenant des particules et molécules incomplètement digérées. Elles sont ingérées et la fermentation de leurs constituants peut se poursuivre.

La digestion peut ainsi être réalisée par des microorganismes hébergés dans le tube digestif. Ils dégradent les molécules d'origine alimentaire et les produits issus de la digestion sont partiellement utilisés par l'hôte. Microorganismes et hôte établissent une relation à bénéfice réciproque appelée symbiose. Selon les espèces animales, les microorganismes hébergés sont des bactéries, des eucaryotes unicellulaires ou des levures. Ils effectuent généralement une fermentation des molécules alimentaires, consistant en une dégradation incomplète de la matière organique en absence de dioxygène.

Divers types de digestions existent donc et elles sont réalisées par différents organes de l'appareil digestif.

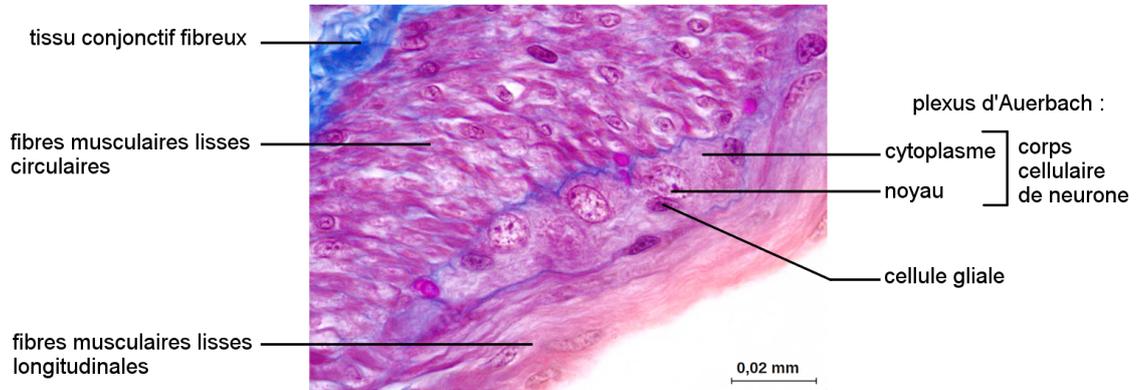
Il est vraisemblable qu'une coordination existe, assurant la mise en œuvre cohérente de ce processus.

La digestion, un processus coordonné à l'échelle de l'appareil digestif

Le contrôle de la digestion est bien connu chez les Mammifères, où il emprunte deux voies : la voie nerveuse et la voie hormonale.

Le contrôle nerveux des activités sécrétrices et motrices

Figure 9. Jéjunum de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



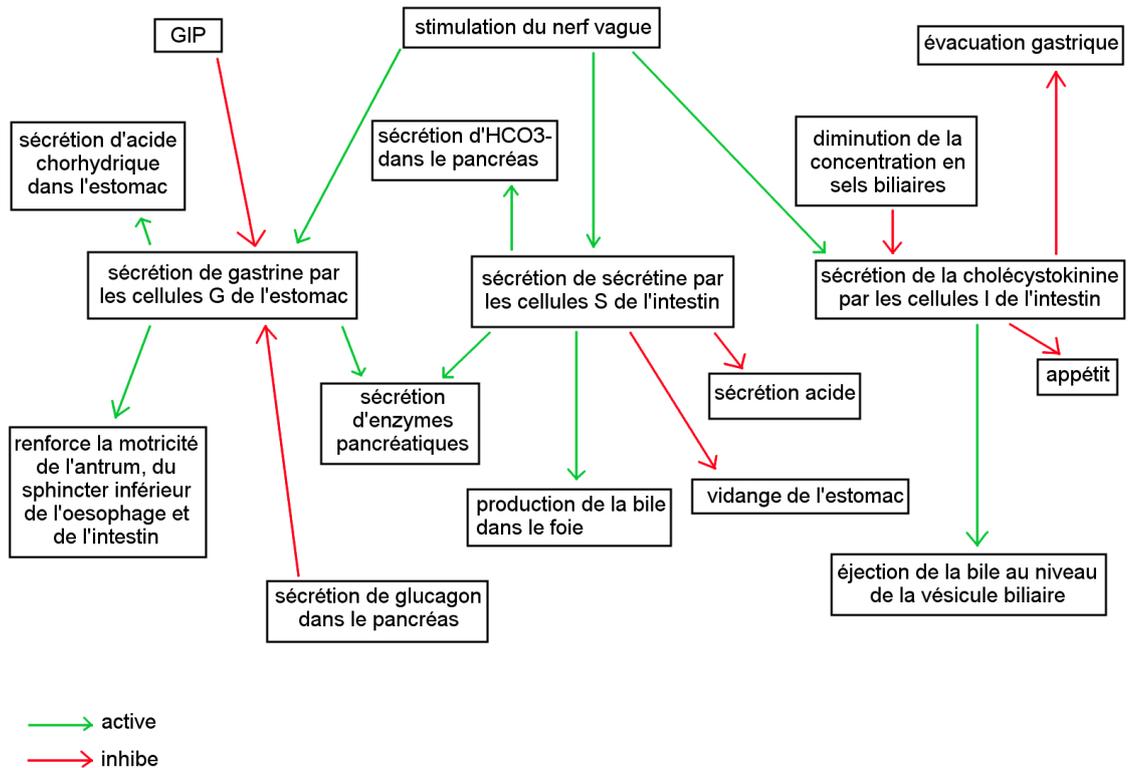
Des plexus nerveux sont présents sur toute la longueur du tube digestif. Il s'agit de ganglions nerveux inclus dans les organes, constitués de corps cellulaires de neurones, de fibres nerveuses et de cellules gliales. Les neurones du système nerveux parasymphatique y font synapse.

Deux plexus sont distingués :

- le plexus de Meissner situé dans la sous muqueuse et contrôlant les activités sécrétrices ;
- le plexus d'Auerbach localisé entre la tunique musculaire circulaire et la tunique musculaire longitudinale, contrôlant l'activité musculaire.

Le contrôle hormonal des activités sécrétrices et motrices

Figure 10. Actions des hormones digestives des Mammifères



La gastrine

L'épithélium de l'estomac comporte des cellules endocrines G qui sécrètent une hormone appelée gastrine.

La gastrine stimule :

- la sécrétion d'acide chlorhydrique par les cellules pariétales de l'épithélium gastrique, favorisant la digestion gastrique des protéines ;
- les sécrétions pancréatiques ;
- la motricité de l'estomac et de l'intestin, ainsi que du sphincter inférieur de l'œsophage.

La sécrétion de gastrine par les cellules G est stimulée par le nerf vague ou la présence d'aliments dans l'estomac. Inversement, elle est inhibée par l'acidité gastrique, mais aussi par diverses hormones comme la sécrétine, le peptide inhibiteur gastrique (GIP), le peptide intestinal vasoactif (VIP) et le glucagon.

La sécrétine

L'épithélium du duodénum comporte des cellules endocrines S qui sécrètent une hormone appelée sécrétine.

La sécrétine agit :

- en stimulant les sécrétions pancréatiques de bicarbonates et d'eau, mais aussi les sécrétions hépatiques et intestinales ;

- en inhibant la sécrétion d'acide chlorhydrique par l'estomac et ralentissant sa vidange.

La sécrétine est antagoniste de la gastrine, dont la libération est inhibée en présence de sécrétine.

La sécrétion de sécrétine est stimulée principalement par le nerf vague et par la présence d'un chyme acide dans l'intestin grêle. Elle intervient environ une heure après la prise alimentaire.

La cholécystokinine

L'épithélium de l'intestin grêle comporte également des cellules I, localisées dans le duodénum et le jéjunum, produisant une hormone appelée cholécystokinine (CCK) ou pancréozymine.

La cholécystokinine est à l'origine :

- de la contraction et la vidange de la vésicule biliaire ;
- de la libération d'enzymes pancréatiques ;
- du ralentissement de la vidange gastrique ;
- de la réduction de l'appétit.

La sécrétion de cholécystokinine, comme celle de la sécrétine, est stimulée par le nerf vague et la présence d'un chyme acide dans la lumière intestinale.

Conclusion

La digestion est une phase de la fonction d'alimentation des animaux, de même que la prise alimentaire, prélèvement et ingestion de nourriture, et l'absorption, passage des molécules d'origine alimentaire dans le milieu intérieur.

La fonction d'alimentation procure aux animaux la matière et l'énergie essentielles au fonctionnement de leurs cellules. De manière générale, matière et énergie sont prélevés sous forme d'aliments particuliers composés de molécules organiques complexes. Ils subissent des traitements physiques et chimiques conduisant à la réduction de la taille des particules et la simplification des molécules. Ensemble, ces traitements constituent la digestion, réalisée à la fois par voie mécanique et par voie enzymatique. Ils constituent une étape fondamentale permettant de passer de la nourriture prélevée par l'organisme aux nutriments utilisables par les cellules.

La digestion s'exprime différemment selon les espèces animales. Elle dépend du plan d'organisation et est adaptée en particulier au régime alimentaire. Elle implique fréquemment plusieurs organe de l'appareil digestif, qu'il s'agisse du tube digestif ou des glandes digestives. Leur fonctionnement est étroitement coordonné par voie nerveuse et par voie hormonale. Ainsi chez les Mammifères, outre les plexus nerveux, trois hormones gastro-intestinales essentielles interviennent, la gastrine, la sécrétine et la cholécystokinine.

Il existe cependant des animaux dépourvus d'appareil digestif. Ce sont généralement des animaux parasites vivant dans un hôte. Leur environnement est riche en molécules simples directement assimilables. Il s'agit par exemple de la lumière intestinale pour le Ténia, Cestode vivant fixé à la paroi intestinale des Mammifères grâce à des crochets, ou de l'hémolymphe pour la Sacculine, Cirripède vivant fixée au corps du Crabe vert par un réseau d'expansions appelées racines. Ils se nourrissent par absorption directe de molécules simples à travers leur tégument.

Bibliographie et sitographie

Livres

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale*. Dunod. 2015. 219 p.. *Sciences sup.* [978-2-10-071233-5]

Michel Rieutort. *Physiologie animale tome 2, les grandes fonctions*. Masson. 1986. 281 p.. Abrégés. [2-225-80480-X]

Sites internet

François Dart. *Chapitre 5 : Alimentation*. In *François Dart Ce plat pays : La Flandre Maritime [en ligne]*. François Dart. 1998 [date de consultation : 26 février 2018]. Disponible sur : <http://coproweb.free.fr/pagphy/physioan/ch5s4.htm> .

Ch. Debierre, L. Hahn, et Kuhff. *L'appareil digestif*. In *Imago Mundi [en ligne]*. Serge Jodra. 2006 [date de consultation : 26 février 2018]. Disponible sur : <http://www.cosmovisions.com/appareildigestif.htm> .

Olivier Duquesne. *La digestion In DaffyDuke [en ligne]*. Olivier Duquesne. 2002 [date de consultation : 03 mars 2018]. Disponible sur : http://daffyduke.lautre.net/docs/physiologie/physiologie_1.html .

Florent. *L'appareil digestif : origine, structure et évolution*. In *eBiologie [en ligne]*. eBiologie. [date de consultation : 26 février 2018]. Disponible sur : <https://www.ebiologie.fr/cours/s/72/1-appareil-digestif-origine-structure-et-evolutio> .

Sandrine Heusser. *Semaine 26-2017*. In *Codex virtualis [en ligne]*. Sandrine Hesseur. 2017 [date de consultation : 26 février 2018]. Disponible sur : <https://codexvirtualis.fr/codex/semaine-26-2017> .

Sandrine Heusser. *Semaine 33-2017*. In *Codex virtualis [en ligne]*. Sandrine Heusser. 2017 [date de consultation : 26 février 2018]. Disponible sur : <https://codexvirtualis.fr/codex/semaine-33-2017> .

Younes Sahmaoui. *La Digestion*. In *Biologie [en ligne]*. Hasna Bikitane. 2014 [date de consultation : 3 mars 2018]. Disponible sur : <http://biolojiesv.blogspot.fr/2014/05/la-digestion.html> .

Pierre Stouff. *Je mange, je bois... je grossis, je maigris, je rejette des déchets*. In *Sciences de la Vie et de la Terre - Points de vue et ouvertures [en ligne]*. Pierre Stouff. 2002 [date de consultation : 26 février 2018]. Disponible sur : <http://pst.chez-alice.fr/svtiufm/mange.htm> .

Les glandes de l'appareil digestif des animaux

Quentin Amnouché

<quentin.amnouché@etu.univ-st-etienne.fr>

Amélie Duroux <amelie.duroux@etu.univ-st-etienne.fr>

Victoria Liotier <victoria.liotier@etu.univ-st-etienne.fr>

Charlotte Robillard

<charlotte.robillard@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

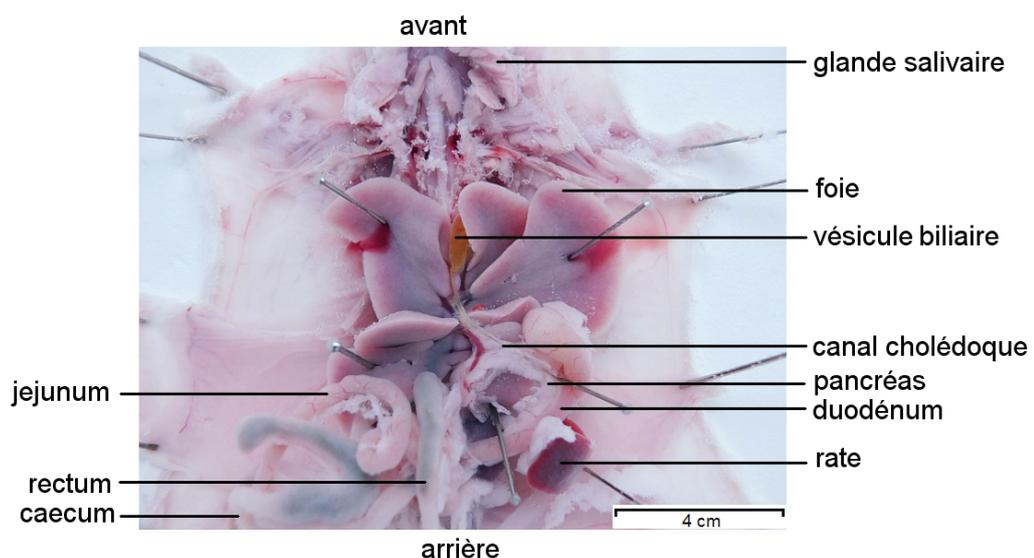
Les êtres vivants sont des systèmes ouverts du point de vue thermodynamique. Ils réalisent des échanges de matière et d'énergie avec leur environnement.

Les animaux sont des êtres vivants hétérotrophes pour le carbone, c'est-à-dire utilisant des molécules organiques comme source de carbone, et chimiotrophes, ce qui signifie qu'ils extraient l'énergie de liaisons chimiques. Les apports de matière et d'énergie sont réalisés par la fonction d'alimentation, l'une des fonctions de nutrition avec les fonctions d'échange des gaz respiratoires et d'excrétion.

L'alimentation consiste en :

- la prise alimentaire, prélèvement de nourriture dans l'environnement ;
- la digestion, traitements physique et chimique des aliments aboutissant à la réduction des dimensions des particules alimentaires et à une simplification moléculaire ;
- l'absorption, transfert des molécules simples issues de la digestion du milieu extérieur au milieu intérieur ;
- l'élimination des particules et molécules non digestibles sous forme de fécès.

Figure 1. Anatomie de l'appareil digestif de la Souris en vue ventrale



La fonction d'alimentation est réalisée par l'appareil digestif. Il est formé d'un tube digestif, ensemble d'organes creux, généralement ouvert à chaque extrémité par des orifices qui sont la bouche et l'anus, et fréquemment de glandes individualisées.

Chez les Mammifères, le tube digestif comporte successivement la cavité buccale, l'œsophage, l'estomac, l'intestin grêle et le gros intestin. Il est associé à des glandes salivaires, au foie et au pancréas. Chez les Eurthropodes et les Eumollusques, le tube digestif est formé de trois régions appelées stomodeum, mésentéron et proctodeum et comporte fréquemment un ensemble de diverticules, l'hépatopancréas.

Les glandes sont des structures anatomiques constituées de cellules sécrétrices, spécialisées dans la synthèse de molécules et leur libération. Les cellules sécrétrices peuvent être groupées en unités individualisées comme les glandes, mais aussi dispersées parmi d'autres cellules dans les organes. Selon le site où les produits élaborés par les cellules sécrétrices sont libérés, sont distinguées :

- les cellules exocrines, déversant les substances synthétisées dans un canal évacuateur ouvert sur le milieu extérieur ;
- les cellules endocrines, déversant les molécules produites dans le milieu intérieur.

Quelles sont les glandes de l'appareil digestif ?

Quelle est leur structure et que produisent-elles ?

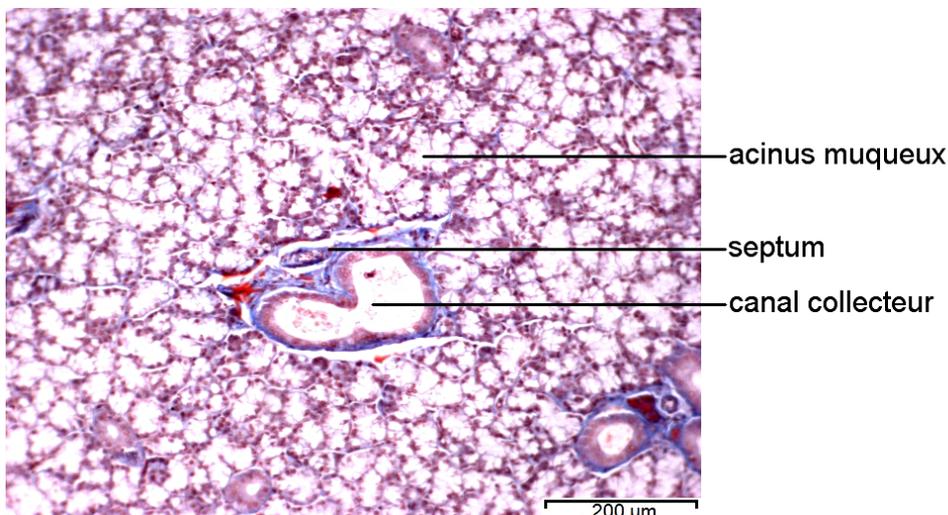
Quels sont leurs rôles dans la fonction d'alimentation ?

Des glandes sécrétant des substances muqueuses

... imprégnant les aliments

Chez les Mammifères comme le Rat, les glandes digestives les plus antérieures sont les glandes salivaires, paires. Selon leurs localisations sont distinguées les glandes sublinguales, situées entre la mandibule et la base de la langue, les glandes sous-maxillaires localisées dans l'axe des mandibules et les glandes parotides positionnées en arrière, à l'avant des oreilles. Toutes sont en relation avec la cavité buccale par l'intermédiaire de canaux évacuateurs, ce sont donc des glandes exocrines.

Figure 2. Glande sublinguale de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La glande sublinguale est constituée d'unités sécrétrices en forme de goutte, comprenant des cellules d'allure pyramidale. Elles correspondent à des acinus, dont la lumière communique avec de petits canaux. Ils sont entourés de tissu conjonctif fibreux dans lequel courent des vaisseaux sanguins. Les cellules des acinus possèdent un cytoplasme clair et leur apex semble vacuolisé. Des granules groupés en amas y sont en fait temporairement accumulés, contenant de la mucine, mélange de protéines glycosylées. Cette organisation est caractéristique des cellules sécrétrices de mucus, substance visqueuse résultant du mélange de mucine et d'eau.

La glande sous-maxillaire est également formée d'unités sécrétrices acineuses. Certaines sont muqueuses, mais d'autres sont formées de cellules à cytoplasme fortement coloré et à apex finement granuleux. Il s'agit de cellules séreuses, réalisant la synthèse et la libération de protéines. D'autres encore comportent à la fois des cellules muqueuses et des cellules séreuses.

La glande parotide est pour sa part principalement séreuse.

Outre les glandes salivaires individualisées, la paroi de la cavité buccale comporte de petits groupes de cellules sécrétrices. Elles sont seules présentes chez les Téléostéens et les Lissamphibiens.

Les glandes et les cellules décrites produisent la salive, un liquide imprégnant les aliments. Elle est majoritairement composée d'eau, d'ions inorganiques, de mucine et d'enzymes, notamment d'amylase, de lipase et de lysozyme antibactérien, mais aussi d'anticorps. Le mélange des aliments fragmentés et de la salive produit le bol alimentaire. La production de salive varie selon le régime alimentaire, en particulier les animaux herbivores produisent d'importantes quantités de salive en relation avec une mastication longue.

Le mucus salivaire humidifie et lubrifie également les muqueuses buccale et labiale. Ce type de liquide est également présent dans les autres organes du tube digestif.

Quelles sont ses fonctions ?

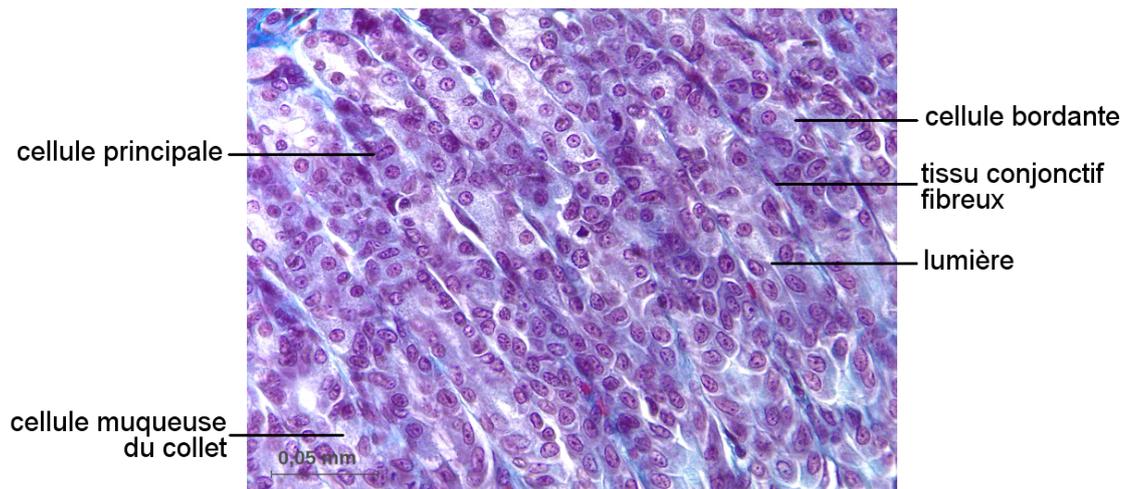
... protégeant l'épithélium digestif

Chez les Vertébrés, la paroi du tube digestif est constituée de tuniques concentriques, qui sont de la lumière vers la périphérie :

- la muqueuse, comportant un épithélium soutenu par un chorion conjonctif et des fibres musculaires lisses formant la musculaire de la muqueuse ;
- la sous-muqueuse, conjonctive ;
- la musculaire représentée par deux tuniques de fibres musculaires lisses, circulaire et longitudinale ;
- la séreuse.

La lumière de l'estomac contient une solution acide dans laquelle des enzymes sont présentes, agressive pour la muqueuse. Comment est-elle protégée ?

Figure 3. Estomac de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)

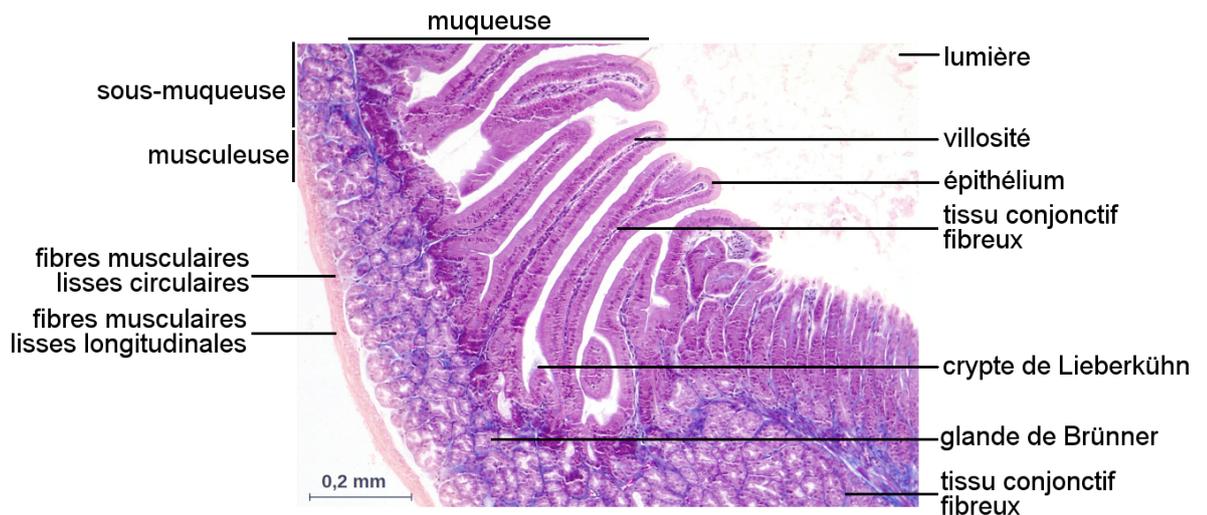


L'épithélium de l'estomac développe des invaginations tubuleuses s'enfonçant dans le chorion. Il est essentiellement constitué de cellules sécrétrices, en surface comme dans la profondeur, les invaginations correspondant à des glandes gastriques. Parmi les cellules sécrétrices figurent de nombreuses cellules muqueuses. Elles sont présentes à la surface de la muqueuse dans tout l'estomac, ainsi que dans les glandes des régions du cardia et du pylore.

Le mucus sécrété tapisse la surface de la muqueuse et la protège de l'acidité et des activités enzymatiques.

Le duodénum recevant le chyme provenant de l'estomac, sa lumière contient également une solution aqueuse acide. Elle est par ailleurs riche en enzymes.

Figure 4. Duodénum de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



De même que l'épithélium de l'estomac, l'épithélium du duodénum forme des invaginations. Il s'agit de glandes dites de Brunner, qui envahissent la sous-muqueuse. Ce sont des glandes tubuleuses ramifiées et contournées qui s'ouvrent entre deux cryptes de Lieberkühn. Leurs cellules sont étroites et hautes, et possèdent un abondant cytoplasme peu coloré, renfermant des amas granuleux apicaux. Les glandes de Brunner sécrètent un mucus abondant et basique. Des cellules muqueuses isolées sont également présentes dans l'épithélium des villosités et des cryptes de Lieberkühn.

Le mucus produit, réparti à la surface de l'épithélium, contribue à la neutralisation de l'acidité du chyme provenant de l'estomac et à la protection vis-à-vis de la dégradation enzymatique.

L'appareil digestif comporte donc des glandes individualisées, incluses dans les organes ou des cellules sécrétrices dispersées dans l'épithélium de revêtement du tube digestif, à fonction exocrine. Elles produisent et libèrent en particulier les constituants d'un mucus imprégnant et lubrifiant les particules alimentaires, facilitant ainsi leur déplacement dans la lumière digestive, ou jouant un rôle protecteur.

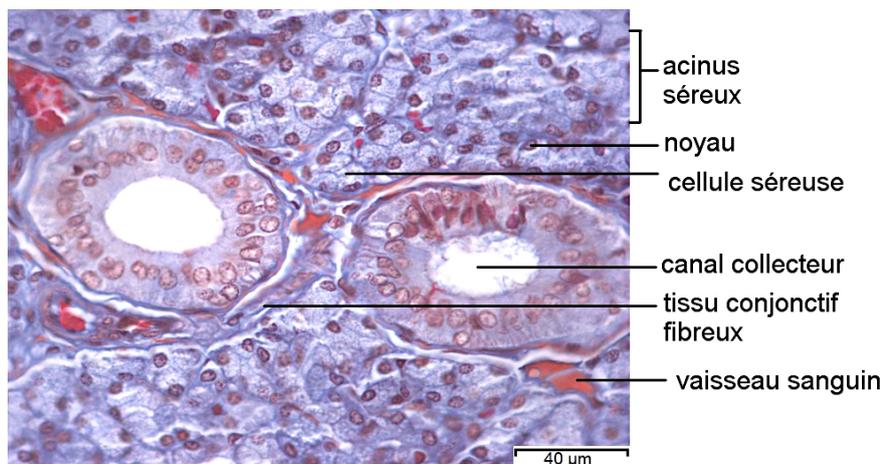
Les glandes salivaires, mais également les glandes gastriques, comportent également des unités et des cellules sécrétrices séreuses. Quelles sont leurs fonctions ?

Des glandes sécrétant des substances enzymatiques

Les enzymes sont des catalyseurs protéiques spécifiques. Ce sont les acteurs principaux de la digestion chimique des macromolécules constitutives des aliments, réalisant leur hydrolyse en molécules simples et assimilables.

... et anatomiquement individualisées

Figure 5. Glande parotide de Lapin en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)

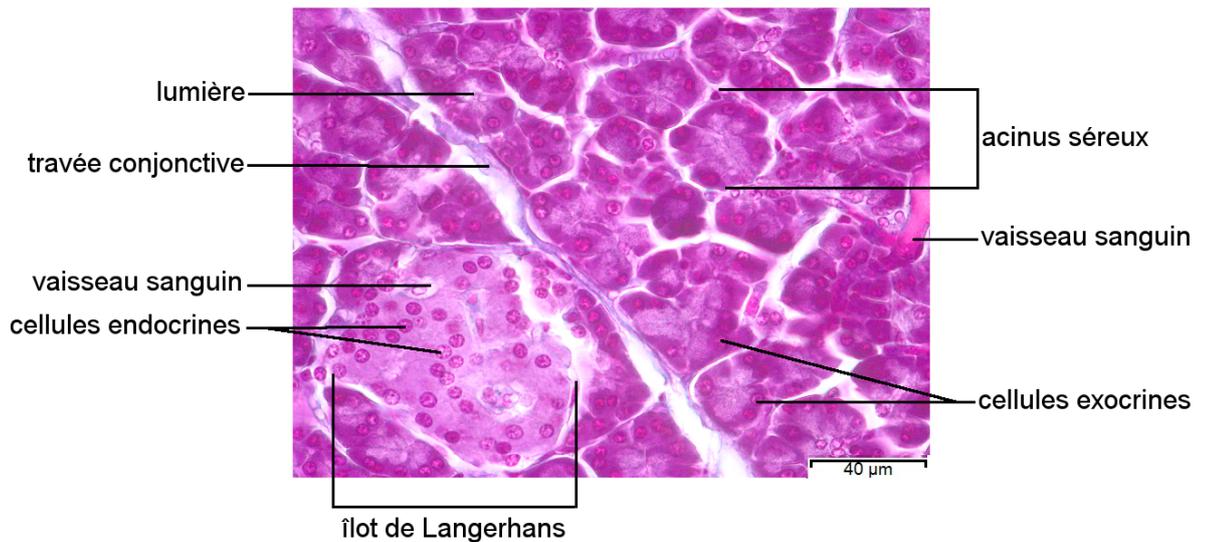


Les glandes salivaires des Mammifères comportent des unités sécrétrices acineuses, en forme de goutte et dont les cellules sont pyramidales. Dans les glandes parotides et dans une moindre mesure dans les glandes sous-maxillaires, certaines cellules sécrétrices possèdent un abondant cytoplasme très coloré et contenant de nombreux granules fins. Leur noyau est sphérique. Il s'agit de cellules séreuses, réalisant la synthèse et la libération de protéines, en l'occurrence d'enzymes impliquées dans la digestion comme l'amylase. Les enzymes viennent s'ajouter au mucus produit par les unités sécrétrices muqueuses pour former la salive.

Les unités sécrétrices sont agencées en lobules délimités par des cloisons conjonctives dans lesquelles courent des canaux collecteurs de diamètre important, ainsi que des vaisseaux sanguins et des nerfs. Les canaux collecteurs convergent en canaux évacuateurs déversant la salive dans la cavité buccale.

Dans la région abdominale des Mammifères, une autre glande digestive est présente, le pancréas.

Figure 6. Pancréas de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



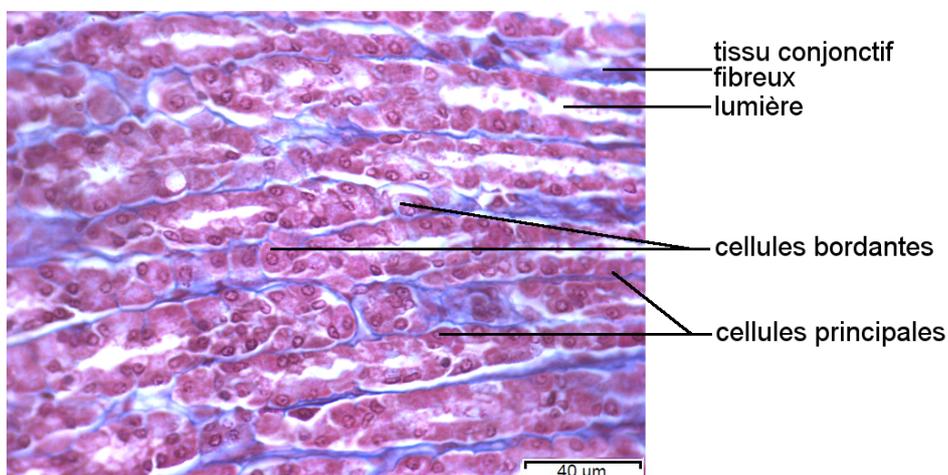
Le pancréas est une glande lobulée et enveloppée d'une fine capsule de tissu conjonctif fibreux. Elle est en continuité avec les cloisons délimitant les lobules. L'essentiel de l'organe est représenté par des unités sécrétrices acineuses et séreuses, drainées par des canaux convergeant pour former des canaux de plus en plus importants. Finalement, cette glande exocrine déverse ses sécrétions dans le duodénum par un canal pancréatique. Elles constituent le suc pancréatique composé d'eau, d'électrolytes en particulier d'ions bicarbonates et de multiples enzymes, protéases, glycosidases, lipases et nucléases. Les granulations cytoplasmiques des cellules séreuses correspondent à des grains de zymogène, vésicules de stockage temporaire des enzymes synthétisées. Leur contenu est libéré par exocytose. Dans le cas de la trypsine et de la chymotrypsine, deux protéases, l'exocytose libère des précurseurs inactifs, respectivement le trypsinogène et le prochymotrypsinogène. Dans le duodénum, une enzyme active la trypsine qui elle-même active la chymotrypsine.

Si le pancréas des Mammifères est un organe individualisé, d'autres groupes de Vertébrés comme les Téléostéens possèdent un pancréas diffus, formé de sous-unités dispersées à la surface de l'intestin.

... ou incluses dans le tube digestif

Le contenu de la lumière de l'estomac des Mammifères est acide et contient des enzymes. Quelles sont leurs origines ?

Figure 7. Estomac de rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



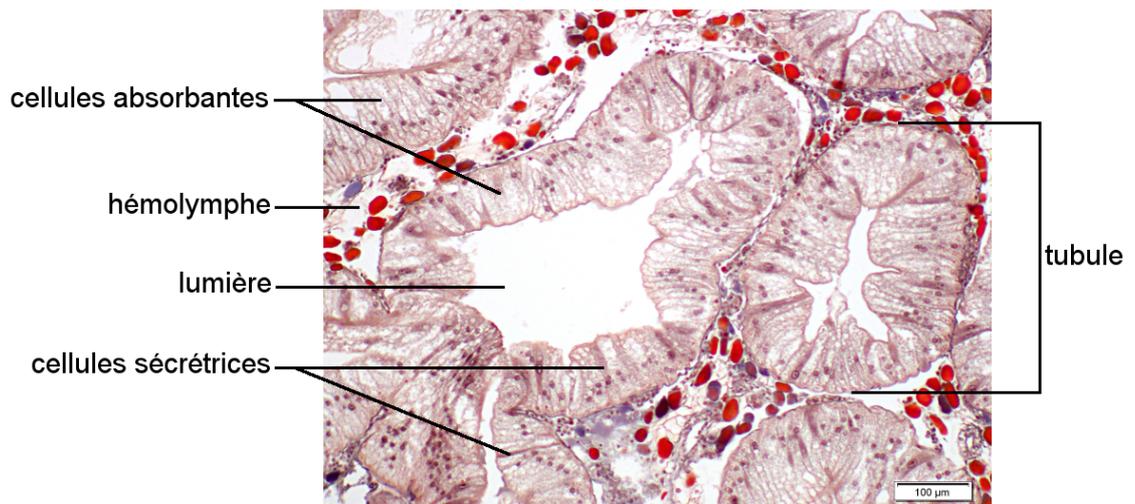
Les glandes gastriques comportent, outre des cellules muqueuses, des cellules séreuses appelées cellules principales. Elles produisent le précurseur d'une enzyme protéolytique, le pepsinogène à l'origine de la pepsine. L'activation du précurseur est due à l'acidité du milieu. Elles élaborent également une lipase hydrolysant les triglycérides. Le liquide issu de l'activité des glandes gastriques est le suc gastrique. Acide, il est un mélange de mucus et d'enzymes dont la nature est liée au régime alimentaire. Ainsi, la pepsine est principalement présente chez les Mammifères carnivores dont le régime alimentaire est riche en protéines.

Dans l'intestin grêle, l'épithélium forme des invaginations appelées cryptes de Lieberkühn, situées entre les villosités. Elles comportent des cellules sécrétrices dispersées, les cellules de Paneth. Elles produisent du lysozyme, enzyme antibactérienne.

Ainsi, les unités sécrétrices de la muqueuse digestive, de même que les cellules sécrétrices isolées contribuent à la digestion des molécules d'origine alimentaire au même titre que les enzymes du suc pancréatique. Elles interviennent aussi dans la protection vis-à-vis des bactéries. Par leur action, le bol alimentaire de la cavité buccale est successivement transformé en chyme dans l'estomac et chyle dans l'intestin.

Les Euarthropodes et les Eumollusques ne possèdent pas de glandes digestives individualisées, exception faite de glandes salivaires. En revanche leur tube digestif moyen développe des diverticules parfois nombreux, constituant un hépatopancréas.

Figure 8. Hépatopancréas de Crabe en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Chez le Crabe, l'hépatopancréas est formé de tubules ramifiés, dont la paroi est constituée par un épithélium simple et prismatique. Il comporte des cellules à cytoplasme fortement coloré et granuleux, intercalées entre des cellules à cytoplasme clair. Toutes possèdent généralement une bordure en brosse. Les premières sont des cellules sécrétrices et les secondes des cellules absorbantes. Les cellules sécrétrices sont de type exocrine et séreux. Elles synthétisent des enzymes digestives qu'elles libèrent dans la lumière des tubules. Il s'agit de protéases, de glycosidases et de lipases, assurant respectivement l'hydrolyse des protéines, des glucides et des lipides issus de l'alimentation. Les cellules absorbantes sont parfois impliquées dans le stockage de molécules énergétiques.

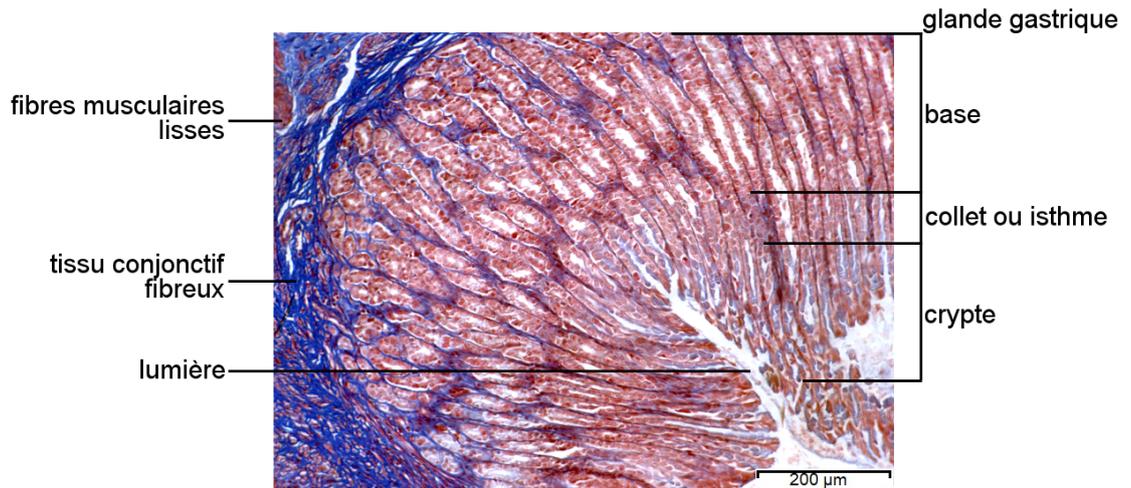
Selon les espèces et les régimes alimentaires, la nature et la localisation des enzymes hépatopancréatiques varient. Ainsi, chez les Arachnides et les Gastéropodes herbivores, la digestion des molécules alimentaires est principalement intracellulaire, localisée dans les cellules absorbantes qui réalisent leur phagocytose.

Finalement, que les enzymes digestives soient produites par des glandes individualisées, incluses dans la paroi du tube digestif ou par des cellules isolées, elles sont principalement déversées dans la lumière du tube digestif et déterminent une digestion chimique extracellulaire.

Des glandes sécrétant des substances conditionnant la digestion

Si les enzymes sont les acteurs essentiels de la digestion chimique, leur activité est généralement dépendante des conditions dans lesquelles elle est exercée, en particulier du pH et de l'accessibilité de leurs substrats. Comment ces conditions sont-elles mises en place ?

Figure 9. Estomac de rat en coupe en coupe transversale (Collection de L'ENS de Lyon)

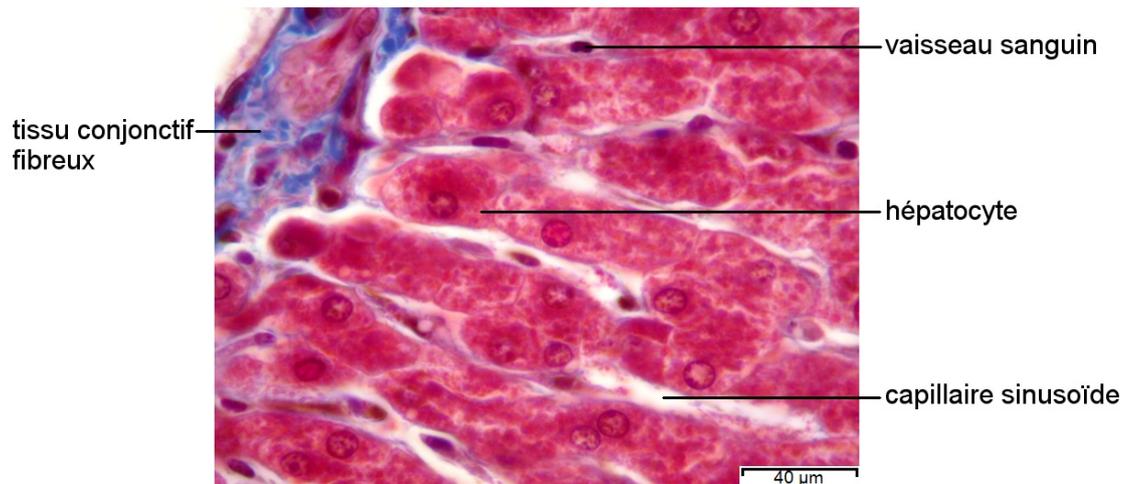


Les glandes gastriques, outre les enzymes et le mucus, produisent de l'acide chlorhydrique. Les cellules responsables sont de forme arrondie, ont un noyau central sphérique et un cytoplasme clair. Elles sont appelées cellules bordantes ou pariétales. L'acide chlorhydrique provoque l'acidification du contenu de la lumière de l'estomac. Il permet la conversion du pepsinogène libéré par les cellules principales en pepsine, et favorise son action. Elles produisent aussi un facteur intrinsèque nécessaire à l'absorption de la vitamine B12.

Les glandes gastriques apparaissent régionalisées en relation avec la distribution des différentes cellules sécrétrices. Sous les cryptes muqueuses, elles comportent :

- un collet ou isthme, dans lequel des cellules muqueuses sont présentes ainsi que des cellules indifférenciées subissant des divisions mitotiques ;
- une base située en profondeur comportant essentiellement des cellules principales et bordantes.

Figure 10. Foie de Porc en coupe transversale (Collection de L'ENS de Lyon)



Le foie est une glande digestive des Vertébrés localisée dans l'abdomen. Chez les Mammifères, il est formé de plusieurs lobes entourés d'une capsule de tissu conjonctif fibreux. Il est constitué de lobules délimités et solidarisés par des travées de tissu conjonctif fibreux. Les lobules sont les unités structurales et fonctionnelles du foie, au sein desquelles les hépatocytes sont agencés en lames, rayonnant autour d'une veine qualifiée de centrolobulaire. Le foie reçoit du sang provenant du cœur par l'intermédiaire d'une artère hépatique, et issu de l'intestin grâce à une veine porte hépatique. Les ramifications de ces artère et veine sont présentes dans les travées conjonctives situées entre les lobules, dans des espaces dits portes. Le sang de ces vaisseaux circule ensuite dans des capillaires discontinus situés entre les lames d'hépatocytes, jusqu'aux veines centrolobulaires, avant de rejoindre la veine sus-hépatique. Les hépatocytes produisent la bile, solution composée d'eau, d'ions inorganiques, de sels biliaires ainsi que de cholestérol et de déchets du métabolisme. Temporairement stockée dans la vésicule biliaire, elle est déversée dans le duodénum où elle provoque une émulsification des lipides, les rendant accessibles aux lipases pancréatiques agissant en solution aqueuse.

Parmi les Euarthropodes figurent des Insectes se nourrissant de sang qualifiés d'hématophages, comme de nombreux Moustiques femelles. De manière générale, leurs glandes salivaires produisent des substances anticoagulantes, c'est-à-dire inhibant la capacité du sang à former des caillots obturant des plaies dans la paroi des vaisseaux sanguins. Le sang coagule plus lentement en conservant sa viscosité. De même les glandes salivaires des Sangsues hématophages produisent une substance anticoagulante, l'hirudine, ainsi qu'un anesthésiant.

Les Mammifères ruminants pour leur part produisent une salive contenant de l'urée, favorisant la croissance des bactéries symbiotiques présentes dans leur panse.

Ainsi, l'appareil digestif comporte des glandes, unités sécrétrices ou cellules sécrétrices isolées synthétisant et libérant des produits favorisant l'action des enzymes digestives. Certaines plus spécifiques sont à l'origine de substances ayant un rôle dans la prise alimentaire.

Les structures sécrétrices exocrines sont nombreuses dans l'appareil digestif. Comment leurs fonctionnements sont-ils coordonnés ?

Existe-t-il des structures endocrines dans l'appareil digestif ?

Des glandes sécrétant des substances coordonnant le fonctionnement des organes digestifs

Parmi les glandes, unités sécrétrices et cellules sécrétrices de l'appareil digestif figurent des structures endocrines, bien connues chez les Vertébrés. À l'instar des cellules exocrines, les cellules endocrines

possèdent un phénotype sécréteur avec un cytoplasme abondant, hétérogène en raison de la présence de granulations correspondant à des grains de sécrétion. Les produits libérés transitent dans le milieu intérieur, soit localement par l'intermédiaire du liquide interstitiel, soit sur de longues distances grâce au liquide circulant.

Quelles sont les structures concernées et les rôles des substances produites ?

Des cellules endocrines isolées

Les glandes gastriques de la région du pylore, outre des cellules exocrines muqueuses et séreuses ou sécrétant de l'acide chlorhydrique, comportent des cellules G peu nombreuses. Elles produisent une hormone, la gastrine, stimulant la production d'acide chlorhydrique par les glandes gastriques, d'enzymes par le pancréas ainsi que la motricité digestive.

De la même manière, l'épithélium du duodénum comporte des cellules endocrines dites cellules S, produisant et libérant une hormone appelée sécrétine. Elle entraîne la libération d'ions bicarbonates par le pancréas permettant la neutralisation de l'acidité du chyme provenant de l'estomac. Des cellules I sont également présentes, sécrétant de la cholécystokinine (CCK). Cette hormone est libérée avec l'ingestion alimentaire et en présence de lipides et de peptides dans la lumière duodénale. Elle stimule la production des enzymes par le pancréas et la libération de la bile par la vésicule biliaire.

Des cellules endocrine groupées

Chez les Mammifères, le pancréas est une glande mixte, exocrine produisant le suc pancréatique et endocrine. Les cellules endocrines sont groupées en îlots de Langerhans richement irrigués par des capillaires sanguins. Elles possèdent un cytoplasme pâle et un noyau rond. Selon les hormones qu'elles produisent, plusieurs types de cellules endocrines sont distingués. Parmi eux figurent les cellules alpha sécrétant le glucagon, hormone hyperglycémiant, et les cellules bêta sécrétant l'insuline, hormone hypoglycémiant. Le réseau capillaire dense des îlots de Langerhans assure la prise en charge des hormones.

Conclusion

Les glandes sont formées de cellules sécrétrices responsables de la production et de la libération de composés muqueux, enzymatiques ou hormonaux.

L'appareil digestif comporte des glandes individualisées, des unités sécrétrices et des cellules sécrétrices incluses dans les organes. Le mucus produit par ces structures imprègne les aliments, facilitant leur transit, humidifie la muqueuse digestive et joue un rôle protecteur. Les enzymes synthétisées assurent la digestion chimique des molécules d'origine alimentaire, les transformant en molécules plus petites. Quant aux hormones, elles sont impliquées dans le contrôle du fonctionnement de l'appareil digestif et plus généralement du métabolisme.

Le système glandulaire digestif exocrine contribue principalement à la digestion, transformant les aliments ingérés en molécules assimilables par l'organisme. Il est à l'origine des divers sucs agissant sur les aliments, les convertissant en bol alimentaire puis en chyme et en chyle. Les produits synthétisés par les cellules sécrétrices varient avec le régime alimentaire, qu'il s'agisse d'enzymes ou d'autres substances comme les molécules anticoagulantes.

L'activité glandulaire de l'appareil digestif est étroitement coordonnée avec ses autres activités comme le traitement mécanique réalisé par la bouche et l'estomac principalement, et la motricité assurant le transfert du contenu de la lumière d'un organe du tube digestif à l'autre.

Bibliographie et sitographie

Livres

Stephan D. Bresnick. *Biologie*. De Boeck. 2004. 318 p.. [9782804144098]

Sadasivam Kaushik, Jean Guillaume, Pierre Bergot, et Robert Métallier. *Nutrition et alimentation des poissons et des crustacés*. Quae. 1999. 491 p.. *Du labo au terrain*. [978-2-7380-0810-7]

Yves Turquier. *L'organisme dans son milieu tome 1, les fonctions de nutrition*. Doin. 1990. 352 p.. [978-2-7040-0620-5]

Günter Vogel et Hartmunt Angermann. *Atlas de la biologie*. Librairie générale française. 1994. 586 p.. *La pochothèque, Encyclopédies d'aujourd'hui* . [2-253-06451-3]

Paul-Richard Wheater, Barbara Young, Géraldine O'Dowd, et Phillip Woodford. *Atlas d'histologie fonctionnelle de Wheater*. 3ème édition. De Boeck supérieur. 2015. 455 p.. [9782807300408]

Articles

Emma Albert, Anaïs Cattrat, Maxence Decellières, et Eddy Renaud-Goud. *L'hépatopancréas des Mollusques et Arthropodes. Petites questions de physiologie*. Sandrine Heusser - Université Jean-Monnet de Saint-Etienne. 2017. 81-90.

Sites internet

Daniel Balas. *Histologie l'estomac. In Formation professionnelle, enseignement, recherches associées [en ligne]*. Daniel Balas. 2010 [date de consultation : 16 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.db-gersite.com/HISTOLOGIE/EPITHDIG/estomac/estomac.htm>.

Francis Canon. *Spécificités histologiques de l'estomac. in Physiologie des systèmes intégrés, les principes et fonctions - Unisciel [en ligne]*. Université de technologie de Compiègne. 2016 [date de consultation : 01 mars 2018]. Disponible sur : <http://ressources.unisciel.fr/physiologie/co/grain6b2.html> .

Julie Dencœud. *Les glandes salivaires : exemple de glandes exocrines acineuses composées. in Les tissus animaux - Unisciel [en ligne]*. Université de Lille 1. 2016 [date de consultation : 01 mars 2018]. Disponible sur : http://histologique.univ-lille1.fr/cours/co/chap2_2_2.html .

Jean-François Deneff. *Le système digestif : l'estomac / l'intestin grêle. in Université Catholique de Louvain [en ligne]*. Université Catholique de Louvain. [date de consultation : 14 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.isto.ucl.ac.be/safe/digest.htm> .

Max Vachon et Roland Legendre. *Arthropodes. In Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 03 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/arthropodes/>.

Les fonctions de l'intestin grêle des Mammifères

Ophélie Bouchut

<ophelie.bouchut@etu.univ-st-etienne.fr>

Tulay Kucuk <tulay.kucuk@etu.univ-st-etienne.fr>

Marine Sanchez

<marine.sanchez2@etu.univ-st-etienne.fr>

Auriane Torris <auriane.torris@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Mammifères sont des animaux du groupe des Vertébrés. Les Vertébrés possèdent notamment une colonne vertébrale constituée de vertèbres osseuses ou cartilagineuses, un système nerveux central dorsal et développé, un appareil circulatoire ventral et clos comportant un cœur assurant la propulsion du sang. Parmi les Vertébrés, les Mammifères sont représentés par une trentaine d'ordres, environ 150 familles, 1200 genres et 5000 espèces. Ce sont des animaux dont les femelles portent des mamelles, qui réalisent leurs échanges gazeux respiratoires avec l'air par des poumons. Ils sont homéothermes, leur température corporelle est indépendante de celle du milieu extérieur.

L'appareil digestif est le dispositif anatomique assurant la fonction d'alimentation par laquelle les animaux obtiennent la matière et l'énergie nécessaires à leur métabolisme. Chez les Mammifères, l'appareil digestif est formé d'un tube digestif comportant de l'avant vers l'arrière la bouche, l'œsophage, l'estomac, l'intestin grêle, le gros intestin, et de glandes digestives correspondant aux glandes salivaires, au foie et au pancréas. L'intestin grêle est situé dans la cavité abdominale dont il occupe une part importante du volume.

Quelles sont les fonctions de l'intestin grêle chez les Mammifères ?

En quoi la structure de l'intestin grêle est-elle adaptée à ses fonctions ?

Quelles sont les interactions de l'intestin grêle avec les autres organes ?

L'intestin grêle des Mammifères : un organe de l'appareil digestif

L'intestin grêle : une région du tube digestif reliée au foie et au pancréas

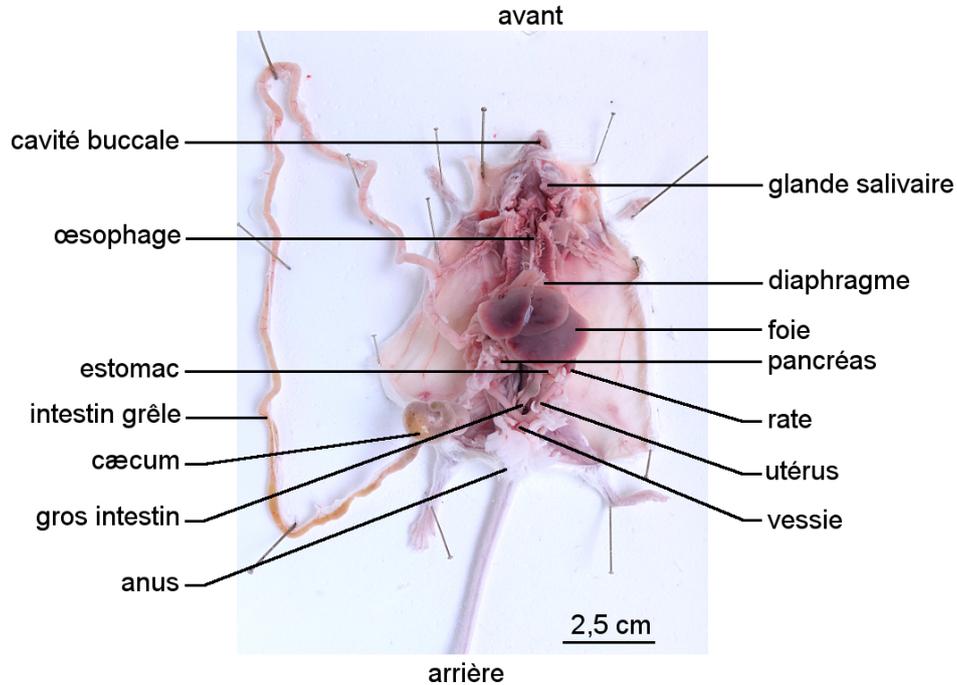
L'appareil digestif est le dispositif anatomique assurant :

- la prise alimentaire et l'ingestion de la nourriture, entrée des aliments dans le tube digestif ;
- la digestion, traitement mécanique et enzymatique conduisant à la réduction des dimensions des particules alimentaires et à la simplification des molécules qui les constituent ;
- l'absorption des molécules issues de la digestion, transfert de la lumière du tube digestif vers le milieu intérieur ;

- l'élimination des substances non digérées et non assimilées sous forme de fecès.

L'appareil digestif présente des variations selon les espèces.

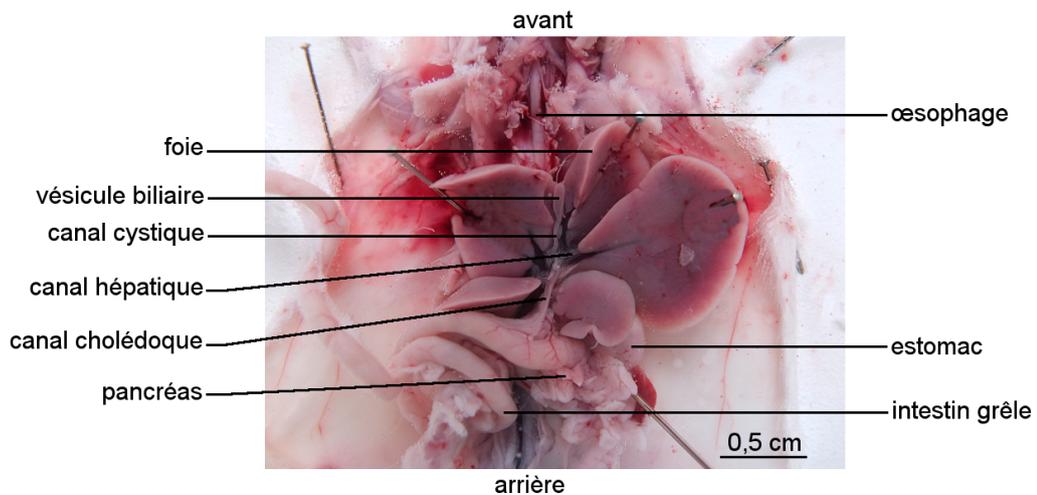
Figure 1. Anatomie de l'appareil digestif de la Souris en vue ventrale



Le tube digestif de la Souris, et des Mammifères plus généralement, comporte de l'avant vers l'arrière :

- la bouche munie de dents, constituant le site d'entrée des aliments dans le tube digestif et du début de la digestion grâce à la mastication et à l'action des enzymes salivaires ;
- l'oesophage, tube creux transférant le bol alimentaire de la bouche à l'estomac, courant dans le cou et le thorax entre la trachée ventrale et la colonne vertébrale dorsale ;
- l'estomac poursuivant la digestion par brassage du bol alimentaire et action d'enzymes, et transformant le bol alimentaire en une bouillie appelée chyme ;
- l'intestin grêle terminant la digestion enzymatique des molécules d'origine alimentaire et réalisant l'absorption des molécules simples qui en résultent ;
- le gros intestin, modelant et évacuant les substances non digestibles, absorbant l'eau et quelques vitamines.

Figure 2. Anatomie de la région gastro-intestinale de la Souris en vue ventrale

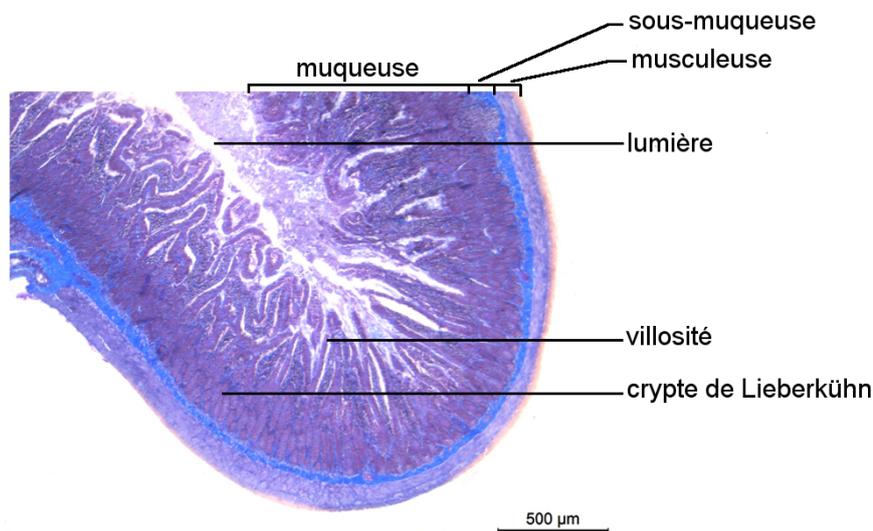


L'intestin grêle est la région du tube digestif comprise entre l'estomac et le côlon, première partie du gros intestin. Il se présente comme un tube abdominal contourné et enroulé dont la longueur varie selon les espèces.

Dans sa partie antérieure, il est relié au foie par l'intermédiaire du canal cholédoque et au pancréas par un canal pancréatique.

L'intestin grêle : un organe creux à paroi formée de quatre tuniques concentriques

Figure 3. Duodénum de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



À l'instar de tous les organes du tube digestif des Vertébrés, la paroi de l'intestin grêle des Mammifères est formée de quatre tuniques concentriques. De la lumière vers la périphérie, il s'agit de :

- la muqueuse ;
- la sous-muqueuse ;
- la musculieuse ;

- la séreuse.

Au contact de la lumière, la muqueuse est constituée d'un épithélium de revêtement simple et prismatique reposant sur un chorion de nature conjonctive. Elle forme des replis en doigts de gant appelés villosités et des creux appelés cryptes de Lieberkühn, dans lesquelles des cellules souches sont présentes.

À l'interface avec la sous-muqueuse, la muqueuse comporte une tunique de cellules musculaires lisses, la musculaire de la muqueuse ou muscularis mucosae.

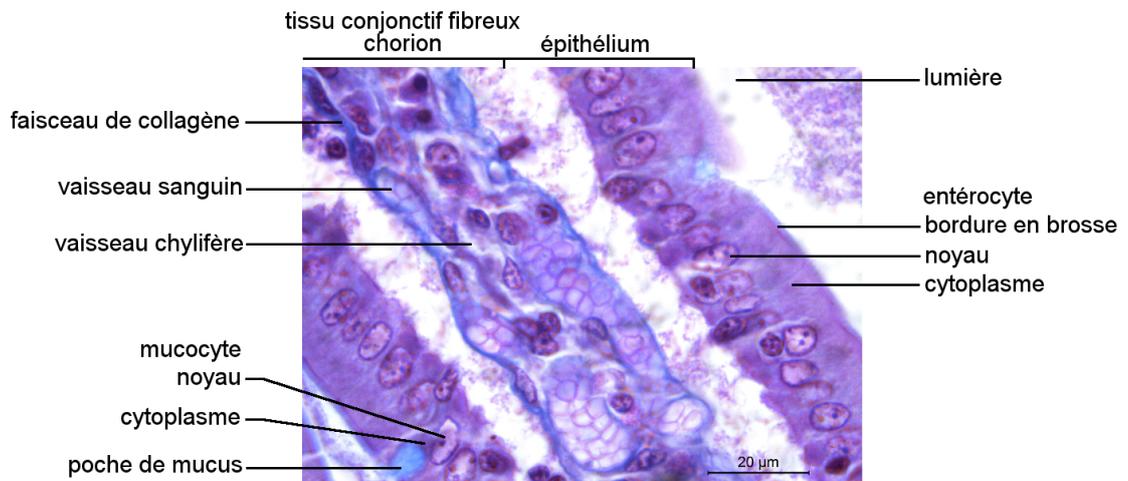
La sous-muqueuse est une couche de tissu conjonctif fibreux entourant la muqueuse. Elle contient des vaisseaux sanguins et lymphatiques ainsi que des nerfs.

La musculuse est située à la périphérie de la sous-muqueuse. Elle est formée de cellules musculaires lisses agencées en deux tuniques : une tunique circulaire interne et une tunique longitudinale externe.

La séreuse correspond au feuillet viscéral du péritoine, elle est tapissée par un mésothélium. Tunique la plus externe, elle est parcourue par de nombreux vaisseaux sanguins, lymphatiques et nerfs.

L'innervation de l'intestin grêle est réalisée par deux ganglions du système nerveux autonome, appelés plexus. Inclus dans la paroi, ce sont le plexus de Meissner situé dans la sous-muqueuse et le plexus d'Auerbach localisé entre les muscles circulaires et les muscles longitudinaux de la musculuse. Ils agissent de manière coordonnée et contrôlent notamment la motilité, les sécrétions et le débit sanguin intestinaux.

Figure 4. Muqueuse de duodénum de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'épithélium comporte deux types cellulaires principaux, les entérocytes et les mucocytes, ainsi que des types cellulaires moins abondants comme les cellules argentaffines, les cellules de Paneth et diverses cellules endocrines.

Les entérocytes sont les cellules les plus nombreuses. Hautes et cylindriques, à noyau ovale et basal, ils possèdent des microvillosités apicales constituant un plateau strié également appelé bordure en brosse. Leur membrane plasmique est recouverte d'un glycocalyx riche en glycoprotéines.

Les mucocytes, également appelés cellules caliciformes, sont des cellules sécrétrices dont l'apex comporte une poche de produits de sécrétion. Elles élaborent du mucus, liquide visqueux composé de mucine, déversé à la surface de l'épithélium.

L'épithélium repose sur du tissu conjonctif fibreux lâche constituant le chorion, ou lamina propria. Il est parcouru par de nombreux vaisseaux sanguins capillaires et vaisseaux lymphatiques portant le nom de vaisseaux chylifères, ainsi que par des nerfs.

L'intestin grêle : un organe comportant trois régions

L'intestin grêle est constitué de trois régions anatomiquement semblables mais de structures tissulaires différentes.

Le duodénum en est la région antérieure, communiquant avec l'estomac. Il est caractérisé par la présence d'abondantes glandes envahissant la sous-muqueuse, appelées glandes de Brünner. Il reçoit les canaux cholédoque et pancréatique qui y déversent respectivement la bile produite par le foie et le suc pancréatique produit par le pancréas exocrine.

Le jéjunum fait suite au duodénum. Il présente de nombreuses villosités augmentant la surface de contact avec le contenu de la lumière. Il est le principal siège de l'absorption.

L'iléon est la partie terminale de l'intestin grêle, situé en aval du jéjunum et amont du côlon.

Quelles sont les principales fonctions de l'intestin grêle en relation avec son organisation ?

L'intestin grêle : un organe spécialisé dans la digestion des molécules alimentaires et l'absorption des substances produites

La digestion intestinale des molécules alimentaires

L'intestin grêle reçoit de l'estomac le chyme, une bouillie issue du malaxage du bol alimentaire et de l'action des enzymes gastriques sur ses constituants.

Le suc pancréatique y est déversé. Il s'agit d'une solution aqueuse contenant des ions bicarbonates et de nombreuses enzymes hydrolysant les glucides, les protéines, les lipides et les acides nucléiques.

Parmi les glycosidases, les amylases sont sécrétées sous forme active. L' α -amylase coupe les liaisons $\alpha(1-4)$ des polymères glucidiques, les transformant en disaccharides ou en oses.

Les protéases sont quant à elles sécrétées sous forme inactive. Le trypsinogène est le précurseur de la trypsine, protéase prédominante, et le chymotrypsinogène celui de la chymotrypsine. Dans le duodénum, le trypsinogène est activé par une entérokinase en forme de la trypsine. La trypsine active alors le chymotrypsinogène en chymotrypsine, une endopeptidase. Les protéases rompent les liaisons peptidiques des polypeptides forment des tripeptides, des dipeptides et des acides aminés.

Les lipases dégradent les lipides. La triglycéride lipase hydrolyse les triglycérides en glycérol, acides gras et monoglycérides. La colipase, activée par la trypsine, favorise les interactions entre la triglycéride lipase et les triglycérides. La phospholipase hydrolyse les phospholipides en acides gras libres et des lysophospholipides.

Cependant, les lipases agissent en solution aqueuse et les lipides sont peu solubles dans l'eau.

La bile est produite par les cellules hépatiques puis stockée temporairement dans la vésicule biliaire à laquelle elle est amenée par les canaux hépatiques convergant vers le canal cystique. Elle est déversée dans le duodénum au moment du repas, par l'intermédiaire du canal cystique et du canal cholédoque. Elle est composée d'eau, d'électrolytes, de cholestérol, de phospholipides, de bilirubine et de sels biliaires, dérivés du cholestérol. Les sels biliaires solubilisent les lipides dans la phase aqueuse du chyme, générant une émulsion permettant l'action des lipases. Les produits de l'hydrolyse forment, avec les sels biliaires, des micelles. Une micelle est un regroupement sphérique de molécules avec une face hydrophile externe et une face hydrophobe interne.

La membrane plasmique de la bordure en brosse des entérocytes comporte les dernières enzymes digestives. Ce sont principalement des disaccharidases transformant les disaccharides en monosaccharides. Les dipeptides et tripeptides peuvent quant à eux être absorbés directement puis hydrolysés dans l'entérocyte.

L'absorption intestinale des substances issues de la digestion

Les molécules issues de la digestion sont absorbées par les entérocytes. Elles y pénètrent au niveau de leur apex, traversent le cytoplasme en subissant éventuellement des modifications, puis sont transférées aux vaisseaux sanguins capillaires ou chylifères du chorion.

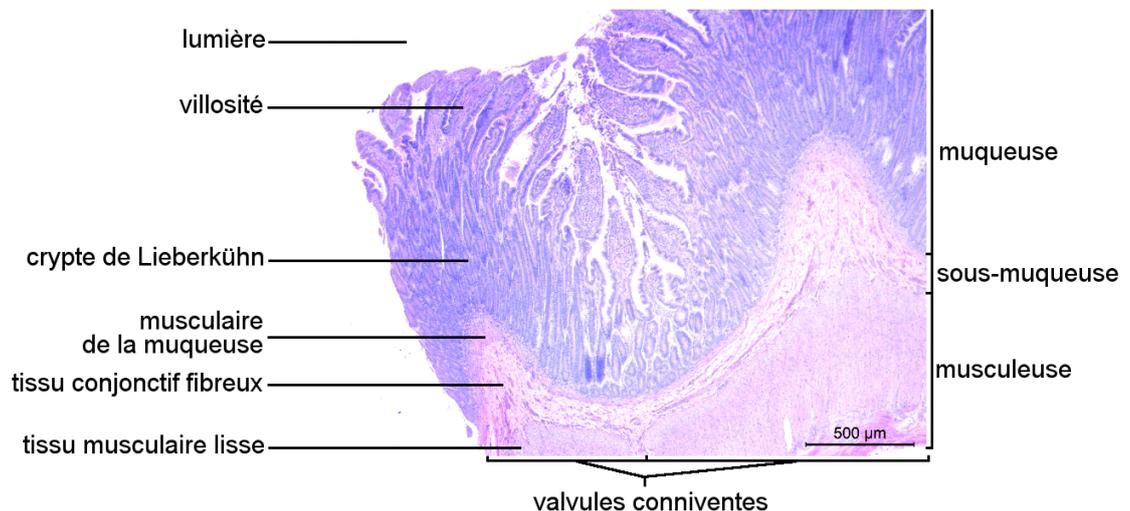
Selon la nature des substances nutritives, les modalités de l'absorption varient :

- la plupart des oses pénètrent dans les entérocytes par diffusion simple, grâce à des symports ose / ion Na^+ ou par un système de transfert couplé à l'activité d'une disaccharidase membranaire ;
- les acides aminés entrent dans les entérocytes par transport actif secondaire dont le moteur est un flux d'ions Na^+ , impliquant quatre dispositifs indépendants prenant chacun en charge l'une des classes d'acides aminés, les dipeptides et les tripeptides empruntant un cinquième dispositif ;
- certains acides gras, le cholestérol et quelques triglycérides pénètrent dans les entérocytes par pinocytose, les micelles entrent par diffusion.

Dans les entérocytes la plupart des oses absorbés sont transformés en glucose et les acides aminés non essentiels sont parfois métabolisés, avant d'être transférés dans les vaisseaux sanguins. Les micelles subissent un remaniement et une incorporation dans des complexes lipoprotéiques appelées chylomicrons, expulsés par exocytose dans les vaisseaux chylifères.

La fonction d'absorption est favorisée par une surface de contact avec le contenu de la lumière élevée. Elle est augmentée à l'échelle de la muqueuse par les villosités et à l'échelle des cellules par les microvillosités, sans que le volume de l'organe soit modifié.

Figure 5. Intestin grêle de grand Mammifère en coupe transversale (Collection de l'Université Jean Monnet)



Chez les grands Mammifères, la paroi de l'intestin grêle forme des valvules conniventes supportant la muqueuse. Ce sont de profonds replis circulaires de la sous-muqueuse qui contribuent à augmenter la surface d'échange à l'échelle de l'organe. Elles sont particulièrement développées dans le jéjunum au niveau duquel les villosités sont de grande taille et l'absorption importante.

Les valvules conniventes permettent également de faire tourner le chyme dans la lumière et de ralentir ainsi sa progression, favorisant l'absorption des substances nutritives.

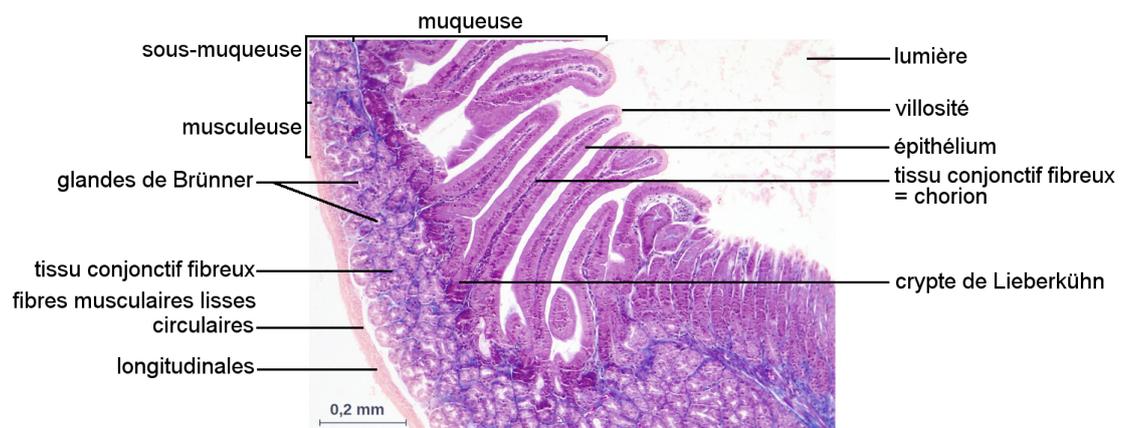
La sécrétion et la motilité, des fonctions de soutien à la digestion et l'absorption

La sécrétion intestinale de mucus et la protection de l'épithélium

L'épithélium de l'intestin grêle comporte des mucocytes, cellules productrices de mucus. Le mucus est une solution aqueuse de consistance visqueuse, contenant de la mucine, une protéine glycosylée.

Le mucus est réparti à la surface de l'épithélium, qu'il protège de l'acidité du chyme provenant de l'estomac ainsi que de l'action des enzymes déversées dans sa lumière.

Figure 6. Duodénum de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Dans le duodénum, la sous-muqueuse contient les glandes de Brünner, tubuleuses, ramifiées et contournées. Elles débouchent dans la lumière entre les villosités. Les glandes de Brünner sécrètent un abondant mucus basique, qui contribue à neutraliser l'acidité du chyme et protège l'épithélium de l'action des enzymes.

La motilité intestinale et la progression du contenu de la lumière

Le péristaltisme est une succession de contractions et de relâchements locaux des fibres musculaires de la paroi de l'intestin. Il permet la progression du contenu du tube digestif de la bouche au rectum et en particulier dans l'intestin grêle.

Dans la partie en amont du bol alimentaire ou du chyme, la tunique musculaire longitudinale externe se relâche alors que les muscles circulaires internes se contractent. La lumière du tube digestif est réduite et la pression augmente dans cette zone. Dans la partie en aval, les actions sont inverses : les muscles externes se contractent tandis que les muscles internes se relâchent, entraînant une augmentation du diamètre de la section digestive et une diminution de la pression. Deux zones sont distinguées : une zone propulsive en amont et une zone réceptive en aval du bol alimentaire ou du chyme.

Figure 7. Mouvements péristaltiques de l'intestin grêle

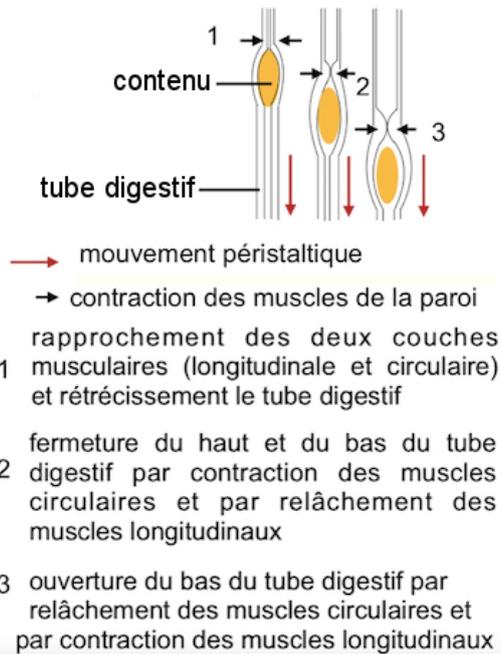
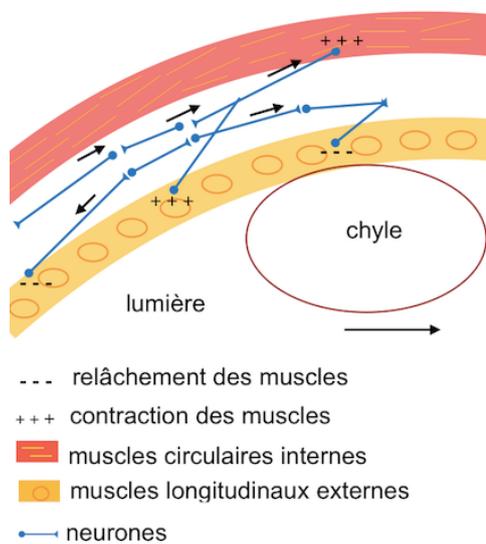


Figure 8. Contractions et relâchements des muscles intestinaux



La segmentation correspond également à un enchaînement de contractions et de relâchements des muscles, se déroulant dans l'intestin grêle et contribuant au brassage du chyme.

La motilité est contrôlée par des hormones comme la motiline : elle stimule les mouvements péristaltiques au niveau de l'estomac et de l'intestin.

Les principales activités de l'intestin grêle, digestion et absorption, participent à la fonction d'alimentation, qui implique d'autres activités réalisées par d'autres organes. Comment les activités de l'intestin grêle sont-elles coordonnées et intégrées au fonctionnement de l'organisme ?

L'intestin grêle : un organe au fonctionnement intégré

L'intestin grêle : un acteur du contrôle de la fonction d'alimentation

L'épithélium de l'intestin grêle contient des cellules endocrines libérant des hormones telles que la sécrétine et la cholécystokinine, qui contribuent au contrôle de la fonction d'alimentation.

La sécrétine est sécrétée par des cellules dites S. Elle est libérée en présence de chyme dans l'intestin grêle et stimule la production du suc pancréatique.

La cholécystokinine, produite par les cellules I, est libérée en présence de lipides dans la lumière du duodénum. Elle stimule la contraction de la vésicule biliaire ainsi que la sécrétion des enzymes pancréatiques.

En parallèle, les cellules K libèrent le peptide inhibiteur gastrique (GIP) en présence de glucose et de lipides. Il inhibe la production du suc gastrique, diminue l'acidité du chyme et augmente la libération d'insuline lorsque la glycémie est élevée.

Les fonctions de l'intestin grêle : des cibles du contrôle de l'alimentation

Le pancréas et le foie sont des glandes digestives associées au tube digestif. Le foie participe à la digestion lipides par la production de bile. La majeure partie du pancréas a une fonction exocrine, avec la production du suc pancréatique. Cet organe comporte aussi des unités sécrétrices endocrines, les îlots de Langerhans, produisant des hormones impliquées dans la régulation de la glycémie, l'insuline et le glucagon.

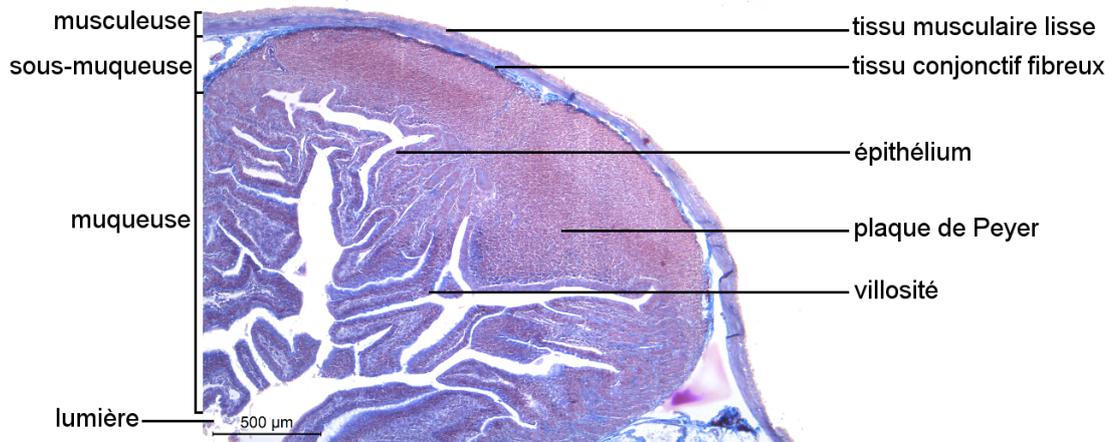
La satiété est la sensation ressentie lorsque les besoins en nourriture sont satisfaits. Elle est contrôlée par deux hormones : la leptine et la ghréline. La leptine est sécrétée par les cellules du tissu adipeux alors que la ghréline est libérée par des cellules spécialisées de l'estomac et du pancréas. Ces hormones agissent sur l'hypothalamus et ont un rôle antagoniste, la leptine déclenchant la sensation de satiété et que la ghréline l'inhibant.

L'intestin grêle : un organe de l'immunité

Le tube digestif est en contact avec de nombreux antigènes apportés par l'alimentation et présents dans la lumière.

Dans l'intestin grêle, la muqueuse contient des plasmocytes ainsi que des lymphocytes de type T cytotoxiques impliqués dans l'immunité locale et la destruction des entérocytes infectés. Des immunoglobulines A élaborées par les plasmocytes sont présentes dans le chorion.

Figure 9. Intestin grêle de Lapin en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les plaques de Peyer sont d'importants agrégats lymphoïdes particulièrement développés dans l'iléon, situés dans la muqueuse et la sous-muqueuse, la musculature de la muqueuse étant interrompue à leur niveau. Elles sont formées de follicules lymphoïdes contenant principalement des lymphocytes B et T. Elles sont isolées de la lumière intestinale par l'épithélium qui, dans cette région, contient des cellules dites M (microfold) capables de transférer les antigènes de la lumière vers le tissu lymphoïde sous-épithélial.

Les plaques de Peyer sont des constituants du tissu lymphoïde associé au tube digestif (GALT, gut associated lymphoid tissue).

Dans les cryptes de Lieberkühn se trouvent par ailleurs les cellules de Paneth sécrétant du lysozyme, enzyme antibactérienne, et des défensines, peptides antimicrobiens, qui contribuent à la défense de la muqueuse intestinale.

Conclusion

L'intestin grêle est un organe du tube digestif qui participe activement à la digestion. Il effectue une grande partie de l'hydrolyse des molécules d'origine alimentaire en relation avec le foie et le pancréas, qui produisent respectivement la bile et le suc pancréatique.

Il est également le site de l'absorption des molécules issues de la digestion. La surface de contact avec le contenu de la lumière y est particulièrement élevée, avec la présence des villosités et des microvillosités. Chez les grands Mammifères, un niveau de repli supplémentaire existe avec les valvules conniventes.

L'acheminement du contenu dans sa lumière est réalisé grâce au péristaltisme. Il s'agit de contractions et de relâchements des muscles de sa paroi, se propageant à la manière d'une onde, sur toute sa longueur. D'autres mouvements alternés et coordonnés favorisent l'absorption.

Au contact du milieu extérieur, l'intestin grêle comporte des cellules de défense, lymphocytes de la muqueuse, plaques de Peyer de l'iléon et cellules de Paneth de l'épithélium.

Les fonctions de l'intestin grêle sont coordonnées entre elles et à l'échelle de l'appareil digestif, soumises à des contrôles hormonal et nerveux.

La digestion, dont la dernière étape se déroule dans l'intestin grêle, débute dès l'ingestion des aliments avec la mastication dans la cavité buccale et l'action des enzymes salivaires. Les aliments sont broyés et mélangés à la salive, se transformant en bol alimentaire. La déglutition amène le bol alimentaire dans l'œsophage et des mouvements péristaltiques le font progresser jusqu'à l'estomac. Le brassage et le mélange avec le suc gastrique donne naissance au chyme.

Le traitement du chyme par l'intestin grêle donne naissance à un chyle se déversant dans le gros intestin, qui en absorbe l'eau. Les résidus sont transformés en matières fécales évacuées par le rectum et l'anus, dernière phase de l'alimentation.

Bibliographie et sitographie

Livres

Laurent Beaugerie et Harry Sokol. *Les fondamentaux de la pathologie digestive : : enseignement intégré, appareil digestif*. Elsevier Masson. 2014. 288 p.. [2-29-473118-2]

Neil A. Campbell, Jane B. Reece, Lisa A. Urry, Michael L. Cain, Steven A. Wasserman, Peter V. Minorsky, et Robert B. Jackson. *Biologie*. 9ème édition. Renouveau pédagogique-Pearson. 2011. 1458 p.. [978-2-7613-5065-5]

Rober Schmidt. *Physiologie*. 2ème édition. De Boeck Université. 1999. 303 p.. *En bref...* [2-80-412576-9]

Alan Steven et James Lowe. *Histologie humaine*. 2ème édition. De Boeck Université. 1997. 408 p.. [2-80-412574-2]

Sites internet

Jean-Jacques Bernier, Jean-Louis Freslon, et Claude Gillot. *Digestif appareil*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 24 avril 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/appareil-digestif> [http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/appareil-digestif/]

Martin Catala, Jacques Poirier, Jean-Michel André, et Georges katsanis. *L'appareil digestif*. In *Histologie : organes, systèmes et appareils [en ligne]*. Jean chambaz - Sorbonne Université. 2007 [date de consultation : 24 avril 2018]. Disponible sur : <http://www.chups.jussieu.fr/polys/histo/histoP2/appdigest.html>

Geneviève Di Costanzo. *Péristaltisme*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 24 avril 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/peristaltisme/>

Le foie dans l'appareil digestif des Mammifères

Hortense Gaudon

<hortense.gaudon@etu.univ-st-etienne.fr>

Victor Marine <victor.marine@etu.univ-st-etienne.fr>

Justine Militello

<justine.militello@etu.univ-st-etienne.fr>

Clémence Pascalong

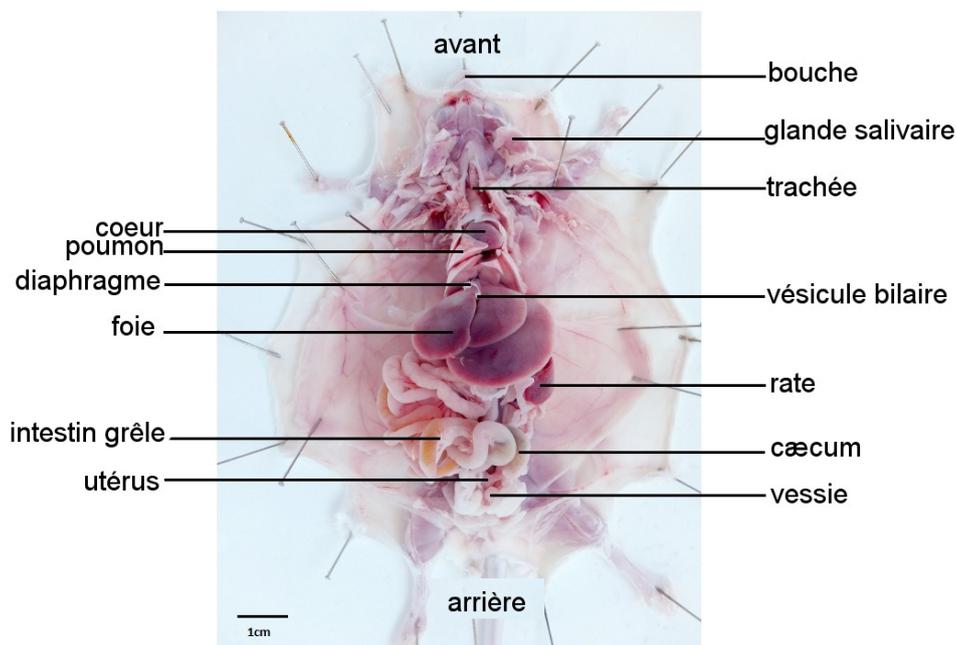
<clemence.pascalong@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Mammifères sont des Vertébrés homéothermes à respiration pulmonaire. Ils sont notamment caractérisés par la présence de glandes mammaires chez les femelles. Leur groupe compte plus de 5000 espèces.

À l'instar des autres animaux, l'organisme des Mammifères est formé d'un ensemble d'appareils tels que les appareils digestif, respiratoire, excréteur ou encore circulatoire et génital. Il s'agit de dispositifs anatomiques constitués d'organes, et réalisant des grandes fonctions à l'échelle de l'organisme.

Figure 1. Anatomie de la Souris en vue ventrale



L'appareil digestif assure la fonction d'alimentation, l'une des fonctions de nutrition avec les échanges de gaz respiratoires et l'excrétion. Il est formé d'un tube digestif et de glandes digestives. De l'avant vers l'arrière, le tube digestif comporte :

- la cavité buccale qui permet l'ingestion des aliments, leur broyage et leur imprégnation de salive, les transformant en bol alimentaire ;

- l'œsophage, qui achemine le bol alimentaire de la cavité buccale à l'estomac ;
- l'estomac, qui brasse le bol alimentaire et le mélange au suc gastrique, le transformant en chyme ;
- l'intestin grêle, qui effectue l'essentiel de la dégradation chimique des molécules d'origine alimentaire et réalise l'absorption des molécules simples qui en sont issues, transformant le chyme en chyle ;
- le gros intestin, responsable de l'absorption d'eau et du traitement des substances non digestibles, transformées en fèces évacués dans le milieu.

Les glandes digestives sont représentées par :

- les glandes salivaires qui produisent la salive, déversée dans la cavité buccale, imprégnant et lubrifiant la nourriture tout en débutant la dégradation enzymatique des molécules qui la constituent ;
- le foie qui produit la bile, stockée temporairement dans la vésicule biliaire, acheminée dans la région antérieure de l'intestin grêle appelée duodénum où elle contribue au traitement du chyme ;
- le pancréas qui produit le suc pancréatique, également déversé dans le duodénum où il réalise la dégradation des molécules d'origine alimentaire grâce aux enzymes qu'il contient.

L'appareil digestif est donc responsable de l'alimentation, qui consiste en :

- le prélèvement de la nourriture dans le milieu ;
- son ingestion, entrée dans le tube digestif ;
- sa digestion mécanique, fragmentation en particules de petites dimensions ;
- sa digestion enzymatique, simplification moléculaire ;
- l'absorption des molécules issues de la digestion ;
- l'évacuation des substances non digestibles.

Quelle est la place du foie dans l'appareil digestif ?

Quelle est sa localisation et comment est-il organisé ?

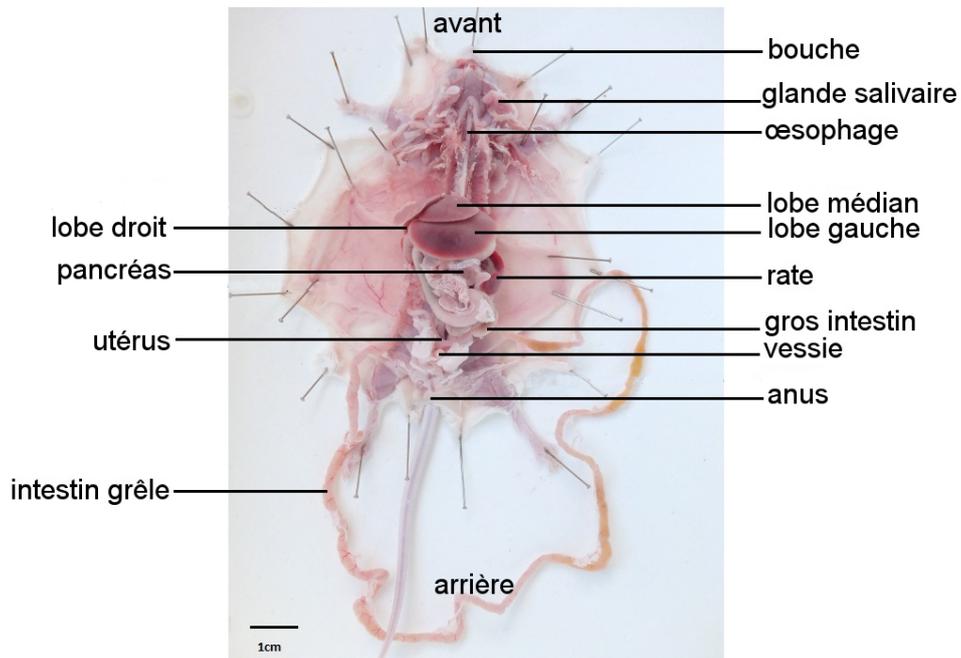
Quelles sont ses principales fonctions dans l'alimentation ?

Le foie, un organe glandulaire de l'appareil digestif

Le foie, un organe abdominal relié à l'intestin grêle par le canal cholédoque

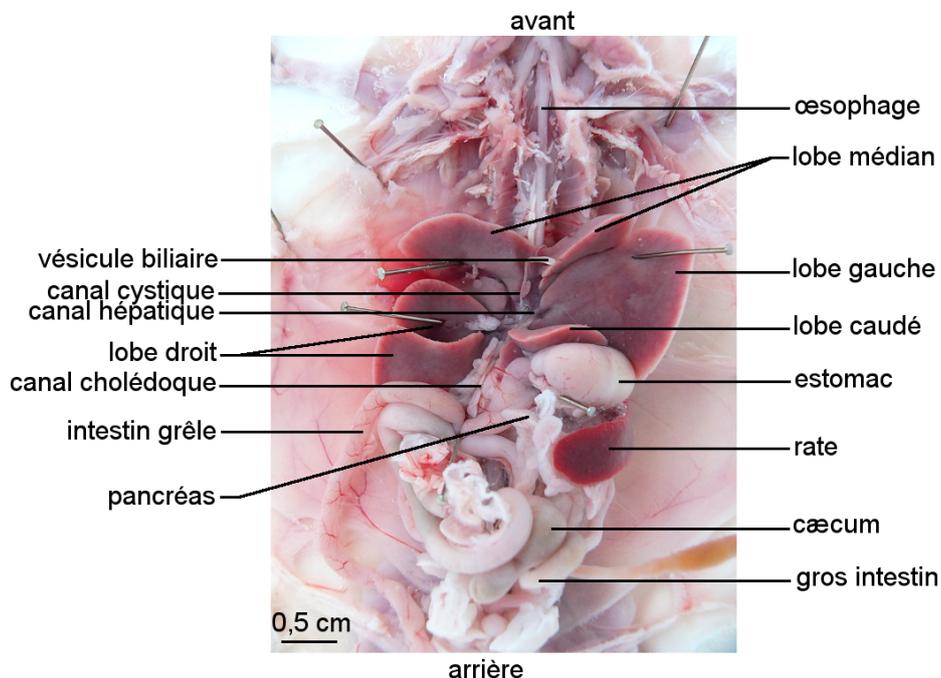
Dans l'espèce humaine, le foie est l'organe le plus volumineux du corps. Il pèse environ 1,5 kg et représente 2% de la masse corporelle.

Figure 2. Appareil digestif de la Souris en vue ventrale



Le foie est situé dans la région abdominale, sous le diaphragme et les côtes flottantes, sur le côté droit du corps. Très vascularisé, il est de couleur rouge brique.

Figure 3. Anatomie de la région gastro-intestinale de la Souris en vue ventrale



Le foie est formé de quatre lobes de tailles différentes :

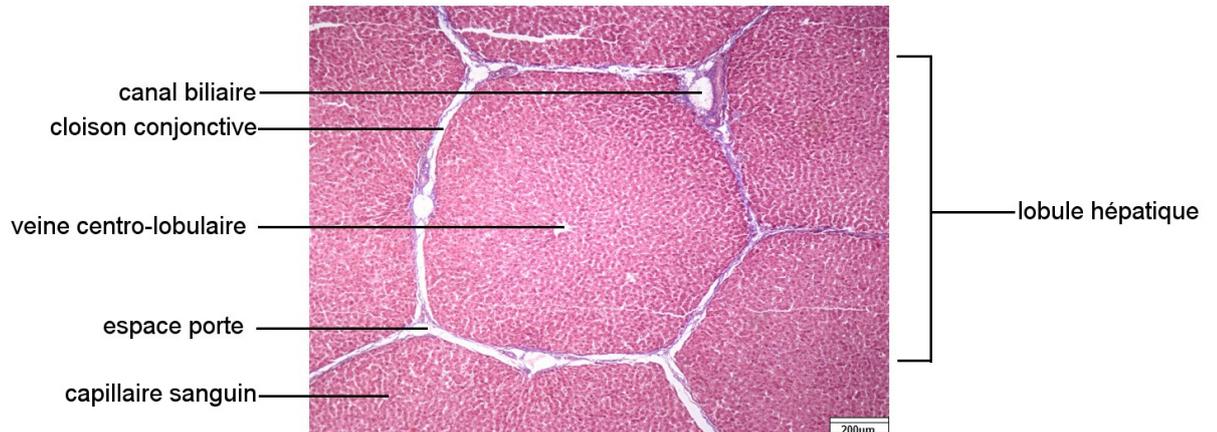
- le lobe médian, ventral, divisé en deux par une profonde échancrure longitudinale dans laquelle est logée la vésicule biliaire ;
- le lobe latéral gauche ;

- le lobe latéral droit, divisé en deux par un sillon transversal ;
- le lobe caudé constitué de deux parties en forme de feuille, proche de l'estomac.

Chaque lobe émet un canal hépatique.

Les canaux hépatiques débouchant dans le canal cystique. Le canal cystique est relié à la vésicule biliaire à l'avant et au canal cholédoque à l'arrière. Ce dernier est en communication avec le duodénum.

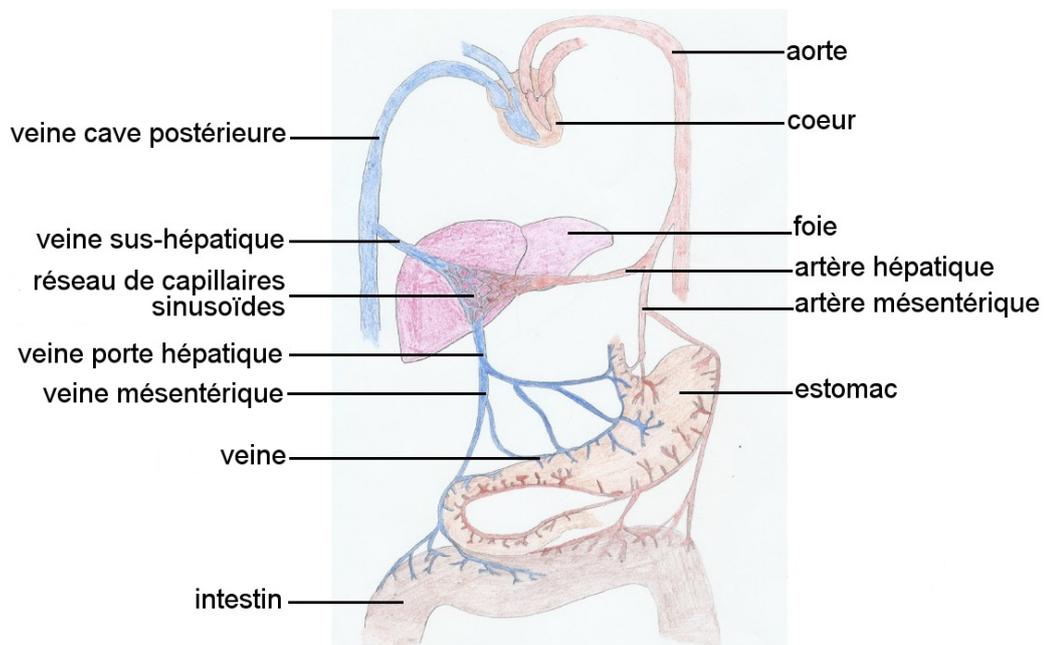
Figure 4. Foie de Porc en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le foie est constitué de multiples lobules de forme hexagonale, délimités par des cloisons de tissu conjonctif fibreux. Ils constituent les unités structurales fonctionnelles de l'organe et sont formés de files de cellules hépatiques, ou hépatocytes, rayonnant autour d'une veine qualifiée de centrolobulaire. Dans les cloisons courent des vaisseaux sanguins et des canaux biliaires convergeant et donnant naissance aux canaux hépatiques.

Le foie, un organe relié à l'intestin grêle par une veine porte-hépatique

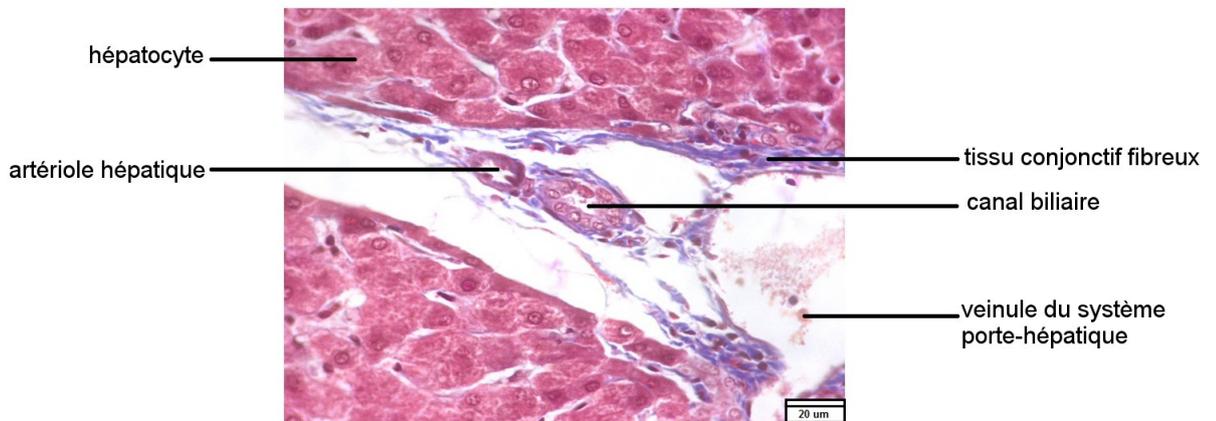
Figure 5. Irrigation de foie de Mammifères, inspiré de Physiologie animale (L. Sherwood, H. Klandorf, P.H. Yancey)



Le foie est irrigué par une artère hépatique, ramification de l'artère aorte dans laquelle le sang circulant est hématosé. Il reçoit également le sang provenant du tube digestif, en particulier de l'intestin grêle mais aussi de l'estomac, de la rate et du pancréas. Dans la paroi du tube digestif, le sang des capillaires est drainé par des veinules puis des veines convergeant en veines mésentériques aboutissant à une veine porte hépatique. Celle-ci se ramifie en petites veines, veinules et capillaires dans le foie. Un tel ensemble de vaisseaux sanguins intercalé entre deux réseaux de capillaires veineux constitue un système porte. Pour finir, les sangs issus de l'artère hépatique comme de la veine porte sont repris par les veines centrolobulaires convergeant en veines sus-hépatiques rejoignant la veine cave postérieure.

Le système porte est un réseau vasculaire permettant la circulation directe du sang entre l'intestin grêle et le foie. Les molécules absorbées transitent ainsi par le foie avant de gagner la circulation générale.

Figure 6. Foie de porc en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les vaisseaux sanguins présents dans les cloisons conjonctives délimitant les lobules hépatiques sont des ramifications de l'artère hépatique et des veinules du système porte hépatique. Ils donnent naissance à des capillaires sanguins rejoignant les veines centrolobulaires, courant entre les files d'hépatocytes. Des vaisseaux lymphatiques sont également présents.

En relation avec la nature des structures présentes, les intersections des cloisons portent le nom d'espaces portes.

Le foie, un organe glandulaire

Si le foie comporte plusieurs types cellulaires, il est principalement constitué d'hépatocytes.

Figure 7. Lobule de foie de Porc en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les hépatocytes sont généralement de grande taille et de forme polygonale. Polarisés, ils possèdent un noyau circulaire et un volumineux cytoplasme hétérogène en raison de la présence de nombreuses granulations. Ce sont des cellules peu spécialisées, capables de réaliser de nombreuses activités métaboliques et excrétrices.

Les hépatocytes produisent la bile, déversée dans les canalicules biliaires, espaces intercellulaires dépourvus de paroi propre, situés à leurs pôles canaliculaires. Les canalicules biliaires sont délimités par des jonctions serrées. Ils acheminent la bile aux canaux biliaires des espaces portes qui convergent en canaux hépatiques, se déversant dans le canal cystique.

Le foie des Mammifères apparaît comme une glande digestive reliée au tube digestif non seulement par un canal évacuateur mais également par voie sanguine.

En relation avec cet agencement, quelles fonctions réalise-t-il ?

Le foie, un organe impliqué dans la digestion, l'assimilation et la distribution

Le foie, un organe contribuant à la digestion des lipides

La bile produite par les hépatocytes gagne le canal cystique par l'intermédiaire des canalicules et canaux biliaires ainsi que des canaux hépatiques. Le canal cystique l'achemine jusqu'à la vésicule biliaire où elle est temporairement stockée.

Au moment des repas, la vésicule biliaire se contracte et expulse la bile dans le canal cystique. Elle rejoint le canal cholédoque qui s'ouvre dans le duodénum au niveau d'un renflement appelé ampoule hépatopancréatique, recevant également le suc pancréatique.

Dans l'espèce humaine, le foie produit entre 0,5 et 1 litre de bile en vingt-quatre heures.

Liquide jaunâtre, la bile est composée d'eau, d'électrolytes, de sels biliaires, de cholestérol, de phospholipides ainsi que de bilirubine, déchet du métabolisme de l'hémoglobine responsable de la couleur de la solution. Les sels biliaires sont des molécules dérivées du cholestérol par oxydation et combinaison avec un acide aminé, un sulfate ou un glucuronide. Finalement, les lipides biliaires sont représentés par 10% de cholestérol, 70% de sels biliaires et 20% de phospholipides.

Dans le duodénum, les sels biliaires interagissent avec les lipides d'origine alimentaire peu solubles dans une solution aqueuse, provoquant la formation d'une émulsion. Les gouttes de lipides sont fractionnées en gouttelettes. Ils contribuent ainsi à la solubilisation des lipides dans la phase aqueuse du chyme, et rendent possible l'action des lipases pancréatiques. Les produits issus de l'hydrolyse forment, avec les sels biliaires, des micelles, regroupements sphériques de molécules avec une face hydrophile externe et une face hydrophobe interne. L'absorption des micelles est ensuite réalisée par diffusion simple à travers la membrane plasmique des cellules de l'épithélium intestinal.

Ainsi, le foie joue un rôle essentiel dans la digestion des lipides d'origine alimentaire et l'absorption des produits qui en résultent, grâce aux sels biliaires de la bile. Il intervient également dans la fonction excrétrice, la bile contenant des déchets du métabolisme.

Le foie, un organe traitant les substances absorbées

Le sang amené au foie par le système porte contient les molécules d'origine alimentaire absorbées, et le cas échéant transformées, par les cellules absorbantes de l'épithélium intestinal.

Ainsi les oses parviennent au foie sous forme de glucose, ayant été transformés par les cellules de l'épithélium intestinal. Les hépatocytes sont capables de synthétiser du glycogène à partir de ce glucose par une voie métabolique appelée glycogénogénèse. Ils réalisent également la synthèse de lipides à partir du glucose, par lipogénèse. Finalement, ils stockent glycogène et lipides, qui constituent des

réserves énergétiques. Inversement l'hydrolyse du glycogène, appelée glycogénolyse, libère le glucose stocké.

Outre la mise en réserve du glucose, les hépatocytes sont capables de stocker des vitamines notamment les vitamines A, D, E et B9. Les vitamines A, D et E sont des molécules organiques liposolubles, incluses dans les chylomicrons après leur absorption. Les chylomicrons sont des complexes lipoprotéiques produits par les cellules absorbantes de l'intestin à partir des micelles. Ils sont pris en charge par les vaisseaux lymphatiques chylifères.

Les hépatocytes stockent également des éléments comme le fer ou le cuivre. Le fer est par exemple incorporé dans une protéine, la ferritine. Libérée dans le sang, elle est captée par la moelle osseuse et permet la synthèse d'hémoglobine.

Le foie, acteur de la régulation de la glycémie

Le foie traite les molécules issues de l'absorption intestinale, qu'elles soient de nature glucidique, protéique ou lipidique. Il est aussi capable de convertir des substances non-glucidiques comme les acides aminés et les acides gras en glucose par la voie de la néoglucogenèse.

En relation avec les capacités de traitement du glucose des hépatocytes, le foie est un organe cible de la régulation de la glycémie.

Figure 8. Action du glucagon sur un hépatocyte

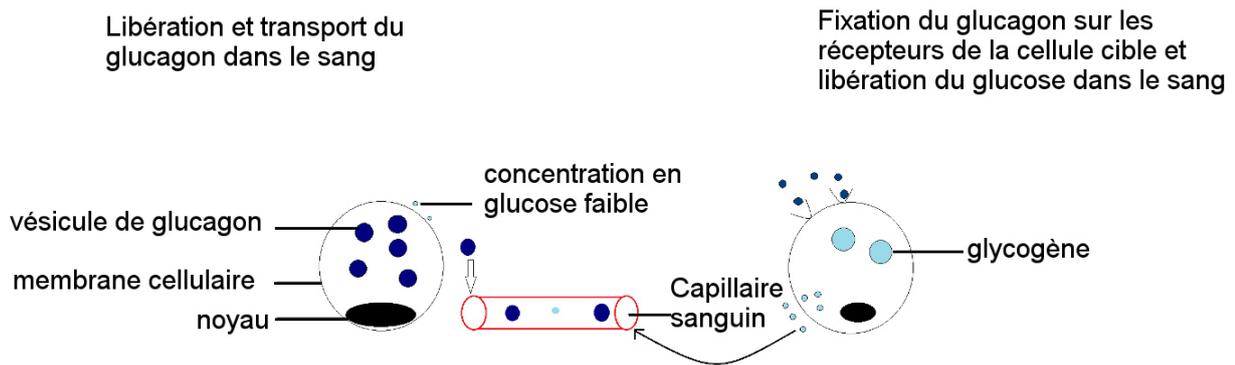
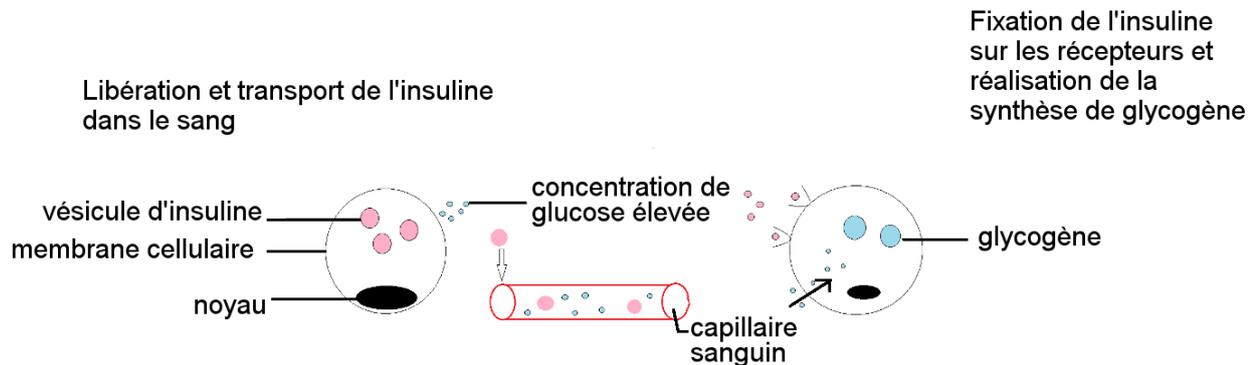


Figure 9. Action de l'insuline sur un hépatocyte



Le foie, par sa capacité à dégrader le glycogène et à libérer du glucose, contribue à augmenter la glycémie, concentration sanguine de glucose. Inversement, par sa capacité à capter et à stocker le glucose, il contribue à diminuer la glycémie.

Parmi les facteurs régulant la glycémie figurent les hormones pancréatiques, glucagon et insuline. Le glucagon est libéré lorsque la glycémie est faible, et provoque son augmentation. Il est

hyperglycémiant. L'insuline est sécrétée lorsque la glycémie est élevée, et conduit à sa diminution. Elle est hypoglycémiante.

Les cellules hépatiques possèdent des récepteurs membranaires spécifiques de chacune de ces hormones. Elles sont des cellules cibles qui répondent à la présence de glucagon par la mise en œuvre de la glycogénolyse et à celle de l'insuline par la mise en œuvre de la glycogénogenèse.

Conclusion

Le foie est un organe fondamental de l'appareil digestif des Mammifères. Il contribue à la digestion et à l'absorption intestinales. Il réalise également le traitement des molécules absorbées par l'intestin et contrôle leur transfert dans la circulation générale. Ces activités impliquent des capacités de synthèse, de stockage et d'épuration.

Parmi les synthèses réalisées par les hépatocytes figurent la production des composants de la bile, essentiels au traitement intestinal des lipides, mais aussi celle du glucose et des molécules de stockage du glucose.

Le stockage et le déstockage des nutriments provenant de l'intestin grêle ainsi que leurs éventuelles transformations, font du foie une plateforme de distribution répondant aux besoins de l'organisme.

L'équipement enzymatique très complet des hépatocytes leur permet en outre de réaliser la détoxification de substances potentiellement nocives. Les cellules hépatiques captent ces substances présentes dans le sang, les métabolisent, puis libèrent les produits formés dans le sang. Ils sont ensuite généralement éliminés par les reins, dans l'urine.

Le foie possède une importante capacité de régénération. Il peut également faire l'objet de transplantations.

Les pathologies hépatiques sont nombreuses. Parmi elles, la cirrhose est la conséquence d'agressions répétées, biochimiques avec la surconsommation d'alcool ou virales avec les hépatites virales. Elle implique des anomalies cellulaires, biliaires et vasculaires, avec la formation de nodules ou le développement de fibroses. Elle peut conduire à un cancer du foie.

Beaucoup d'autres maladies peuvent toucher cet organe telles que la cholangite sclérosante primitive, l'hémato-chromatose, la maladie de Wilson ou encore l'insuffisance hépatique.

Bibliographie et sitographie

Livres

Anne-Marie Bautz, Alain Bautz, et Dominique Chardard. *Mini manuel de biologie animale*. 3ème édition. Dunod. 2015. 215 p.. *Mini manuel*. [978-2-10-072084-2]

Michel Rieutort et Danielle Pichard. *Physiologie animale tome 2, les grandes fonctions*. 2ème édition. Masson. 1999. 281 p.. *Enseignement des sciences de la vie*. [2-225-82994-2]

Lauralee Sherwood, Hillar Klandorf, et Paul H. Yancey. *Physiologie animale*. De Boeck supérieur. 2016. 816 p.. [978-2-8073-0286-0]

Alan Stevens et James Steven Lowe. *Histologie humaine*. 2ème édition. De Boeck université. 2002. 408 p.. [2-8041-2574-2]

Sites internet

Jacques Caroli, Yves Hecht, et Jean Andre. *Foie*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [consulté le 18 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedia/foie/> .

Oriana Ciacio et Denis Casting. *Le foie et les voies biliaires : anatomie*. In *Centre hépato-biliaire Paul Brousse [en ligne]*. René Adam - Didier Samuel. 2015 [consulté le 04 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.centre-hepato-biliaire.org/maladie-foie/anatomie-foie.html> [<http://www.centre-hepato-biliaire.org/maladies-foie/anatomie-foie.html>] .

Appareil digestif, fonctionnement. In *Le journal des femmes [en ligne]*. Marc Feuillée - CCM Benchmark Group. 2018 [consulté le 18 mars 2018]. Disponible sur : <http://sante-medecine.journaldesfemmes.fr/faq/31499-appareil-digestif-fonctionnement> .

Foie. In *Futura Santé [en ligne]*. Guillaume Josse - Futura-Sciences. 2013 [consulté le 16 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.futura-science.com/sante/definitions/biologie-foie-6966/> [<https://www.futura-sciences.com/sante/definitions/biologie-foie-6966/>] .

Vésicule biliaire. In *Vulgaris médical [en ligne]*. Dominique Coll - SARL Coll. 2016 [consulté le 25 avril 2018]. Disponible sur : <http://www.vulgaris-medical.com/encyclopedie-medicale/vesicule-biliaire> [<https://www.vulgaris-medical.com/encyclopedie-medicale/vesicule-biliaire>] .

Posséder une cuticule à partir de l'exemple des Euarthropodes

Léonie Duris <leonie.duris@etu.univ-st-etienne.fr>

Léa Gaume <lea.gaume@etu.univ-st-etienne.fr>

Eva Lambert <eva.lambert@etu.univ-st-etienne.fr>

Estelle Talancieux

<estelle.talancieux@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Euarthropodes regroupent des animaux dont le corps est formé à partir de trois feuilletts embryonnaires : l'ectoderme externe, l'endoderme interne et le mésoderme intermédiaire. Il est constitué d'unités répétées le long de l'axe antéro-postérieur, les métamères, organisées autour de cavités coelomiques liquidiennes creusées dans le mésoderme, disposition appelée métamérie. Les cavités coelomiques présentes au cours du développement sont à l'origine de la cavité générale de l'adulte. Le corps des Euarthropodes est de manière caractéristique recouvert d'une cuticule rigide et articulée, entourant les métamères comme les appendices.

Les Euarthropodes comportent deux sous-groupes, les Chélicériformes et les Mandibulés (ou Antennates) distingués par la possession d'appendices buccaux correspondant à chélicères ou à des mandibules, respectivement.

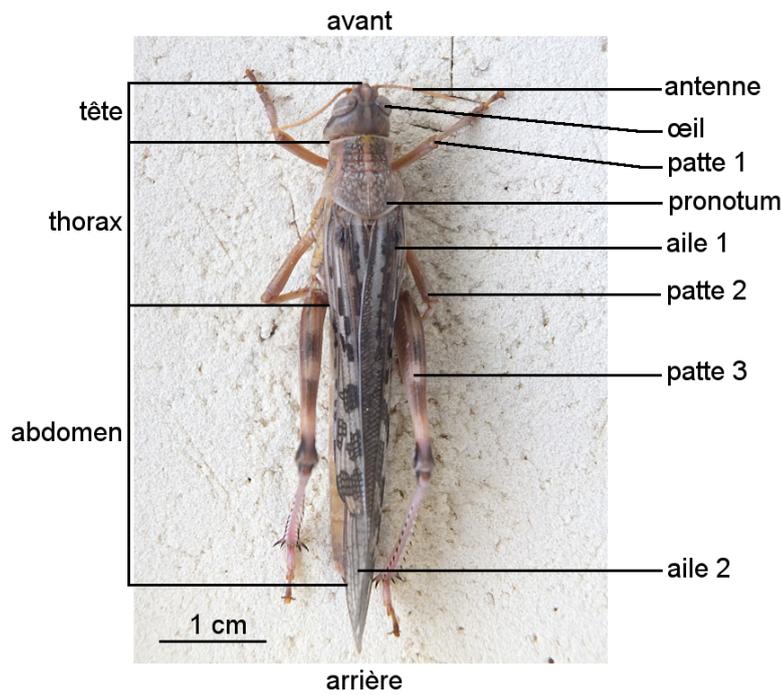
Figure 1. Morphologie d'un Arachnide (Épeire fasciée), d'un Myriapode (Lithobie), d'un Malacostracé (Crabe pierre) et d'un Insecte (Anax empereur) en vues dorsales (de gauche à droite)



Les Chélicériformes sont représentés par les Arachnides et des groupes mineurs comme les Mérostomes et les Pycnogonides. Les Mandibulés sont représentés notamment par les Myriapodes, les Insectes et les Malacostracés.

Parmi les Insectes figure le Criquet et parmi les Malacostracés le Crabe vert.

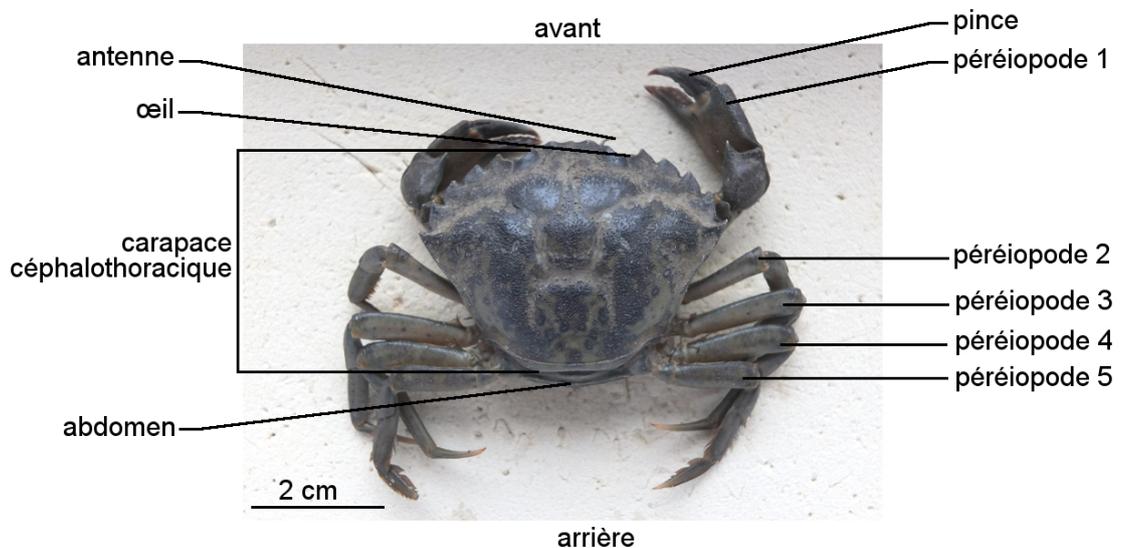
Figure 2. Morphologie du Criquet en vue dorsale



Le corps du Criquet est formé de trois régions :

- la tête, antérieure, portant des organes sensoriels comme les antennes et les yeux, ainsi que la bouche en position ventrale ;
- le thorax, moyen, formé de trois segments appelés prothorax, mésothorax et métathorax, portant chacun une paire de pattes ventrales et pour les deux derniers une paire d'ailes dorsales ;
- l'abdomen postérieur, constitué de onze segments dépourvus d'appendices et portant les pièces génitales et l'anus à son extrémité postérieure.

Figure 3. Morphologie du Crabe vert en vue dorsale



Le corps du Crabe vert est formé de deux régions :

- à l'avant, un céphalothorax portant les organes sensoriels comme les antennes et les yeux, la bouche en position ventrale, ainsi que cinq paires de pattes appelées péréiopodes, la première étant terminée par une pince ;
- à l'arrière, un abdomen peu visible car replié sous le céphalothorax, présentant également une paire d'appendices par segment et portant l'anus.

Ainsi, le corps des diverses espèces d'Euarthropodes et notamment leurs appendices sont recouverts d'une cuticule articulée, d'où le nom du groupe. Elle présente des caractéristiques communes comme des variations spécifiques.

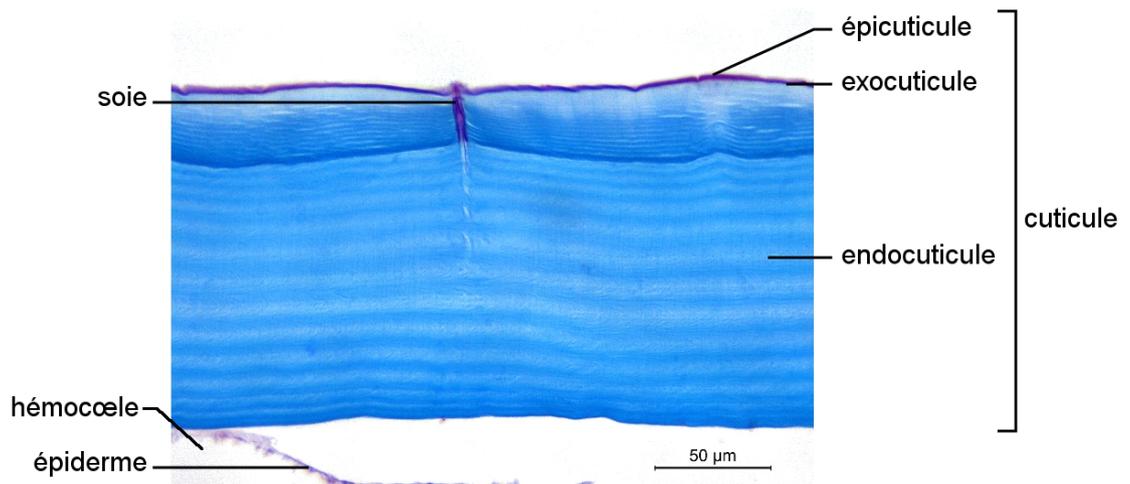
Quelles sont l'organisation et les propriétés de la cuticule des Euarthropodes ?

Quelles sont les conséquences de sa présence, en relation avec ses propriétés ?

Posséder une cuticule : avoir une enveloppe corporelle externe rigide et articulée

La cuticule, une production épidermique chitineuse et protéique

Figure 4. Cuticule de Crabe en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La cuticule est une structure formée de deux couches, l'épicuticule externe et la procuticule interne, comprenant une exocuticule et une endocuticule. Elle surmonte l'épiderme.

L'épicuticule est une fine couche de 0,5 à 3 µm d'épaisseur, elle-même stratifiée. Elle est constituée :

- d'une couche externe de lipoprotéines, appelée ciment ;
- d'une couche de cires intermédiaire, particulièrement épaisse chez les Euarthropodes terrestres comme les Arachnides et les Insectes ;
- d'une couche interne de cuticuline, composé lipoprotéique tanné par des quinones.

Les cires sont composées de paraffine, d'alcools à longue chaîne et d'acides gras insaturés. Ce sont, comme les lipides, des molécules hydrophobes dont la présence rend l'épicuticule imperméable à l'eau. En conséquence, les échanges d'eau entre l'organisme et le milieu, qu'il s'agisse de pertes ou de gains,

sont limités. Elles contribuent également à un autonettoyage par effet lotus, réduisant le mouillage et l'éventuelle adhérence de particules. Les cires sont sécrétées par des œnocytes, cellules associées à l'épiderme, puis déversées dans des canaux ciriers traversant l'épaisseur de la cuticule, et réparties à la surface de l'épicuticule où elles forment une couche protectrice.

La procuticule a une épaisseur de 10 µm à 1 mm. Elle est constituée :

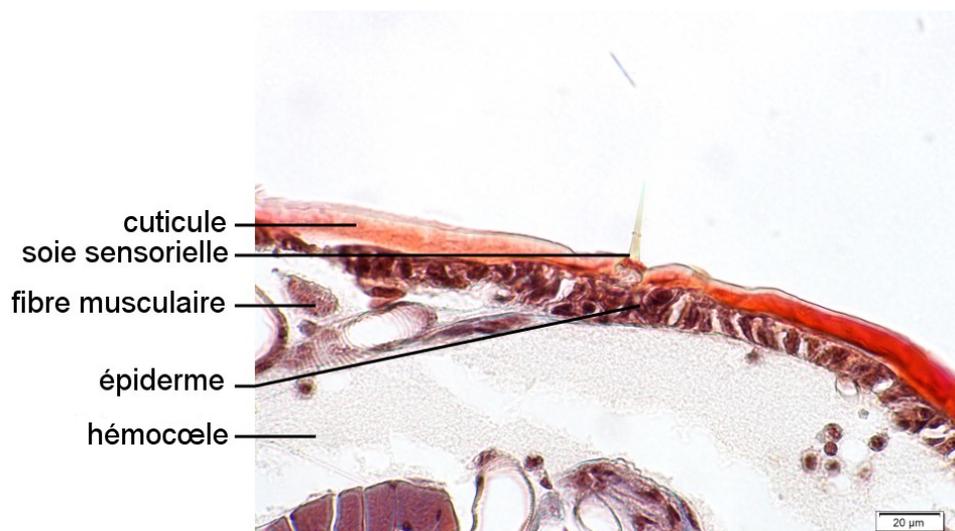
- d'une exocuticule externe, composée principalement de chitine et de scléroprotéines, protéines tannées, parfois imprégnée de sels de calcium ;
- d'une endocuticule contenant de la chitine et des protéines non tannées, appelées arthropodines.

La chitine représente 20 à 50% du poids sec de la cuticule mais est absente de l'épicuticule. Souple, molle, incolore et perméable, cette molécule est un polymère linéaire de N-acétylglucosamine. Elle est agencée en microfibrilles comportant un axe central allongé, entouré de dix-huit à vingt-et-une molécules de chitine reliées par des liaisons hydrogène. Les microfibrilles sont enrobées par des protéines et associées en feuillets dans lesquels elles sont parallèles les unes aux autres. Les feuillets sont superposés et les microfibrilles présentent des orientations légèrement différentes d'un feuillet à l'autre. Cette organisation confère à la cuticule souplesse et résistance, notamment à la tension.

La chitine est associée à des protéines, tannées dans l'exocuticule et non tannées dans l'endocuticule. Schématiquement, le tannage consiste en la formation de ponts intermoléculaires et conduit à la rigidification du réseau protéique. L'exocuticule est responsable de la dureté et de la rigidité de la cuticule, contribuant à la définition de la forme de l'organisme.

Par ailleurs la procuticule, et notamment l'exocuticule, contient des pigments comme la mélanine, de couleur marron ou noire, et les caroténoïdes de couleur jaune-orangée. Ils confèrent à l'organisme sa couleur. Des phénomènes physiques comme la diffusion, l'interférence ou la diffraction de la lumière sur les couches de la cuticule sont également impliqués.

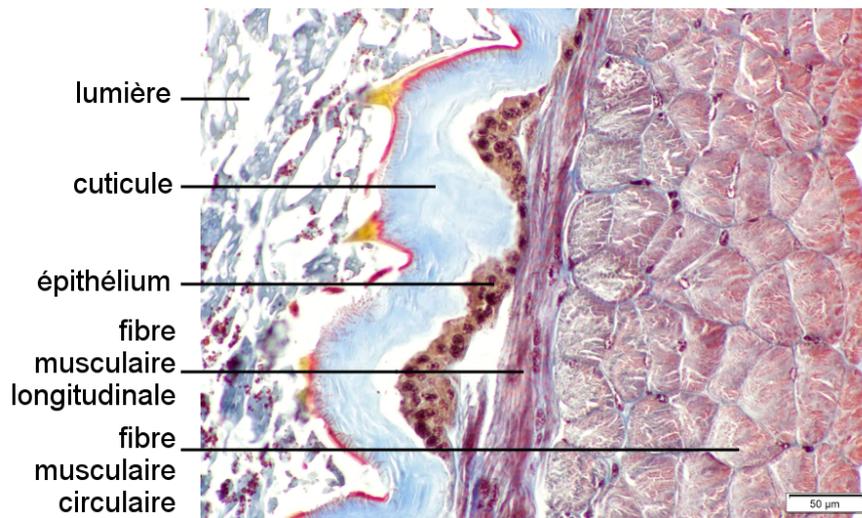
Figure 5. Cuticule de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La cuticule surmonte l'épiderme qui en réalise la production.

Elle comporte des organes sensoriels représentés en particulier par des soies. Ils permettent la sensibilité, la cuticule étant un revêtement corporel acellulaire.

Figure 6. Gésier de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



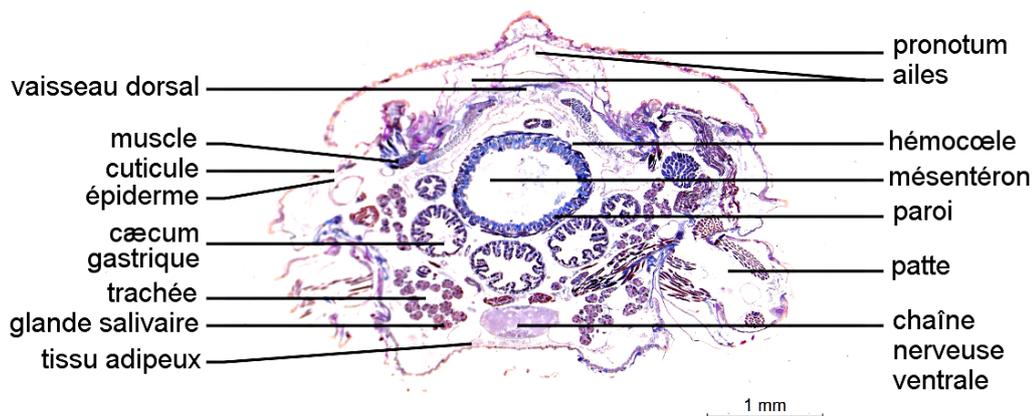
La cuticule est présente non seulement à la surface du corps mais elle tapisse également les lumières des organes tubuleux invaginés. Elle recouvre ainsi l'épithélium des régions antérieure et postérieure du tube digestif, respectivement le stomodéum et le proctodéum, les trachées de l'appareil respiratoire chez les Insectes, les conduits évacuateurs des glandes. Rigide, la cuticule tapissant les conduits corporels contribue à les maintenir béants et parfois à la réalisation de leurs fonctions comme le broyage de la nourriture pour le gésier, organe du stomodéum.

Finalement la cuticule est un revêtement corporel composé essentiellement de chitine, de protéines comme l'arthropodine et la sclérotine, d'acides phénoliques et de molécules accessoires comme les pigments. Elle peut également être minéralisée.

La cuticule des Euarthropodes n'est pas d'un seul tenant mais présente des articulations.

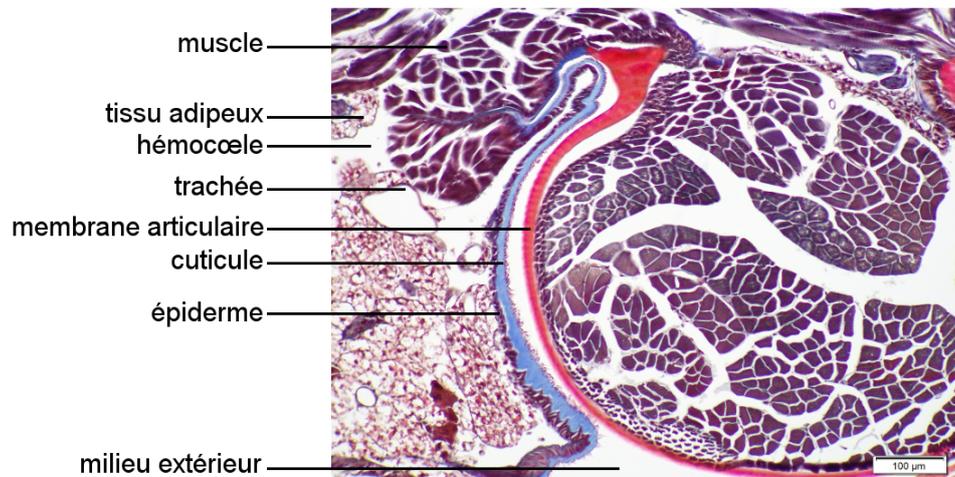
La cuticule, une enveloppe corporelle articulée

Figure 7. Mésothorax de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La cuticule des Euarthropodes est formée de plaques et de tubes. Chaque métamère est entouré d'une plaque dorsale appelée tergite, d'une plaque ventrale appelée sternite et de deux plaques latérales appelées pleurites. Les appendices sont entourés de tubes de cuticule. Plaques et tubes sont reliés par des structures souples, les membranes articulaires.

Figure 8. Membrane articulaire de patte de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)

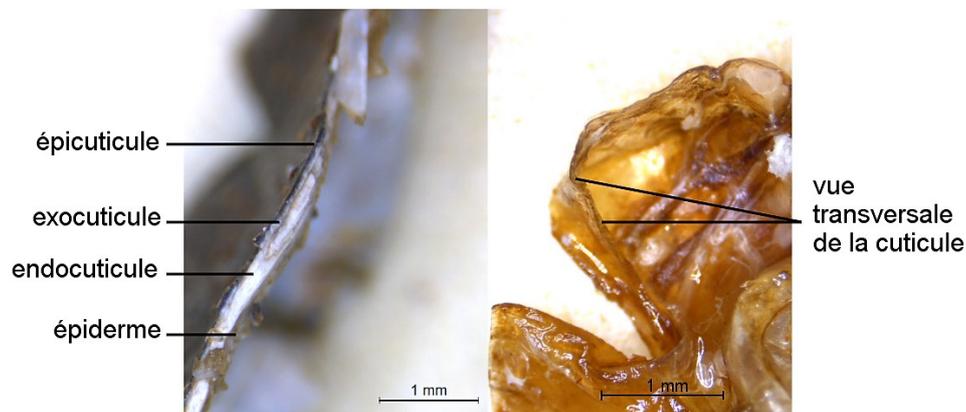


Les membranes articulaires comportent peu ou pas d'exocuticule. Elles sont souples et permettent le déplacement des pièces formant la cuticule les unes par rapport aux autres.

Les muscles sont insérés sur la face interne de la cuticule. Leurs contractions et relâchements sont les moteurs du déplacement des pièces de cuticule au niveau des membranes articulaires.

La cuticule : relations entre composition, structure et propriétés

Figure 9. Cuticules de Crabe vert (à gauche) et de Criquet (à droite) en coupe



La cuticule présente des variations d'épaisseur et de consistance d'une espèce d'Euarthropode à l'autre, voire entre les régions corporelles d'un même individu. Ainsi, la cuticule du Crabe vert est épaisse et très dure alors que celle du Criquet est fine et plus souple.

Le constituant principal de la procuticule est la chitine, associée à des protéines. Ensemble, elles forment un complexe fibreux.

Parmi les protéines, les sclérotines sont responsables de la dureté de la cuticule. Abondantes dans la cuticule des mandibules, elles assurent la solidité et la rigidité de leurs excroissances broyeuses. L'imprégnation par du carbonate de calcium, par exemple chez les Malacostracés, a un effet similaire.

À l'inverse la résiline, présente dans la cuticule de certains Insectes, est une protéine aux propriétés élastiques. Soumise à une contrainte, elle a la capacité de se déformer et d'emmagasiner de l'énergie.

Lorsque la contrainte cesse, elle reprend sa forme et restitue l'énergie. Elle existe notamment au niveau des appendices impliqués dans le saut, du thorax où les battements d'ailes rapides et répétitifs se produisent, ainsi que des articulations et des pinces.

Ainsi, les propriétés de la cuticule dépendent de sa composition en protéines notamment. Elle est d'autant plus élastique qu'elle contient plus de résiline et d'autant plus rigide qu'elle est riche en sclérotines.

L'épicuticule contient de la cuticuline, une lipoprotéine tannée par des quinones, ainsi que des cires. Les chaînes hydrophobes de ces molécules sont orientées perpendiculairement à la surface de la cuticule, leurs pôles hydrophobes étant localisés du côté externe et leurs pôles hydrophiles du côté interne, en conséquence la cuticule est imperméable à l'eau. Les sclérotines de l'exocuticule contribuent également à cette propriété.

La cuticule forme une enveloppe corporelle externe rigide et articulée. Elle constitue l'exosquelette des Euarthropode, structure de soutien externe.

Comment assure-t-elle ce rôle de squelette externe ?

Posséder une cuticule : avoir un squelette externe

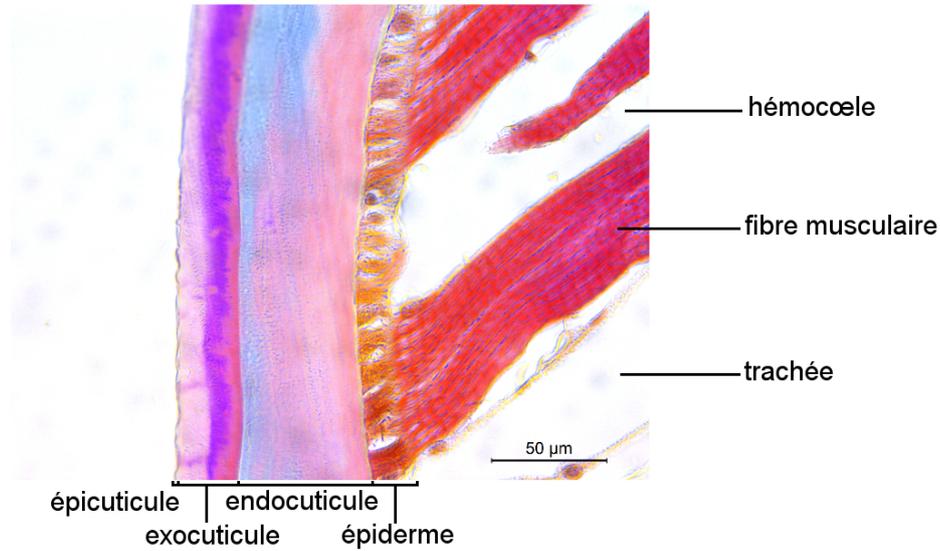
La cuticule : une structure de soutien

À l'instar de celui de tous les animaux, le corps des Euarthropodes est formé de cellules agencées en tissus, organes, appareils et systèmes. Il est riche en eau répartie dans des compartiments liquidiens intracellulaire et extracellulaire, ce dernier incluant le compartiment intratissulaire et le compartiment extratissulaire.

Le corps est soumis à des contraintes exercées par l'environnement et notamment à la force générée par la gravité. En conséquence, en absence de soutien le corps s'affaisse sous son poids. Or il possède une forme définie. Elle est liée à la présence d'une structure de soutien rigide appelée squelette, représentée par la cuticule chez les Euarthropodes. En relation avec sa localisation à l'extérieur de l'organisme, la cuticule constitue un exosquelette. Enveloppe articulée, elle ménage des cavités dans lesquelles sont suspendus et maintenus les tissus mous. Les propriétés fondamentales pour cette fonction de la cuticule sont :

- la rigidité liée à la minéralisation et aux molécules organiques tannées comme les sclérotines ;
- la résistance aux contraintes mécaniques due à l'agencement spatial ;
- la souplesse et la flexibilité, évitant la rupture, due à la chitine associée aux arthropodines et à l'agencement spatial en lamelles d'orientations différentes ;
- l'élasticité due aux molécules organiques comme la résiline.

Figure 10. Tégument et muscle de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La cuticule est par ailleurs la structure sur laquelle sont insérés les muscles, par l'intermédiaire de l'épicuticule. Ils sont reliés soit à la cuticule de la surface corporelle, soit à des invaginations de la cuticule dans la cavité corporelle appelées apodèmes.

Les extrémités des muscles étant généralement insérées sur des pièces squelettiques différentes reliées par des membranes articulaires flexibles, leurs contractions et leurs relâchements provoquent le pivotement des pièces autour des membranes articulaires. Ces mécanismes sont à l'origine des déplacements de l'organisme ou de certaines régions corporelles.

La cuticule : une structure de transmission des forces

Figure 11. Thorax de Criquet en vue latérale

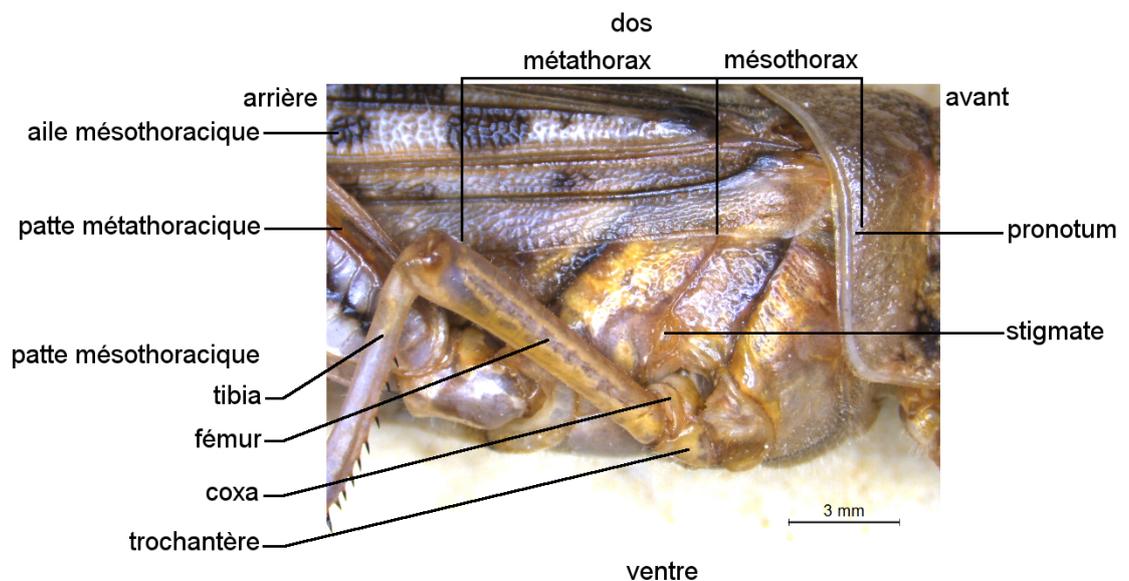
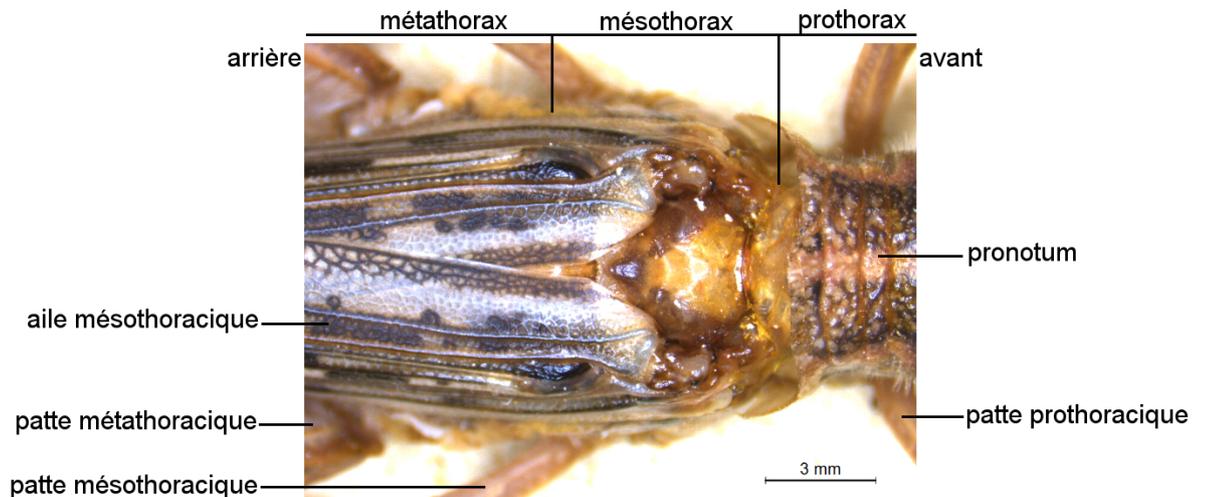


Figure 12. Thorax de Criquet en vue dorsale



Les Euarthropodes se déplacent généralement par la marche. Elle peut être associée à la nage chez les Malacostracés ou au saut et au vol chez les Insectes comme le Criquet .

Chez les Insectes, la marche implique trois paires d'appendices ventraux, les pattes, portés par le prothorax, le mésothorax et le métathorax. Elles sont constituées de plusieurs segments articulés. De la région proximale vers la région distale ce sont la coxa, le trochantere, le fémur, le tibia et le tarse lui-même articulé. La coxa joue le rôle de hanche tandis que le trochantere, pièce triangulaire, limite les mouvements relatifs de la coxa et du fémur.

La marche consiste en une alternance coordonnée de levés et de posés au sol des tarsi des différentes pattes. Les levés et posés correspondent à des déplacements relatifs des segments des pattes autour des membranes articulaires, dont les moteurs sont la contraction et le relâchement des muscles. Lors du posé, la patte transmet au sol la force développée par les muscles qu'elle contient, par le biais de l'exosquelette. La rigidité, la résistance et la souplesse de la cuticule sont essentielles à cette transmission. En retour, le sol exerce une réaction sur la patte permettant la propulsion de l'organisme.

De la même manière, le vol consiste en une interaction des ailes avec l'air aboutissant au développement de la portance et de la propulsion.

Ainsi, les Euarthropodes sont capables de réaliser des mouvements complexes dans tous les plans de l'espace grâce aux membranes articulaires et aux muscles reliant leurs pièces squelettiques externes. La cuticule, exosquelette, joue un rôle dans le déplacement comme les squelettes des autres groupes animaux.

En relation avec sa localisation et ses propriétés, la cuticule est susceptible de conférer une protection aux organes internes.

Posséder une cuticule : disposer d'une protection temporaire

La cuticule : une enveloppe protectrice

Enveloppe corporelle rigide, résistante mais souple, la cuticule constitue une protection vis-à-vis des contraintes mécaniques, qu'il s'agisse de chocs, de compressions ou de tractions. Plus généralement, elle contribue à la défense de l'organisme contre les agressions physiques. Ainsi, la température corporelle est stabilisée grâce à la réflexion des rayons solaires par la couche cireuse de couleur claire.

Imperméable en raison de la présence des cires et des sclérotines, elle limite les échanges d'eau que ce soient des pertes en milieu aérien comme chez les Insectes ou des gains en eau douce chez l'Écrevisse par exemple. Inversement dans le cas du krill, petites crevettes des eaux froides, les échanges gazeux et l'excrétion des déchets azotés sont réalisés par diffusion à travers les régions fines de la cuticule. De manière générale, le cément et les cires sont responsables d'une protection vis-à-vis des agressions chimiques.

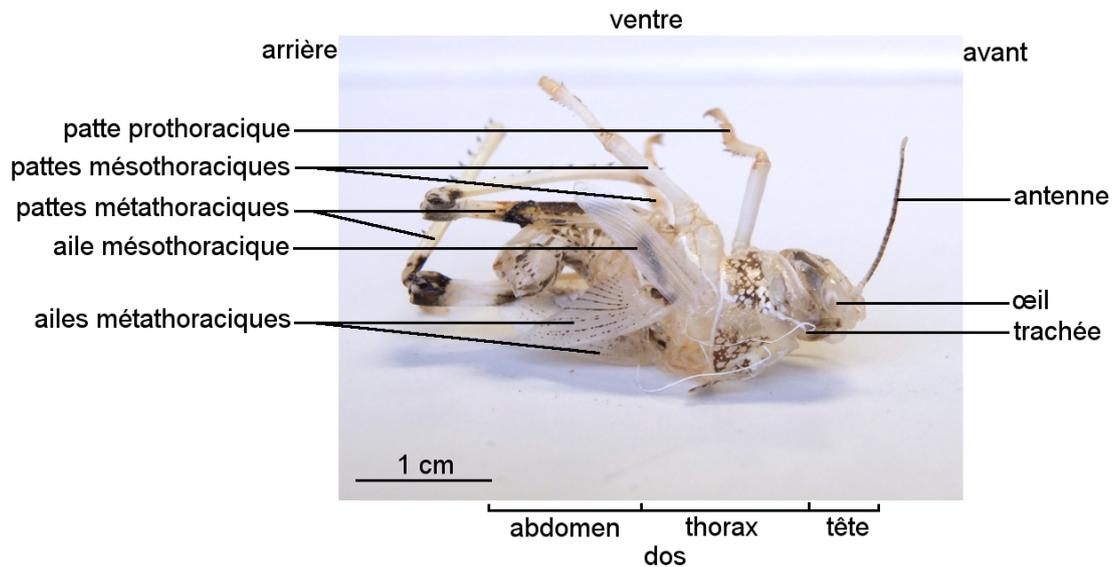
La cuticule est également un dispositif anatomique impliqué dans les relations avec les autres êtres vivants. Elle contribue au camouflage, par sa coloration qu'elle soit d'origine pigmentaire ou physique. Elle joue un rôle dans la communication intraspécifique, avec la présence de phéromones dans l'épicuticule permettant par exemple le rapprochement des sexes chez les Araignées.

Cependant, la cuticule rigide et externe détermine le volume du corps et empêche la croissance.

Comment la taille des Euarthropodes augmente-t-elle en dépit de la cuticule ?

La cuticule : une enveloppe temporaire

Figure 13. Exuvie de Criquet en vue latérale (Collection de l'Université Jean Monnet)



La croissance des Euarthropodes est réalisée par un processus appelé mue, très coûteux en énergie. Il consiste en l'élimination de la cuticule et en la formation d'une nouvelle, temporairement souple et extensible.

Il existe deux types de mues :

- les mues de croissance permettant une augmentation de la taille ;
- la mue de métamorphose assurant la transformation du corps avec un changement de forme.

La mue commence par une étape d'apolyse, correspondant au décollement l'ancienne cuticule de l'épiderme. Elle se poursuit par la sécrétion du liquide exuvial, entre l'épiderme et la cuticule. Le liquide exuvial est composé d'enzymes capables de digérer les constituants de la cuticule, inactives à ce stade. La sécrétion de la nouvelle cuticule débute alors, avec l'épicuticule puis la procuticule. Simultanément, les enzymes du liquide exuvial sont activées et réalisent la dégradation des molécules de l'endocuticule. Les produits de la digestion sont réutilisés dans la nouvelle cuticule. Les attaches musculaires s'ancrent progressivement de l'ancienne cuticule à la nouvelle. La dernière étape de la mue consiste en le rejet de l'ancienne cuticule, appelé exuviation ou ecdysis. L'ancienne cuticule, constituée d'épicuticule et d'exocuticule, rompt sous l'action d'une pression au niveau de lignes de moindre résistance appelées

lignes exuviales où l'exocuticule est absente. L'animal s'extrait de l'ancienne cuticule, devenant une exuvie. L'exuvie est formée de la cuticule de la surface du corps mais aussi de celle des trachées, des tubes digestifs antérieur et postérieur et des canaux évacuateurs des glandes.

La nouvelle cuticule est molle et extensible. Selon son milieu de vie, l'animal avale de l'air ou de l'eau ce qui dilate son tube digestif et augmente la pression de l'hémolymphe environnante, distendant la cuticule. Les dimensions de la nouvelle cuticule sont alors supérieures à celles de l'ancienne. Son durcissement intervient, notamment en raison du tannage des protéines appelé sclérotinisation. Le remplacement progressif de l'air ou de l'eau par des tissus permet l'accroissement de la masse de l'animal.

La mue est un événement pendant lequel l'animal est dépourvu d'enveloppe corporelle protectrice, de structure de soutien et de transmission des forces. Il est vulnérable et immobile, incapable de se nourrir. Généralement il se protège en se cachant, le temps que la nouvelle cuticule durcisse.

Conclusion

Le tégument des Euarthropodes est formé d'un épiderme surmonté d'une cuticule superficielle qu'il sécrète. Formée de plusieurs couches, l'épicuticule, l'exocuticule et l'endocuticule, elle recouvre la totalité du corps et est organisée en pièces articulées par des régions fines. Elle est composée de chitine et de protéines, arthropodines et sclérotines tannées, ainsi que de lipides superficiels. En conséquence, elle possède souplesse et élasticité, rigidité et résistance, et est imperméable.

La cuticule assure le soutien du corps et le déplacement, permettant l'insertion des muscles. Elle joue le rôle d'exosquelette.

En relation avec sa localisation, elle protège l'animal des agressions extérieures, physiques et chimiques, et contrôle les échanges avec le milieu.

La présence d'une cuticule génère des contraintes, en particulier du point de vue de la croissance. La croissance implique un renouvellement de la cuticule, période pendant laquelle l'animal ne dispose plus de structure de soutien, locomotrices fonctionnelles, ni de protection. Si l'absence de structure de soutien n'est pas fondamentale en milieu aquatique où la densité du milieu et la poussée d'Archimède limitent l'effondrement, en milieu aérien elle est cruciale.

En termes biomécaniques, la possession d'un exosquelette peut limiter la taille de l'organisme. L'exosquelette peut être assimilé à un tube rigide et creux, résistant à la rupture. Pour une masse donnée, la rigidité du tube diminue lorsque le diamètre augmente ; la paroi devient fine et le tube s'affaisse. L'affaissement peut être évité par augmentation de l'épaisseur de la paroi du tube mais sa masse augmente proportionnellement. L'augmentation de l'épaisseur et de la masse de la cuticule ne sont possibles que si l'animal possède une masse musculaire suffisante pour déplacer l'exosquelette.

Par ailleurs, un exosquelette est sensible aux impacts et risque de se fissurer. Si cela ne constitue pas un grave danger pour les organismes de petite taille, les problèmes générés augmentent avec la taille de l'organisme.

L'importance de la cuticule dans la physiologie des Euarthropodes et la diversité de son expression suggèrent qu'elle a joué un rôle important dans l'évolution de ce groupe en particulier dans son expansion et la colonisation des différents milieux qu'il occupe.

Bibliographie et sitographie

Livres

Karen Arms, Pamela Camp, Jules Fontaine, et Lucie Morin. *Biologie tome 1*. De Boeck Université. 1989. 726 p.. [2-8041-1184-9]

Bernard Augère, Jean-François Beaux, François Cariou, Pascale Carrère, Thierry Darribère, Jean-Michel Dupin, Jean-François Fogelgesang, Caroline Hermann-Escuyer, Stéphane Maury, Eric Queinnec, Eric Salgueiro, Cécile Van Der Rest, Pierre Peycru, Didier Grandperrin, et Christiane Perrier. *Biology tout-en-un : BCPST 2ème année*. Dunod. 2017. 743 p.. *J'intègre*. [978-2-10-077644-3]

Jacques Berthet, Alain Amar-Costesec, et Christian De Duve. *Dictionnaire de biologie*. De Boeck. 2006. 1034 p.. [978-2-8041-2798-5]

Neil A. Campbell et Jane B. Reece. *Biologie*. 2ème édition. De Boeck. 2004. 1364 p.. [2-8041-4478-X]

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale tome 2, les grandes fonctions*. 2ème édition. Dunod. 2008. 215 p.. *Sciences sup*. [978-2-10-052135-7]

Daniel Richard, Romain Nattier, Gaëlle Richard, et Thierry Soubaya. *Atlas de phylogénie : la classification du vivant en fiches et en images*. Dunod. 2014. 159 p.. *Science sup*. [978-2-10-070445-3]

Articles

Neil Hadley et Greg Hendricks. *La cuticule. Pour la science*. 1986. 107. 65-67. [1246-7685]

Sites internet

Aurélien Chateigner. *Dossier Euarthropodes*. In *Pages personnelles de Aurélien Chateigner [en ligne]*. Aurélien Chateigner. 2006 [date de consultation : 15 mars 2018]. Disponible sur : <http://aurelien.chateigner.free.fr/~%20Dossier%20Euarthropodes%20-/Dossier.doc> .

Manon Clerejeu. *Euarthropodes*. In *Cours de SVT-EBO [en ligne]*. Cours de SVT-EBO. 2014 [date de consultation : 15 mars 2018]. Disponible sur : <https://coursdesvtbo.wordpress.com/2014/01/05/euarthropodes/> .

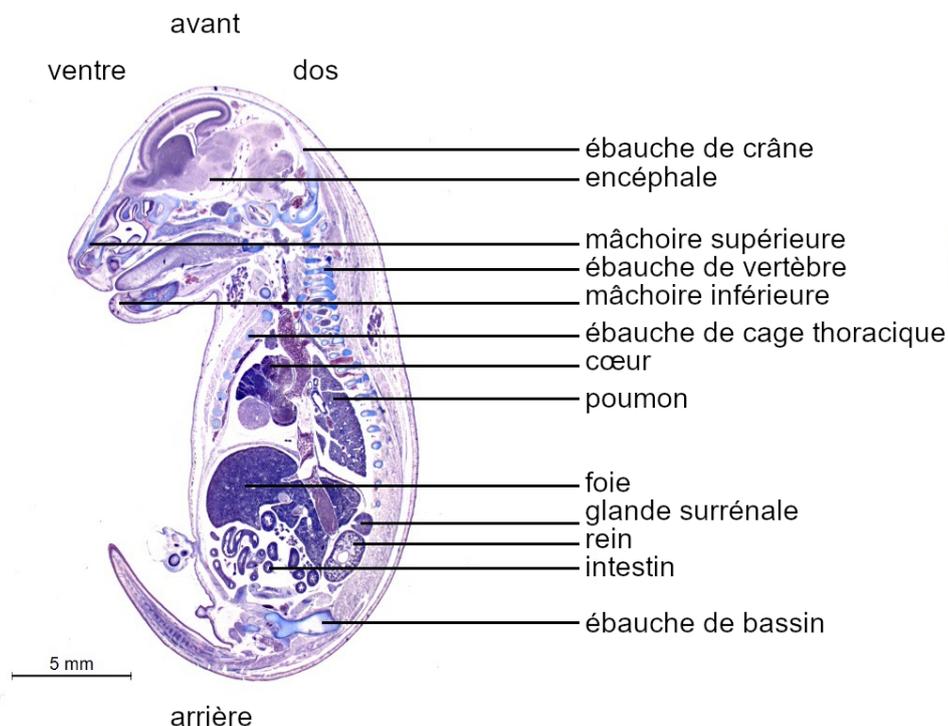
Quentin Mauguit. *Euarthropode*. In *Futura Planète [en ligne]*. Guillaume Josse - Futura-Sciences. [date de consultation : 15 mars 2018]. Disponible sur : <https://www.futura-sciences.com/planete/definitions/zoologie-euarthropode-13721/> .

Le tissu osseux des Vertébrés : fonctions, propriétés et formation

Chloé Duculty <chloe.duculty@etu.univ-st-etienne.fr>
Amandine Micol <amandine.micol@etu.univ-st-etienne.fr>
Aurélien Peyron
<aurelien.peyron@etu.univ-st-etienne.fr>
Marine Rival <marine.rival@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Figure 1. Embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection ENS de Lyon)



Le groupe des animaux Vertébrés est caractérisé par la présence d'un squelette interne. Structure de soutien de l'organisme, il est formé d'os articulés et comporte notamment un axe longitudinal appelé colonne vertébrale, constitué de vertèbres. Ils sont principalement représentés par les Chondrichthyens et les Téléostéens aquatiques, les Lissamphibiens, les Mammifères et les Sauropsidés incluant les Oiseaux, les Crocodiliens, les Lépidosauriens et les Chéloniens aériens.

Les os des Vertébrés sont principalement constitués de tissu cartilagineux chez les Chondrichthyens comme les Requins, et de tissu osseux dans les autres sous-groupes, désignés par le terme Ostéichthyens. Tissu cartilagineux et tissu osseux sont des tissus conjonctifs, formés de manière caractéristique de cellules dispersées dans du matériel extracellulaire, dont l'origine embryonnaire est mésodermique.

Quels sont les composants du tissu osseux ?

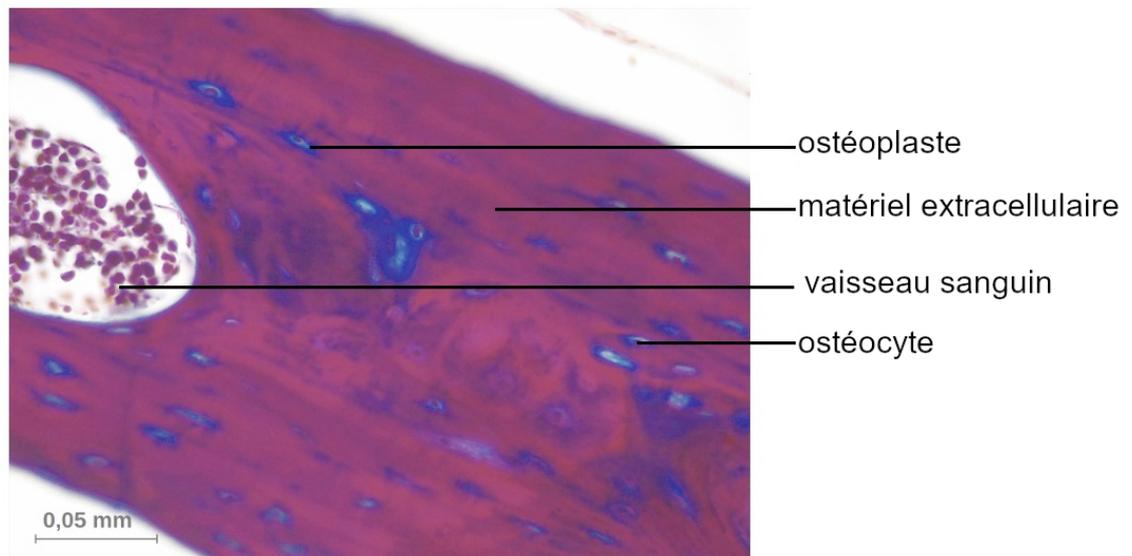
Quelles sont les relations entre ces composants et les propriétés du tissu osseux ?

Comment le tissu osseux est-il formé et éventuellement remodelé ?

En quoi ce tissu est fondamental pour l'organisme ?

Le tissu osseux : une matrice extracellulaire organique minéralisée et des cellules spécialisées

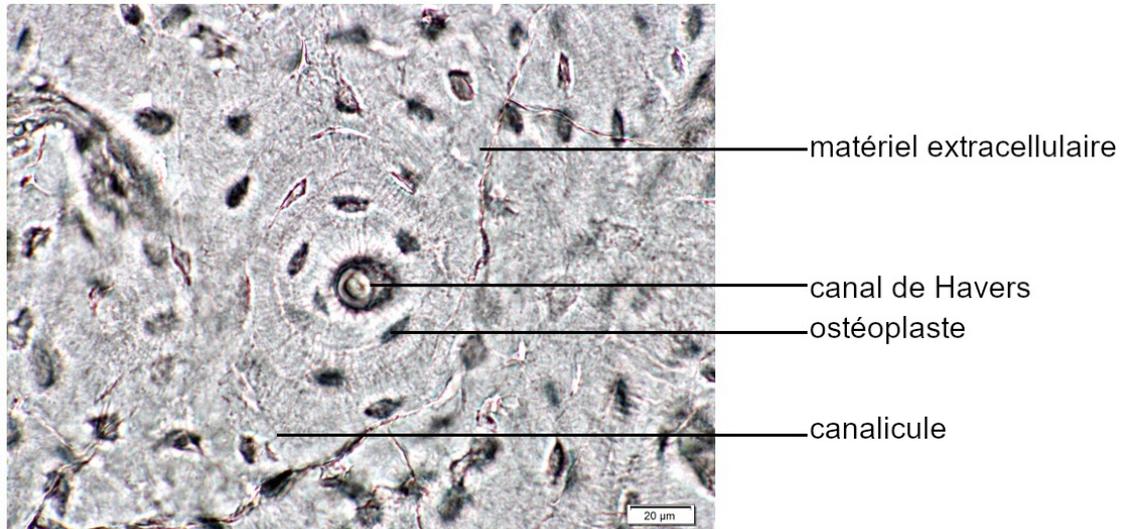
Figure 2. Os compact de tête de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le tissu osseux des Vertébrés apparaît formé de matériel extracellulaire, ou matrice extracellulaire, dans laquelle sont dispersées des logettes appelées ostéoplastes, occupées par des cellules, les ostéocytes. Il est irrigué par des vaisseaux sanguins.

La matrice extracellulaire osseuse, un matériau flexible et résistant à la tension

Figure 3. Os de Mammifère en coupe transversale à sec (Collection de l'ENS de Lyon)



La matrice extracellulaire osseuse est composée d'une fraction organique représentant 30% de sa masse et d'une fraction minérale en représentant 70%.

La fraction organique est principalement représentée par une protéine fibreuse, le collagène de type I. Il correspond à 90% des molécules organiques de la matrice extracellulaire osseuse. Il est formé de sous-unités appelées tropocollagène, formées de trois chaînes protéiques. Elles sont associées par de multiples liaisons en fibres de collagène, unités hélicoïdales, elles-mêmes assemblées en faisceaux.

Les autres constituants de la fraction organique sont :

- la substance fondamentale composée de glycoprotéines dans lesquelles le polypeptide est associé à des glycosaminoglycanes, et d'eau ;
- les protéines et glycoprotéines comme l'ostéocalcine, l'ostéonectine, l'ostéopontine et la fibronectine.

Deux types de tissus osseux sont distingués selon l'agencement du collagène dans la matrice extracellulaire notamment :

- le tissu osseux lamellaire, forme mature, constitué de couches circulaires concentriques, les lamelles osseuses ;
- le tissu osseux réticulaire, forme immature, comportant des fibres de collagène non orientées.

Le tissu osseux lamellaire est constitué d'unités appelées ostéons. De forme cylindrique, ils comportent un canal de Havers central, dans lequel sont présents artères, veines et nerfs. Les canaux de Havers sont connectés entre eux *via* des canaux transversaux de Volkmann. L'organisation du tissu osseux en lamelles osseuses concentriques entourant les canaux de Havers est liée à la disposition du collagène. Les ostéons sont spécifiques des Vertébrés homéothermes. Ils sont également rencontrés chez les Chéloniens. Le tissu osseux des Vertébrés poikilothermes ne comporte généralement pas de canaux de Havers et sa vascularisation est moins régulière, variant selon les espèces et les os.

En relation avec la présence de fibres de collagène parallèles les unes aux autres au sein de lamelles, le tissu osseux possède une importante résistance à la tension, contrainte liée à des tractions exercées en

sens inverses aux deux extrémités d'un os, vers l'extérieur. Le tissu osseux est peu déformable mais ne rompt pas quand il est soumis à des contraintes mécaniques. Il est également relativement élastique. L'orientation du collagène dans le tissu osseux est liée aux contraintes qu'il subit.

Ainsi, le squelette constitué de tissu osseux possède une résistance importante vis-à-vis des contraintes mécaniques qu'il subit.

La matrice extracellulaire osseuse, un matériau rigide et résistant à la compression

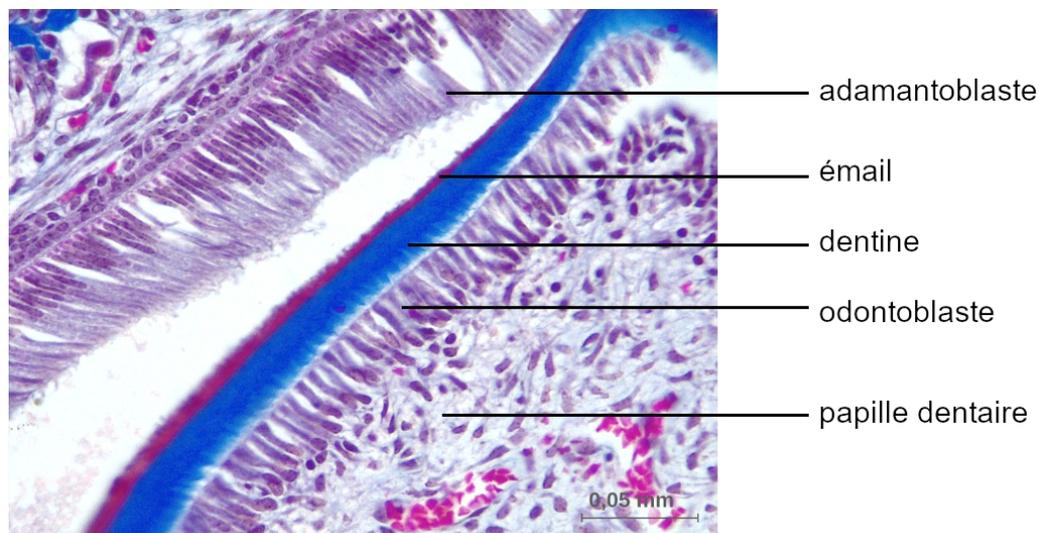
Outre la fraction organique, la matrice extracellulaire du tissu osseux comporte une fraction minérale.

La fraction minérale du tissu osseux est constituée principalement de cristaux d'hydroxyapatite de formule $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$, se présentant comme de petites aiguilles hexagonales. Leur disposition est orientée par les fibres de la fraction organique de la matrice extracellulaire.

La fraction minérale est responsable de la rigidité et la densité du tissu osseux. Elles augmentent avec l'agencement des cristaux en rangées alignées. Elle lui confère une importante résistance à la compression, contrainte liée à des poussées exercées en sens inverses aux deux extrémités d'un os, vers l'intérieur. Cependant, elle génère également friabilité et risque de cassure. Les liaisons étroites entre les fractions minérale et organique empêchent la rupture du tissu osseux.

Finalement, l'association des phases minérale et organique conduit à la combinaison de leurs propriétés.

Figure 4. Dent d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Si le tissu osseux est essentiellement présent dans le squelette des Vertébrés, les dents en sont également constituées. Les dents comportent trois types de tissus : la dentine, l'émail et éventuellement le cément.

La dentine est le principale tissu constitutif de la dent. Elle est formée d'une fraction organique comportant des fibres de collagène de type I, représentant plus de 85% des protéines totales de la matrice extracellulaire. Elle est associée à une fraction minérale de cristaux d'hydroxyapatite, qui représente 70 à 75% de la masse sèche du tissu. En relation avec sa composition, la dentine est dure et relativement élastique. Les cellules produisant la dentine sont appelées odontoblastes.

L'émail est quant à lui formé d'une matrice extracellulaire composée à 96% de cristaux d'hydroxyapatite, associés à une fraction organique dépourvue de collagène. Les cristaux sont

organisés en prismes, leur abondance fait de l'émail le matériel le plus dur des organismes Vertébrés. Les cellules produisant l'émail sont appelées adamantoblastes.

Comment le tissu osseux est-il produit ?

Les cellules osseuses, une activité de dépôt et d'entretien du matériel extracellulaire

Le tissu osseux contient des cellules situées au sein de logettes, les ostéocytes. Sont également présents, généralement en périphérie, des ostéoblastes et des ostéoclastes. Elles appartiennent à deux lignées cellulaires distinctes.

La lignée ostéoblastique est principalement représentée par :

- les pré-ostéoblastes, cellules allongées issues de cellules mésenchymateuses, et évoluant en ostéoblastes ;
- les ostéoblastes de forme cubique ou cylindrique, riches en réticulum endoplasmique rugueux et en ribosomes, assurant production de la fraction organique de la matrice extracellulaire et de sa minéralisation ;
- les ostéocytes, provenant de la différenciation des ostéoblastes inclus dans la matrice extracellulaire et occupant les ostéoplastes, possédant des prolongements cheminant dans des canalicules les reliant à leurs voisines, pauvres en réticulum endoplasmique et en mitochondries, ils réalisent l'entretien de la matrice extracellulaire.

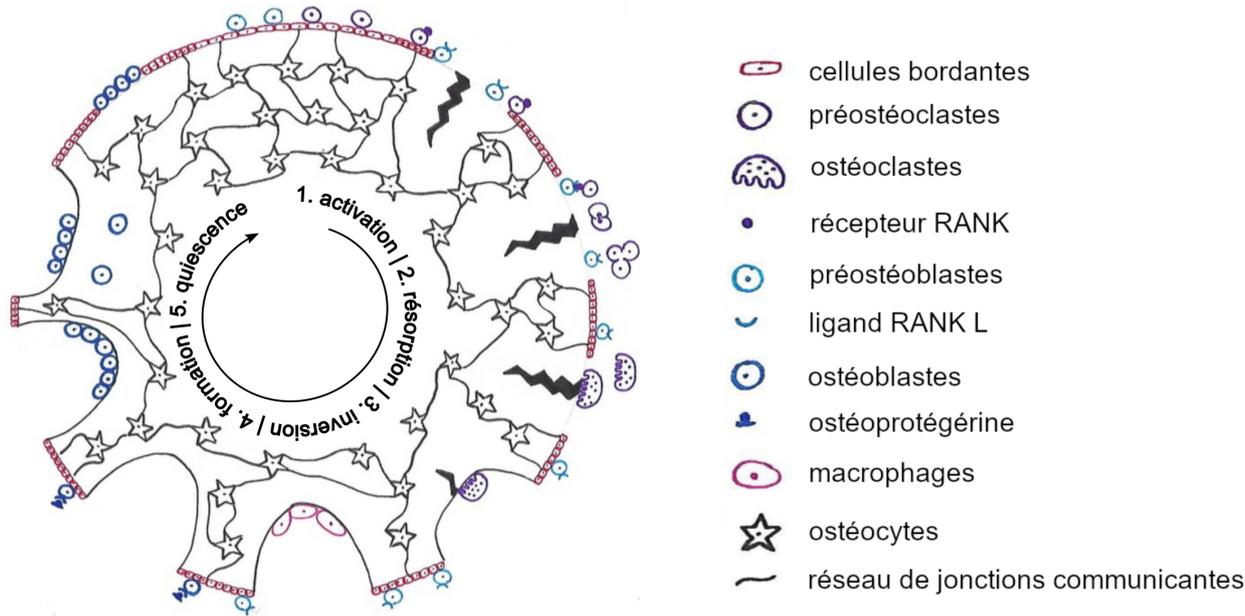
Dans l'os, certains ostéoblastes donnent naissance à des cellules bordantes. Cellules aplaties recouvrant la quasi-totalité de la surface osseuse, elles possèdent un réticulum endoplasmique rugueux réduit, peu de mitochondries, et effectuent peu de synthèses. Ce sont des cellules non différenciées qui sous l'influence d'un stimulus hormonal se transforment en ostéoblastes actifs.

Les ostéoblastes produisent la matrice extracellulaire osseuse. Dans un premier temps, ils synthétisent et libèrent dans le milieu extracellulaire du collagène de type I, et des protéines comme l'ostéocalcine, l'ostéopontine et la sialoprotéine osseuse, représentant jusqu'à 10% de la fraction organique non collagénique. L'ensemble constitue un tissu ostéoïde non minéralisé. Dans un second temps, ils produisent des enzymes comme la phosphatase alcaline, hydrolysant des substrats phosphatés et libérant des ions phosphates. La fixation des ions calcium dans le tissu ostéoïde est initiée par la sialoprotéine osseuse et favorisée par l'ostéocalcine. Les cristaux d'hydroxyapatite se forment alors, intercalés entre les fibres de collagène et orientés par les protéines présentes.

La lignée ostéoclastique est représentée par les pré-ostéoclastes et les ostéoclastes, dérivant de cellules souches hématopoïétiques. Les pré-ostéoclastes sont des cellules mononucléées qui par fusion et différenciation donnent naissance aux ostéoclastes. Les ostéoclastes sont de volumineuses cellules plurinucléées possédant 10 à 20 noyaux, et dont le diamètre peut atteindre 100µm. Au contact de la matrice extracellulaire du tissu osseux, leur membrane est plissée et assure l'ancrage de la cellule. Le cytoplasme associé forme une zone claire dépourvue d'organite mais riche en vésicules. Les ostéoclastes sont très mobiles à la surface du tissu osseux et jouent un rôle dans la résorption de la matrice extracellulaire, conduisant à la formation de lacunes.

Le tissu osseux apparaît comme un tissu vivant et dynamique, en renouvellement constant. Les cellules qui le constituent assurent son remodelage, détruisant le tissu vieillissant et le remplaçant par du tissu jeune.

Figure 5. Cycle de remodelage de la matrice osseuse



Le remodelage du tissu osseux comporte plusieurs étapes.

La phase d'activation correspond à la formation d'une fissure dans la matrice extracellulaire provoquant la mort par apoptose des ostéocytes. En interaction permanente avec les ostéocytes, les cellules bordantes ne reçoivent plus leurs signaux de communication et se rétractent. À la surface de la matrice extracellulaire, les pré-ostéoblastes expriment le ligand de RANK (récepteur activateur de NF- κ B) se liant au récepteur RANK porté par les cellules pré-ostéoclastiques et induisant leur division. Quand le nombre de pré-ostéoclastes est suffisamment élevé, ils fusionnent et forment les ostéoclastes matures.

La phase de résorption intervient alors. Les ostéoclastes adhèrent à la surface de la matrice extracellulaire *via* leur membrane plissée. Ils libèrent par exocytose des acides dissolvant la phase minérale puis des enzymes dégradant le collagène. La matrice osseuse est détruite localement, une chambre de résorption ou lacune est formée. Parallèlement des facteurs de croissance contenus dans le tissu osseux vieillissant sont libérés.

La phase d'inversion voit la mort des ostéoclastes par apoptose et l'intervention de macrophages, lissant le fond de la lacune.

La phase de formation débute avec la transformation des pré-ostéoblastes en ostéoblastes, stimulée par les facteurs de croissance libérés pendant la résorption. Les ostéoblastes libèrent une protéine, l'ostéoprotégérine, se liant à RANK L et inhibant l'activation des pré-ostéoclastes. Les ostéoblastes se fixent au fond de la lacune de résorption et y déposent du collagène de type I, de l'ostéocalcine et de l'ostéopontine. Les ostéoblastes agissent de manière coordonnée grâce aux jonctions communicantes qui les relient. Au fur et à mesure de leur inclusion dans la matrice extracellulaire, les ostéoblastes se différencient en ostéocytes. Au terme de la formation, les derniers ostéoblastes se transforment en cellules bordantes ou meurent par apoptose.

La phase de quiescence est la phase de minéralisation de la matrice. Les ostéoblastes sécrètent une enzyme y contribuant, la phosphatase alcaline.

En relation avec son organisation et ses propriétés, quelles sont les fonctions du tissu osseux ?

Le tissu osseux : un tissu de soutien et de protection, intégré dans la physiologie de l'organisme

Le tissu osseux est le principal constituant des os des Vertébrés, dont l'ensemble constitue le squelette.

Quelles sont ses fonctions et en quoi sont-elles liées aux caractéristiques du tissu osseux ?

Flexibilité, rigidité et soutien

Le corps des Vertébrés est formé de cellules agencées en tissus, organes, appareils et systèmes. Il est riche en eau répartie dans des compartiments liquidiens intracellulaire et extracellulaire, ce dernier incluant le compartiment intratissulaire et le compartiment extratissulaire. Soumis à des contraintes exercées par l'environnement et notamment à la force générée par la gravité, en absence de soutien il se déforme et s'affaisse sous son poids.

Or le corps possède une forme définie. Elle est liée à la présence d'une structure de soutien, le squelette. En relation avec sa localisation à l'intérieur de l'organisme, le squelette des Vertébrés constitue un endosquelette.

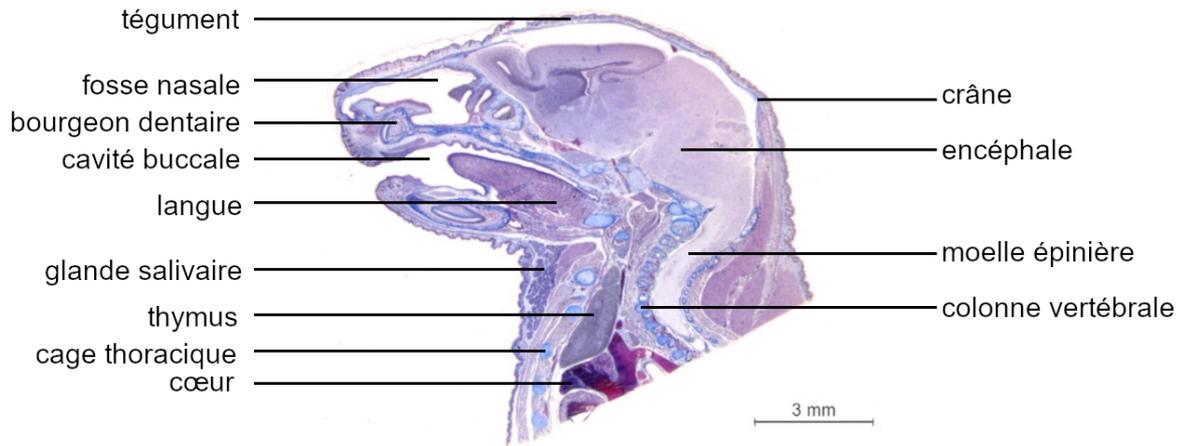
Le squelette est formé de tissu osseux à la fois rigide et relativement flexible, qui lui permet de ne pas se déformer sous l'effet de la gravité. Il supporte ainsi les organes et joue le rôle de charpente. Outre la forme du corps, il détermine sa taille.

Des variations existent, selon les espèces et le milieu de vie notamment. Ainsi, chez le Rat l'articulation du crâne et de la colonne vertébrale est telle que la quadrupédie est possible. Dans l'espèce humaine, le corps est dressé, la colonne vertébrale et les vertèbres ont un agencement différent, la colonne vertébrale procurant un soutien à la tête.

Par ailleurs, les muscles sont insérés sur le squelette. De manière générale, les deux extrémités d'un muscle sont reliées à deux os différents articulés l'un avec l'autre. La contraction ou le relâchement du muscle provoque le déplacement des os autour de l'articulation, en raison de la force exercée. Les mouvements sont ainsi possibles permettant par exemple la locomotion. Les os assurent alors la transmission de la force développée par les muscles à l'environnement, dont la réaction permet la propulsion. La flexibilité, la résistance à la tension et la rigidité du tissu osseux sont essentielles pour supporter et transmettre les forces.

Flexibilité, rigidité et protection

Figure 6. Tête d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

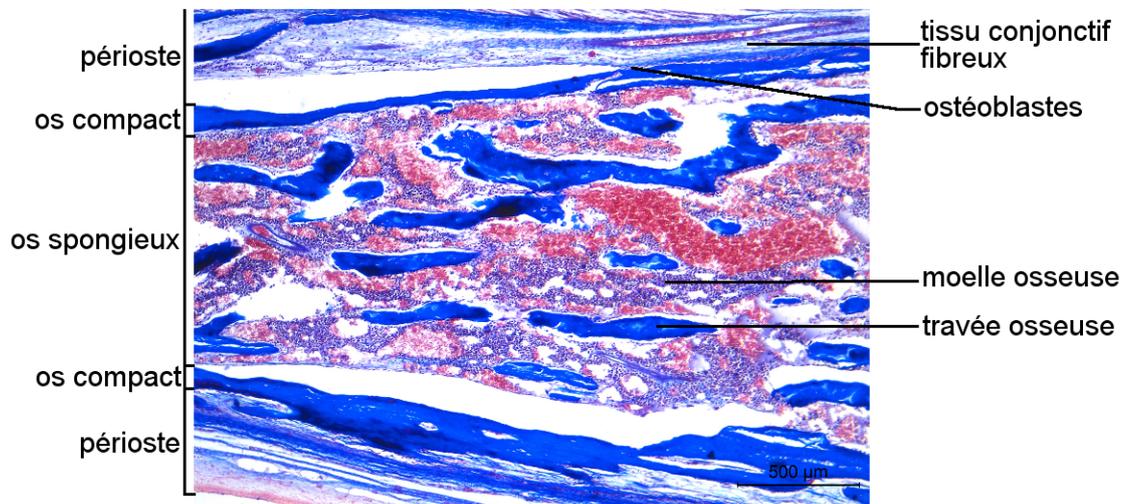


Certains os ont une localisation superficielle comme les os du crâne ou les côtes. Ils constituent une enveloppe rigide et flexible, en relation avec les propriétés du tissu osseux dont ils sont formés. Elle assure une protection des organes internes vis-à-vis des contraintes mécaniques, qu'il s'agisse de chocs, de tensions ou de compressions.

Le système nerveux central des Vertébrés bénéficie en particulier d'une telle protection. L'encéphale situé dans la tête est entouré du crâne, et la moelle épinière localisée dans le tronc court dans un canal ménagé dans la colonne vertébrale.

Chez certaines Tortues, l'ensemble du corps peut être protégé par des structures squelettiques superficielles. Les vertèbres, les côtes et les ceintures scapulaire et pelvienne fusionnent en une plaque osseuse s'interposant entre les parties dorsale et ventrale de la carapace. En cas de danger extérieur, l'animal entre entièrement dans sa carapace. Ces pièces osseuses protègent alors tout l'organisme.

Figure 7. Os long d'embryon humain en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



De nombreux os de Vertébrés comportent une région périphérique compacte et une région centrale spongieuse, constituée de travées de tissu osseux entre lesquelles des lacunes sont présentes. Les lacunes abritent un tissu hématopoïétique, la moelle osseuse, dans laquelle est réalisée la production des cellules sanguines. L'organisation de ces os assure, en relation avec les propriétés du tissu osseux, une grande résistance à l'écrasement protégeant les cellules souches hématopoïétiques. La riche vascularisation de l'os spongieux permet la libération des cellules sanguines dans l'appareil circulatoire et le remaniement du tissu osseux.

Minéralisation, équilibre phosphocalcique et contrôle

La matrice extracellulaire du tissu osseux est composée à 70% de substances minérales et principalement d'hydroxyapatite, constitué de calcium et de phosphore. Contenant 99% du calcium et 90% du phosphore de l'organisme dans l'espèce humaine, elle constitue une réserve de ces éléments, mobilisable grâce au remodelage osseux. Lors de la phase de résorption osseuse, les ostéoclastes libèrent les ions calcium et phosphates dans le sang. À l'inverse, la minéralisation de la matrice osseuse implique un prélèvement d'ions calcium et phosphates sanguins et leur incorporation sous forme de cristaux d'hydroxyapatite. Les ions calcium et phosphates incorporés lors de la minéralisation proviennent principalement de l'alimentation mais aussi de la résorption de la matrice osseuse par les ostéoclastes. Ainsi, le tissu osseux est un acteur de l'équilibre phosphocalcique.

Les ions calcium jouent un rôle dans la conduction de l'information dans les systèmes nerveux et musculaire, dans la coagulation sanguine et dans l'activité des enzymes. Les ions phosphates interviennent dans les conversions énergétiques impliquant l'ATP, l'activité des enzymes et l'équilibre acido-basique du sang.

La calcémie et la phosphatémie, concentrations plasmatiques d'ions calcium et phosphates respectivement, sont finement régulées et le tissu osseux est l'un des acteurs de cette régulation. Plusieurs facteurs interviennent :

- la parathormone, produite par les glandes parathyroïdes, a une action hypercalcémiant et hyperphosphatémiant en stimulant la résorption du tissu osseux et la réabsorption rénale d'ions calcium et phosphates, ainsi que la synthèse de métabolites de la vitamine D ;
- les métabolites de la vitamine D ont de même une action hypercalcémiant et hyperphosphatémiant en favorisant l'absorption intestinale et la réabsorption rénale d'ions calcium et phosphates ainsi que la résorption osseuse, ils stimulent parallèlement la synthèse de collagène, d'ostéocalcine et de phosphatase alcaline favorisant la minéralisation de la matrice extracellulaire osseuse ;
- la calcitonine, produite par la glande thyroïde, est à l'inverse hypocalcémiant et hypophosphatémiant, inhibant la résorption osseuse et stimulant l'excrétion urinaire des ions calcium et phosphates ;
- le facteur de croissance des fibroblastes 23 (FGF23), produit par les ostéocytes, a une action hypophosphatémiant, favorisant l'inactivation des métabolites de la vitamine D et stimulant l'excrétion urinaire des ions phosphates.

En relation avec sa composition et les propriétés qui en découlent, le tissu osseux assure le soutien de l'organisme, sa protection, et contribue au maintien de l'équilibre phosphocalcique comme effecteur des régulations.

Si les lignées ostéoblastiques et ostéocalciques sont responsables de son métabolisme chez l'adulte, comme le tissu osseux est-il mis en place au cours du développement ?

Le tissu osseux : un tissu issu du développement du mésenchyme

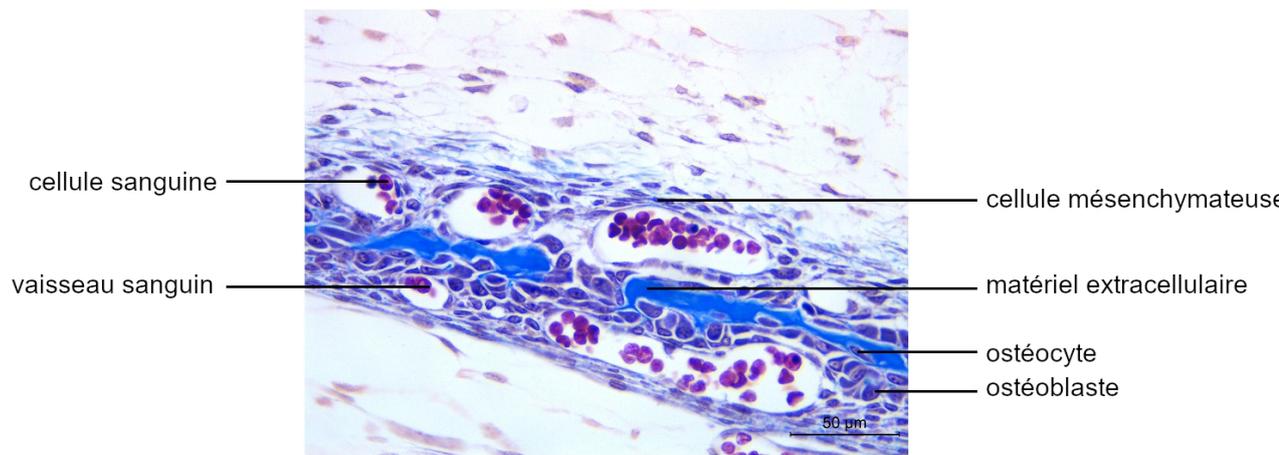
La formation du tissu osseux porte le nom d'ostéogénèse. Elle est réalisée à partir de mésenchyme par un processus d'ossification, transformation en tissu osseux. Deux types d'ossifications sont distingués,

directe et indirecte. La première consiste en la formation de tissu osseux directement à partir de tissu mésenchymateux, la seconde correspond à la formation de tissu cartilagineux à partir du tissu mésenchymateux puis à son remplacement par du tissu osseux.

L'ossification dermique, une transition entre mésenchyme et tissu osseux

L'ossification dermique concerne essentiellement la formation du tissu osseux de la boîte crânienne et de la clavicule.

Figure 8. Crâne d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

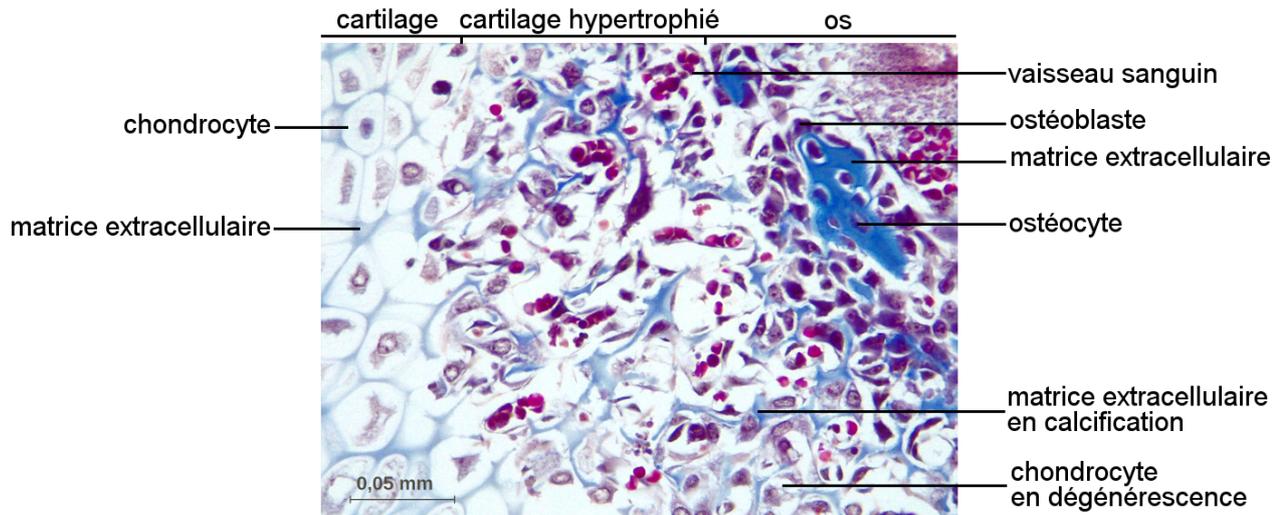


Les cellules mésenchymateuses de la profondeur du derme se groupent en îlots puis se transforment en ostéoblastes. Elles donnent ainsi naissance à des centres d'ossification. Les ostéoblastes produisent les constituants organiques de la matrice extracellulaire, formant du tissu ostéoïde. Ils en assurent ensuite la minéralisation par dépôt de cristaux d'hydroxyapatite. En conséquence, les ostéoblastes se trouvent isolés les uns des autres et entourés de matrice extracellulaires. Ils se différencient alors en ostéocytes.

L'ossification enchondrale, une transition entre mésenchyme, tissu cartilagineux puis tissu osseux

L'ossification enchondrale permet la formation de la plupart des tissus osseux du corps.

Figure 9. Os d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les cellules mésenchymateuses se transforment en chondroblastes, qui produisent une matrice extracellulaire de nature organique, formée de collagène et d'une abondante substance fondamentale. À l'instar des ostéocytes, ils se trouvent progressivement isolés les uns des autres et entourés de matrice extracellulaire. Ils se différencient alors en chondrocytes occupant des logettes appelées chondroplast. Les chondrocytes entretiennent la matrice extracellulaire. Le tissu formé est un tissu cartilagineux hyalin dans lequel les chondrocytes n'ont pas d'agencement spatial spécifique. Dans le cas d'une ébauche d'os long, ils se divisent de manière orientée et donnent naissance à des files longitudinales de cellules.

La transformation du tissu cartilagineux en tissu osseux débute par une hypertrophie des chondrocytes qui résorbent alors la matrice extracellulaire cartilagineuse. Il n'en subsiste que quelques fines travées ménageant entre elles de vastes lacunes. Les chondrocytes produisent également par bourgeonnement des vésicules qu'ils libèrent dans la matrice extracellulaire. Elles contiennent des ions calcium et phosphates, des molécules favorisant la formation de cristaux et des enzymes comme la phosphatase alcaline. Une fois déversé dans le milieu extracellulaire, leur contenu provoque la minéralisation de la matrice extracellulaire. Les chondrocytes dégénèrent ensuite. Des vaisseaux sanguins et des cellules mésenchymateuses envahissent les espaces internes. Des ostéoblastes se différencient à partir des cellules mésenchymateuses, et produisent du tissu osseux.

Au cours du développement, certains os comme ceux de la mandibule résultent d'une ossification mixte, enchondrale et dermique. Lors des premières semaines du développement embryonnaire, la région symphysaire et les régions condyliennes de la mandibule sont formées par ossification enchondrale. Les autres pièces sont formées par ossification dermique. La suite du développement permet la soudure des pièces squelettiques buccales dont les origines sont différentes.

Le tissu osseux, la croissance et l'évolution de ses fonctions au cours de la vie

Au cours de la vie, le tissu osseux croît et se résorbe.

Dans l'espèce humaine, l'ossification débute pendant la sixième semaine de développement. Durant les quatre premières années de vie, la croissance des os est rapide. Dans les os longs, elle est réalisée grâce à la persistance de cartilage dit de conjugaison à la jonction entre épiphyse et diaphyse. Les cellules cartilagineuses prolifèrent et sont organisées en files parallèles à l'axe longitudinal de l'os. L'allongement de la diaphyse en résulte, et en conséquence de l'os. Au fur et à mesure de la formation de nouveaux chondrocytes, le tissu cartilagineux est transformé en tissu osseux. Lorsque tout le tissu cartilagineux est transformé en tissu osseux, la croissance en longueur de l'os est terminée.

Le maximum du capital osseux est atteint à vingt ans. À partir de quarante ans, une diminution osseuse se produit. Elle concerne par exemple l'os compact de l'enveloppe des os plats et courts. Elle est liée à l'augmentation du remodelage et de la résorption qui entraîne un amincissement et une fragilisation du tissu osseux.

Conclusion

Le corps des Vertébrés est soutenu par les os dont le principal constituant est le tissu osseux. Outre sa fonction de soutien, le tissu osseux assure la protection des organes thoraciques, du système nerveux central et du tissu hématopoïétique, contribue à l'équilibre phosphocalcique et produit des messagers chimiques, notamment des hormones. À la fois rigide, flexible et relativement élastique, il ne se déforme pas sous l'effet de la gravité, résiste aux chocs et aux contraintes mécaniques sans rompre.

En relation avec sa composition, le tissu osseux possède une densité élevée. Si elle n'est pas un inconvénient en milieu aquatique ou terrestre pour les Vertébrés vivant au contact du substrat, elle est un problème important pour la locomotion par le vol, adoptée par la plupart des Oiseaux. Ces animaux possèdent des os qualifiés de pneumatiques dans lesquels une partie du tissu osseux et de la moelle osseuse est remplacée par des lacunes dans lesquelles s'insinuent des sacs aériens. Cet agencement conduit à un allègement du squelette, favorisant le vol.

Le tissu osseux est en remaniement permanent, ce qui permet le maintien de ses fonctions et de ses propriétés malgré les années et les fractures. Il est difficile de le remplacer par un matériau exogène, mais en cas de fracture la zone lésée peut être renforcée par du titane. Il s'agit d'un métal très résistant, capable d'absorber et de dissiper une grande quantité d'énergie. En revanche, son rôle est limité à des fonctions purement mécanique.

Bibliographie et sitographie

Livres

Karel.F Liem et Warren.F Walker. *Functional anatomy of the Vertebrates*. 3ème édition. Brooks et Cole. 2000. 784 p.. [0-03-022369-5]

Jean-Louis Picaud, Jean-Claude Baehr, et James Maissiat. *Biologie animale tome 2, les Vertébrés*. Dunod. 2004. 304 p.. *Sciences sup.* [2-10-004547-4]

Articles

Robert Filmon, Florence Grizon, Michel Basle, et Daniel Chappard. *La minéralisation du tissu osseux. Implantodontie*. 2001 [date de consultation : 30 avril 2018]. 42. 25-34. [1158-1336] Disponible sur : <http://www.gerom-angers.fr/download/La%20mineralisation%20du%20tissu%20osseux.pdf> .

Vinciane Toppets, V. Pastoret, V. De Behr, N. Antoine, et C. Dessy. *Morphologie, croissance et remaniement du tissu osseux. Annales de médecine vétérinaire*. Faculté de médecine vétérinaire de Liège. 2004 [date de consultation : 08 mars 2018]. 148. 1-13. [1781-3875] Disponible sur : http://www.facmv.ulg.ac.be/amv/articles/2004_148_1_01.pdf .

Sites internet

Gilles Camus. *L'os participe à la régulation du métabolisme du glucose. In Planet-vie, ressources en sciences de la vie pour les enseignants [en ligne]*. Pascal Combemorel - Direction générale de l'enseignement scolaire – École normale supérieure. 2016 [date de consultation : 17 mars 2018]. Disponible sur : <http://planet-vie.ens.fr/content/insuline-os> .

- Armand De Ricqlès et Jean-Paul Camus. *Os*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2016 [date de consultation : 3 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/os/> .
- Baptiste Dépalle. *Influence de de l'hétérogénéité des propriétés mécaniques sur la résistance de l'os trabéculaire humain*. In *Thèses de l'INSA de Lyon [en ligne]*. INSA de Lyon. 2011 [date de consultation : 17 mars 2018]. Disponible sur : <http://theses.insa-lyon.fr/publication/2011ISAL0060/these.pdf> .
- Servier TechBlog. *L'os un tissu vivant - Le remodelage osseux: du normal au pathologique [vidéo en ligne]*. Youtube. 2013 [date de consultation : 17 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.youtube.com/watch?v=E9Lg31PIFV8> .
- Jean-Claude Souberbielle. *Le FGF23, un facteur qui monte*. In *La lettre du rhumatologue [en ligne]*. Edimark SAS. 2014 [date de consultation : 17 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.edimark.fr/Front/frontpost/getfiles/21906.pdf> .

Se mouvoir avec un squelette externe ou avec un squelette interne

Clément Dumas <clement.dumas3@etu.univ-st-etienne.fr>

Marthe Priouret <marthe.priouret@etu.univ-st-etienne.fr>

Mélie Talaron <melie.talaron@etu.univ-st-etienne.fr>

Julien Turrel <julien.turrel@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les organismes animaux sont généralement mobiles, capables de déplacer leur corps dans leur environnement, mais aussi de réaliser des mouvements, déplacements de pièces corporelles.

La fonction de locomotion assure le déplacement global du corps. Selon le milieu de vie et le plan d'organisation, divers modes de locomotion existent parmi lesquels figurent la nage, la marche, le vol, la saltation. Il s'agit respectivement de déplacements en milieu aquatique impliquant des appuis sur l'eau, en milieu aquatique ou aérien avec des appuis sur le substrat, en milieu aérien avec des appuis sur l'air, en milieu aérien avec un appui sur le substrat et une suspension. À cet égard, le Criquet et la Grenouille ont les capacités communes de marcher et de sauter.

Les déplacements des organismes animaux et de leurs pièces corporelles impliquent deux dispositifs anatomiques principaux, le système musculaire et le système squelettique, et un contrôle par le système nerveux. Le système musculaire est formé d'organes, les muscles, ayant la capacité de se contracter et de se relâcher, ce qui conduit à leur raccourcissement et leur allongement, respectivement. Le système squelettique est le plus souvent constitué de pièces rigides assurant le soutien de l'organisme et contribuant à déterminer sa forme.

Le squelette du Criquet est principalement représenté par son enveloppe corporelle, formée de plaques rigides et articulées, la cuticule. Localisée à l'extérieur de l'organisme, elle constitue un exosquelette. En raison de sa présence, la musculature n'est pas visible.

Par opposition, le squelette de la Grenouille est représenté par un ensemble d'os internes, rigides et articulés. Il s'agit d'un endosquelette, peu visible extérieurement alors que la musculature est visible sous forme de renflements recouverts par le tégument souple.

La mobilité implique généralement une interaction avec l'environnement. En quoi consiste-t-elle ?

Comment squelette et muscles interviennent-ils dans la mobilité ?

Quelles sont les conséquences de la localisation du squelette sur la mobilité ?

Se mouvoir : interagir avec l'environnement

Le corps des animaux est formé de cellules agencées en tissus, organes, appareils et systèmes. Il contient une importante quantité d'eau répartie dans des compartiments liquidiens intracellulaire et extracellulaire, ce dernier incluant le compartiment intratissulaire et le compartiment extratissulaire. Bien que maintenu aux différentes échelles par des structures élastiques comme les membranes et les matrices extracellulaires, en absence de structure de soutien, il se déforme lorsqu'il est soumis à des contraintes exercées par l'environnement.

L'environnement exerce sur les animaux deux forces principales et opposées : la gravité, qui tend à provoquer l'affaissement du corps sous son poids, et la poussée d'Archimède, qui tend à le soutenir.

En milieu aérien, la poussée d'Archimède est faible et l'impact de la gravité est plus significatif qu'en milieu aquatique.

En dépit de ces contraintes, le corps possède une forme définie. Elle est liée à la présence du squelette, structure de soutien jouant le rôle de charpente, en relation avec une relative rigidité.

Se mouvoir : exercer une force sur son environnement

Figure 1. Voir la vidéo "Marche du Criquet"



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/22_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/22_video_01.webm]

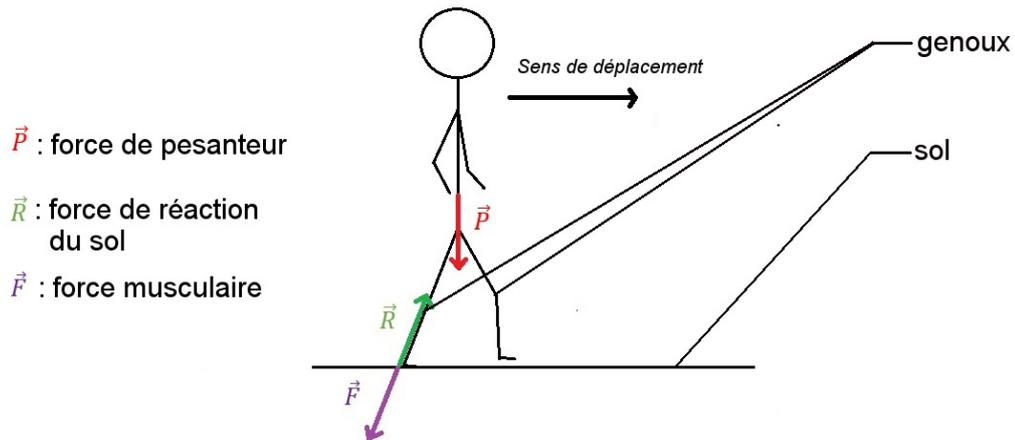
Le déplacement du Criquet sur une paroi implique une alternance coordonnée de posés et de levés des différents appendices sur le support. Ils permettent des appuis successifs en des points de plus en plus antérieurs, et ainsi un déplacement vers l'avant correspondant à la marche. Deux structures constitutives des appendices apparaissent fondamentales dans le déplacement :

- leur extrémité distale interagissant avec le support ;
- les articulations permettant les mouvements des pièces formant les appendices les unes par rapport aux autres.

La marche d'un animal, à l'image de celle du Criquet, est une alternance de posés et de levés des appendices ou des membres locomoteurs, c'est-à-dire de contacts et de non contacts avec le sol, dus à des mouvements des segments des appendices ou des membres autour d'articulations. Il s'agit d'interactions avec un support, en l'occurrence le sol.

En quoi consistent ces interactions et quelles sont les forces en présence ?

Figure 2. Forces appliquées à un organisme humain en marche



Dans le cas de la marche, interviennent :

- le poids, dû à la gravité, force verticale dirigée vers le sol et appliquée sur le centre de gravité ;
- la force musculaire prenant la forme d'une poussée dont l'orientation varie avec la conformation de l'appendice ou du membre ;
- la force de réaction du sol, égale et opposée à la poussée, assurant la propulsion du corps.

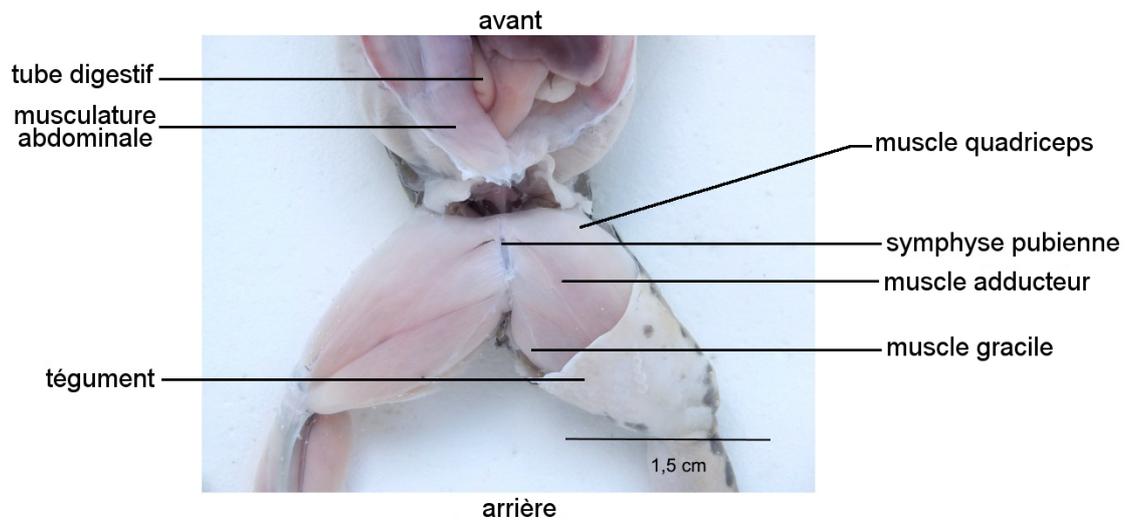
Le squelette des appendices ou des membres soulève le corps au-dessus du sol et en assure le soutien. Lorsque le centre de gravité se projette verticalement sur la surface d'appui, le corps est en équilibre, les masses corporelles étant réparties également autour du centre de gravité. Il est aussi responsable de la transmission de la force musculaire au sol et détermine son orientation en fonction du type d'articulation impliqué notamment.

Le squelette des animaux, qu'il soit interne ou externe, est rigide et permet à l'organisme de conserver sa forme. Il est formé de pièces articulées, notamment au niveau des appendices ou des membres, constitués de segments mobiles les uns par rapport aux autres. Sa rigidité et la mobilité de ses pièces constitutives sont essentielles dans les interactions avec le milieu et notamment l'exercice d'une action engendrant une réaction, processus à la base du déplacement.

Comment les pièces squelettiques ont-elles mises en mouvement ?

Se mouvoir : une interaction des systèmes squelettique et musculaire

Figure 3. Symphyse pubienne de Grenouille en vue ventrale



Chez les Vertébrés, les os du bassin sont généralement soudés ventralement et forment une symphyse pubienne. L'une des extrémités des muscles adducteurs des membres postérieurs y est fixée, l'autre étant fixée sur la face interne du fémur. La contraction des muscles adducteurs correspondant à leur raccourcissement a pour conséquence de rapprocher les membres postérieurs du corps après qu'ils en aient été écartés, en provoquant leur pivotement au niveau de l'articulation de la hanche.

De manière générale, les extrémités des muscles sont fixées sur des pièces squelettiques différentes, de part et d'autre d'une articulation. Chez les animaux à squelette interne, la fixation est réalisée sur la surface externe des pièces squelettiques alors que chez les animaux à squelette externe, l'insertion est située sur la face interne des pièces squelettiques. Ainsi le raccourcissement ou l'allongement des muscles conduit à un déplacement des pièces squelettiques les unes par rapport aux autres, autour des articulations.

Les articulations des Vertébrés sont formées par la juxtaposition des extrémités os, maintenue par des ligaments.

Figure 4. Membrane articulaire de patte de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Chez les Arthropodes, les articulations sont des régions fines et souples de la cuticule situées entre deux pièces squelettiques reliées par un même muscle. La cuticule des Arthropodes est constituée de trois couches. De l'extérieur vers l'intérieur, ce sont :

- l'épicuticule composée de cires et de lipoprotéines ;
- l'exocuticule formée de chitine et de sclérotines, arthropodines tannées ;
- l'endocuticule constituée de chitine et d'arthropodines non tannées.

La chitine est un polymère de N-acétylglucosamine, fibreux et agencé en feuillets. Elle confère à la cuticule flexibilité et résistance mécanique. Les arthropodines sont des protéines ne modifiant pas les propriétés mécaniques de la cuticule. Leur tannage, qui les transforme en sclérotines, conduit à la formation d'un réseau rigidifiant et imperméabilisant la couche dans laquelle elles sont présentes. Au niveau des membranes articulaires, la flexibilité de la cuticule est liée à l'absence d'exocuticule le plus souvent. La présence d'une protéine élastique, la résiline, y contribue également.

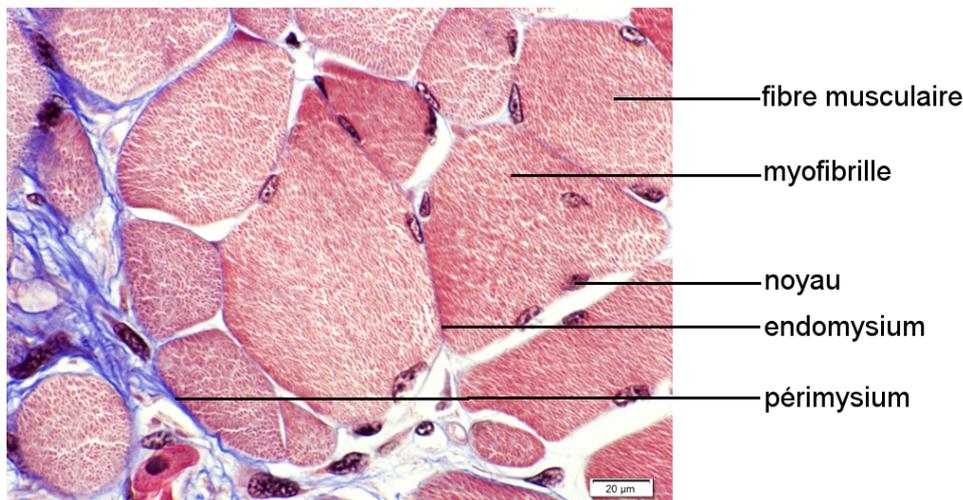
Finalement, les systèmes squelettique et musculaire sont associés dans la mobilité, que le squelette soit externe ou interne. Les pièces du squelette, dont la masse est parfois importante relativement à la masse corporelle totale, sont mises en mouvement grâce aux muscles qui y sont fixés, dont la longueur varie avec l'état de contraction ou de relâchement. Les pièces squelettiques se déplacent les unes par rapport aux autres autour des articulations et interagissent avec l'environnement en exerçant une action engendrant une réaction.

Comment les forces constituant l'action sont-elles produites et transmises ?

Se mouvoir : production et transmission d'une force

De la contraction musculaire à la force

Figure 5. Muscle squelettique de Triton en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Comme tous les muscles, les muscles associés au squelette, qu'il soit externe ou interne, ont la capacité de se contracter et de se relâcher. La contraction provoque la réduction de la longueur du muscle et le relâchement conduit à son augmentation.

Chez les Vertébrés, les muscles squelettiques sont constitués de volumineuses cellules allongées appelées myocytes ou fibres musculaires. Elles possèdent plusieurs noyaux périphériques. En coupe transversale, leur cytoplasme apparaît finement ponctué alors qu'en coupe longitudinale, il est strié transversalement. Chacune est entourée de tissu conjonctif fibreux, l'endomysium. Elles sont groupées

en faisceaux également entourés de tissu conjonctif fibreux, le périmysium. L'ensemble du muscle présente aussi une enveloppe conjonctive, l'épimysium. Les contractions et les relâchements des muscles résultent de raccourcissements et d'allongements des faisceaux et des cellules musculaires qui les constituent.

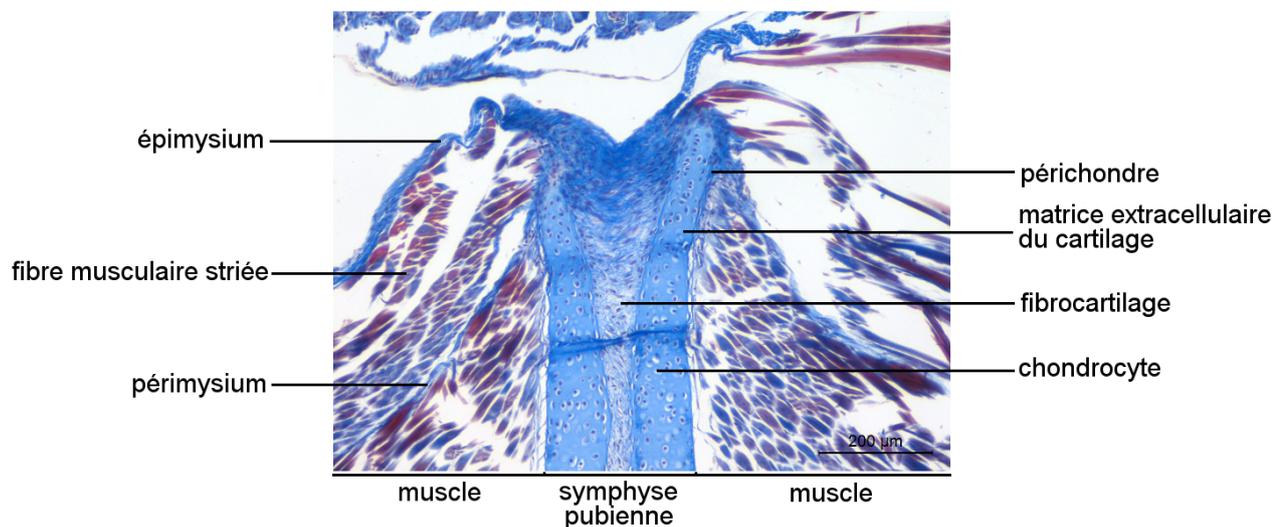
Les ponctuations cytoplasmiques révèlent la présence d'unités structurales et fonctionnelles longitudinales au sein des cellules musculaires, les myofibrilles. Elles sont formées d'une juxtaposition de sous-unités appelées sarcomères, constitués de filaments de myosine et de filaments d'actine disposés parallèlement à l'axe longitudinal des myofibrilles. Leur distribution régulière dans les sarcomères est à l'origine des stries transversales. Le coulisement des filaments d'actine le long des filaments de myosine provoque le raccourcissement des sarcomères, des myofibrilles et en conséquence de la cellule musculaire, qui conduit à la contraction du muscle. Le coulisement consomme de l'ATP, et consiste en une conversion de l'énergie chimique que contient cette molécule en énergie mécanique.

Les extrémités du muscle étant fixées sur les pièces squelettiques, son raccourcissement est à l'origine d'une force s'appliquant sur les pièces squelettiques et tendant à les rapprocher. Le taux de raccourcissement des fibres et le nombre de faisceaux de fibres impliqués dans la contraction conditionnent la force développée par le muscle. La contraction des muscles striés squelettiques est donc le moteur des mouvements corporels.

De la force au déplacement des pièces squelettiques

La force générée par le muscle en contraction est transmise aux pièces squelettiques de l'organisme. La transmission de la force est assurée par la fixation du muscle sur le squelette.

Figure 6. Symphyse pubienne de Grenouille juvénile en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

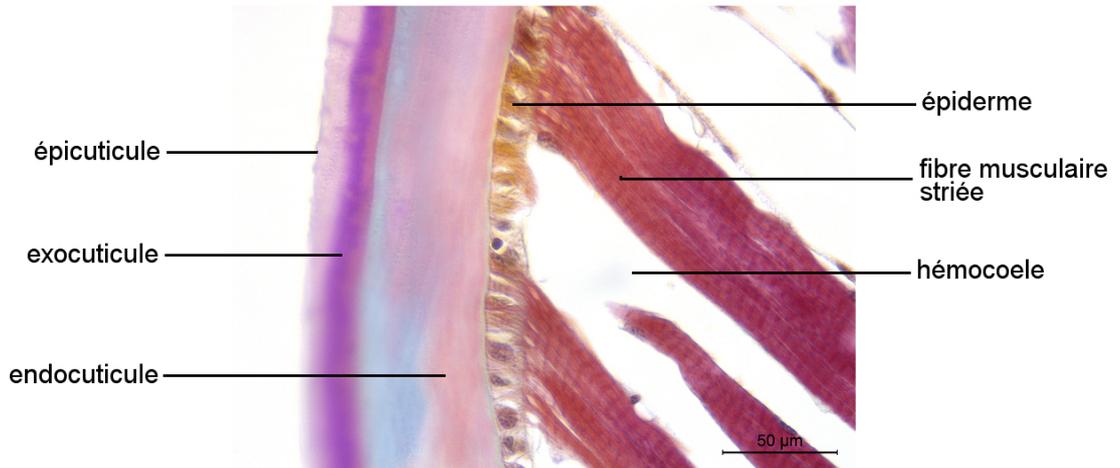


Dans le cas d'un endosquelette, il existe deux formes d'insertion des muscles sur le squelette.

L'insertion directe est réalisée par soudure de l'épimysium, tissu conjonctif dense entourant le muscle, à la surface de l'os ou du cartilage, formée respectivement de périoste ou de périchondre.

L'insertion indirecte implique un tendon cylindrique ou une aponévrose en feuillet, tous deux formés de tissu conjonctif dense riche en fibres de collagène orientées parallèlement, fixé sur le périoste ou le périchondre. La continuité mécanique du muscle et du tendon ou de l'aponévrose est due à la présence de jonctions entre les cellules musculaires et la matrice extracellulaire, notamment d'hémidesmosomes.

Figure 7. Paroi corporelle du Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Dans le cas des Insectes, animaux possédant un exosquelette, les fibres musculaires semblent insérées sur l'épiderme et l'épiderme relié à la cuticule. À l'échelle cellulaire, la membrane de la région basale des cellules épidermiques forme des interdigitations engrenées avec les replis de la membrane des fibres musculaires, portant des jonctions intercellulaires en particulier des desmosomes. La membrane de leur région apicale forme des digitations au contact de la cuticule, au niveau desquelles des hémidesmosomes sont présents. À l'extérieur des cellules, des fibres en émanent et traversent la cuticule jusqu'à s'accoler à la face interne de l'épicuticule. Le cytoplasme des cellules épidermiques contient d'abondants microtubules agencés selon leur axe basoapical. Ils sont reliés aux desmosomes basaux d'une part et aux hémidesmosomes apicaux d'autre part. Ainsi, les fibres musculaires sont en continuité mécanique avec la face interne de l'épicuticule par l'intermédiaire des desmosomes les reliant aux cellules épidermiques, des microtubules des cellules épidermiques, des hémidesmosomes associant cellules épidermiques et face interne de la cuticule et des fibres traversant la cuticule. Un tel dispositif assure une fixation solide des muscles sur la cuticule, autorisant la transmission des forces, mais offre également la possibilité d'une désolidarisation des deux structures, permettant le renouvellement de la cuticule lors des mues.

Figure 8. Apodème de thorax de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'épiderme et la cuticule forment parfois des invaginations à l'intérieur du corps, appelées apodèmes. Les muscles s'y fixent, de la même manière que sur la paroi corporelle.

Finalement, que le squelette soit externe ou interne, se mouvoir implique une coopération entre les systèmes squelettique et musculaire, rendue possible par l'insertion des muscles sur les pièces squelettiques. Les fixations des muscles sur les squelettes sont diverses, internes ou externes, directes ou indirectes par l'intermédiaire de tendons ou d'aponévroses.

La locomotion implique le déplacement relatif des pièces squelettiques, autour de pivots correspondant aux articulations. Que le squelette soit externe ou interne, pièces squelettiques et articulations sont des dispositifs anatomiques comparables à des leviers. Les leviers sont formés de deux barres rigides mobiles autour d'un point fixe correspondant à un axe de rotation et soumises à deux forces qui tendent à les faire pivoter. La contraction du muscle parallèle à la première pièce squelettique entraîne une traction de la seconde pièce squelettique sur laquelle il est inséré et, par rotation au niveau de l'articulation, le rapprochement des deux.

Toutefois, la constitution des articulations diffère selon le squelette. Dans le cas d'un exosquelette, les pièces squelettiques sont reliées par une membrane articulaire souple avec laquelle elles sont en continuité. La forme des extrémités des pièces squelettiques en présence détermine les types de mouvements possibles. Dans le cas d'un endosquelette, les pièces squelettiques sont juxtaposées et maintenues par des ligaments, formés de tissu conjonctif fibreux dense. La position des ligaments et la forme des surfaces articulaires conditionnent les types de mouvements possibles.

En quoi la localisation du squelette contraint-elle la mobilité ?

Se mouvoir : des contraintes liées à la localisation du squelette

Amplitude des articulations et diversité des mouvements

Figure 9. Anatomie du membre postérieur droit de Grenouille en vue dorsale

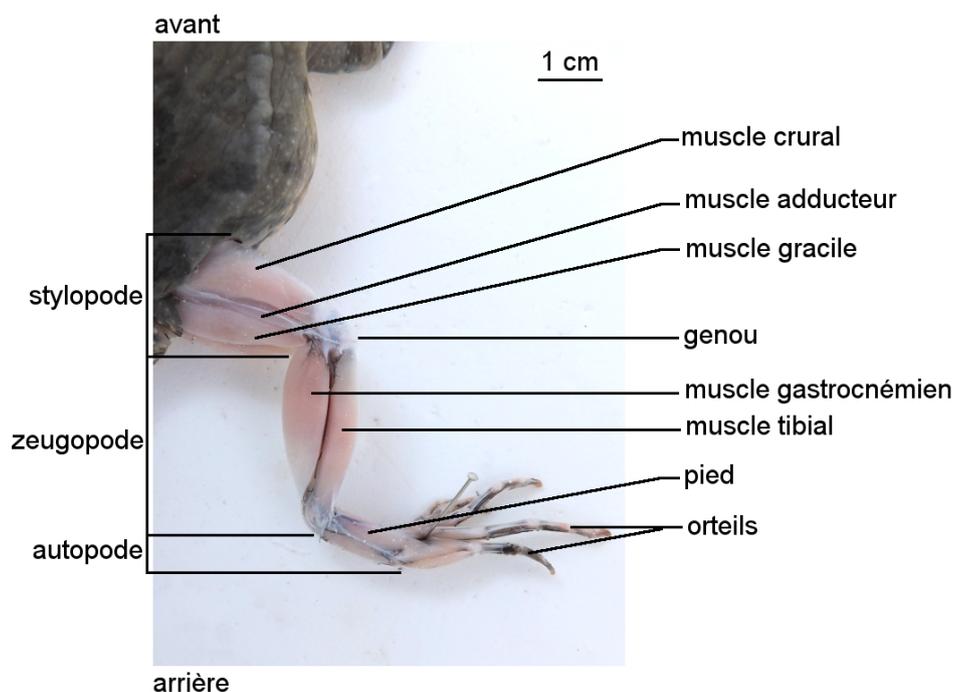
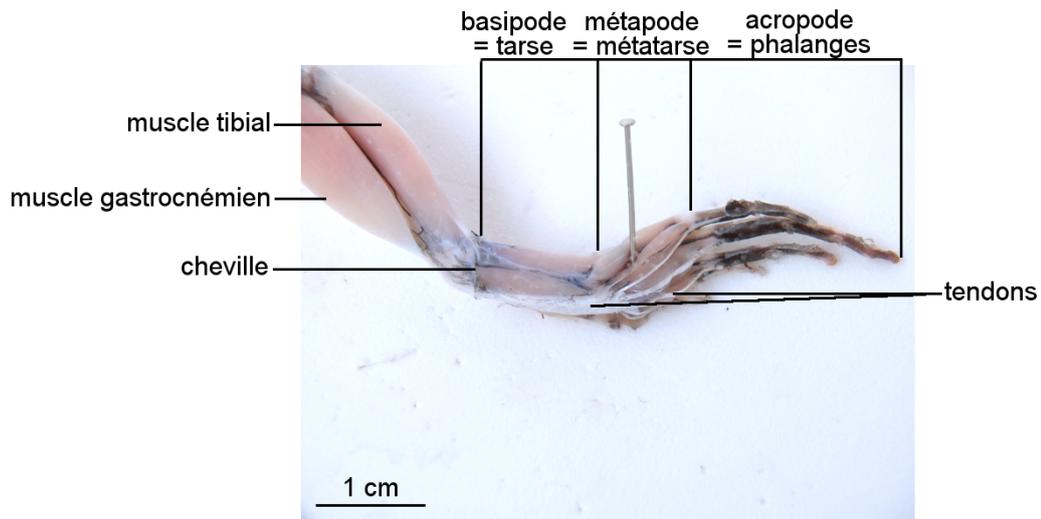


Figure 10. Anatomie de l'autopode postérieur droit de Grenouille en vue dorsale



Le membre postérieur de la Grenouille comporte trois articulations, la hanche, le genou et la cheville. La hanche, articulation entre le bassin et le fémur, est constituée de deux portions de sphères, respectivement creuse et pleine, s'imbriquant l'une dans l'autre. Elle est qualifiée de sphéroïde et permet des mouvements dans les trois directions de l'espace. Le genou, articulation entre le fémur et le tibia, est formé des extrémités de deux os restant toujours dans un même plan. Il s'agit d'une articulation de type charnière, qui permet les mouvements dans un plan.

Il existe donc plusieurs types d'articulations dans les membres des Vertébrés à squelette interne, déterminant les mouvements possibles.

Les articulations des Euarthropodes à squelette externe sont toutes de type charnière. Toutefois, les appendices du Criquet possèdent entre le thorax et le fémur deux articulations de type charnière, qui permettent des mouvements du fémur dans les trois directions de l'espace. Ces deux articulations sont équivalentes à une unique articulation sphéroïde en termes de liberté de mouvement.

Masse et volume musculaire

Dans le cas d'un squelette interne, les muscles sont situés autour des os. Ils ne sont pas contenus dans un espace fini leur imposant un volume maximal. En revanche, dans le cas d'un squelette externe, les muscles sont localisés à l'intérieur du squelette. Ils sont contenus dans un espace fini qui conditionne leur volume maximal.

Plus un squelette est de grande taille, plus les pièces qui le constituent sont épaisses ce qui lui confère sa solidité. En conséquence, la masse du squelette est d'autant plus élevée que ses dimensions sont importantes. Dans le cas d'un squelette interne les muscles peuvent se développer suffisamment autour des os et ainsi mettre en mouvement la masse élevée du squelette. Les mouvements locomoteurs sont possibles. En revanche, dans le cas d'un squelette externe, à partir d'un certain seuil le volume musculaire nécessaire à la mise en mouvement de la masse squelettique et à la locomotion devient supérieur au volume corporel délimité par le squelette. Les organismes à squelette externe possèdent une taille maximale beaucoup plus réduite que celle des organismes à squelette interne.

Conclusion

Les squelettes externe et interne sont deux dispositifs anatomiques permettant de soutenir le corps soumis à la force de gravité de par leur rigidité. L'association des muscles avec le squelette lui permet d'une part de maintenir l'organisme en équilibre et d'autre part d'appliquer sur l'environnement une force contraire et supérieure à la force de gravité, rendant possible la locomotion.

Les muscles sont fixés sur les pièces squelettiques de manière spécifique, sur la surface interne du squelette chez les Euarthropodes et sur sa surface externe chez les Vertébrés. Si la fixation est permanente dans le cas des endosquelettes, elle ne l'est pas dans celui des exosquelettes en relation avec la croissance par mue.

Les articulations par lesquelles sont jointes les pièces squelettiques des appendices et membres locomoteurs diffèrent également selon le type de squelette, en termes de nature et de forme.

Une autre différence réside dans la limitation du volume musculaire disponible par le volume du corps, défini par le squelette, existant chez les animaux à exosquelette seulement.

Toutefois, le squelette n'est pas uniquement associé au mouvement mais aussi à la protection des individus qui le portent : c'est le cas de l'ensemble de la cuticule des Euarthropodes ou de la boîte crânienne chez les Crâniates.

Bibliographie et sitographie

Livres

Neil A. Campbell, Jane B. Reece, Lisa A. Urry, Michael L. Cain, Steven A. Wasserman, Peter V. Minorsky, et Robert B. Jackson. *Biologie*. 9ème édition. Renouveau pédagogique-Pearson. 2011. 1458 p.. [978-2-7613-5065-5]

Rüdiger Wehner et Walter Gehring. *Biologie et physiologie animales : bases moléculaires, cellulaires, anatomiques et fonctionnelles, orientations comparée et évolutive*. De Boeck Université. 1999. 844 p.. [2-7445-0009-7]

Sites internet

Robert D. Bames. *Muscles, appendages and locomotion*. In *Encyclopaedia britannica [en ligne]*. Encyclopaedia Britannica . [date de consultation : 26 février 2018]. Disponible sur : <https://www.britannica.com/animal/arthropod/Muscles-appendages-and-locomotion> .

Jean De Vaugelas. *L'ultra-mobilité : squelette externe ou interne ?* In *Introduction à la diversité du vivant animal [en ligne]*. Unisciel - Université de Nice-Sophia Antipolis. [date de consultation : 09 mars 2018]. Disponible sur : http://ressources.unisciel.fr/zoologie/theme_4_exo_vs_endosquelette/Arthropodes.htm .

Yves François et Armand De Ricqlès. *Squelette*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis . 2018 [date de consultation : 26 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/squelette/> .

Guillaume. *Licence 3 | Biologie animale – Chapitre 5-2 : La locomotion chez les Arthropodes*. In *Biodeug [en ligne]*. Biodeug. 2012 [date de consultation : 09 mars 2018]. Disponible sur : <https://www.biodeug.com/licence-3-biologie-animale-chapitre-5-2-locomotion-des-arthropodes/> .

Antoine Morin. *Les Arthropodes*. In *Animaux : structures et fonctions [en ligne]*. Université d'Ottawa. 2002 [date de consultation : 07 mars 2018]. Disponible sur : http://simulium.bio.uottawa.ca/bio2525/Notes/Les_Arthropodes.htm .

Anthony Remaud. *Anatomie - Biomécanique*. In *b.meric.free.fr [en ligne]*. Anthony Remaud. 2007 [date de consultation : 21 mars 2018]. Disponible sur : http://b.meric.free.fr/staps/Anatomie/L2_CM1_Anatomie.pdf .

Larry Thomas Spencer. *Locomotion - Arthropodes*. In *Larry T. Spencer Plymouth State University [en ligne]*. Plymouth State University. [date de consultation : 10 mars 2018].

Disponible sur : <http://jupiter.plymouth.edu/~lts/invertebrates/Examinations/classnotes/95nov03.html> [<http://jupiter.plymouth.edu/~lts/invertebrates/Examinations/classnotes/95nov03.html>] .

La reptation chez les animaux

Antoine Chipier <antoine.chipier@etu.univ-st-etienne.fr>

Coline Dechamboux

<coline.dechamboux@etu.univ-st-etienne.fr>

Charlotte Deguise

<charlotte.deguise@etu.univ-st-etienne.fr>

Evan Force <evan.force@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

La plupart des animaux se déplacent dans leur environnement grâce à des mouvements corporels. La faculté de se mouvoir relève de la fonction de locomotion.

La locomotion implique une action exercée par l'organisme sur son environnement, correspondant en première approximation à une poussée. Elle provoque une réaction de l'environnement, responsable de la propulsion de l'organisme. La locomotion s'appuie sur le principe physique fondamental des actions réciproques ou phénomène d'action-réaction, décrit par la troisième loi de Newton.

Les dispositifs anatomiques impliqués dans la locomotion sont généralement des expansions corporelles, appendices ou membres, mis en mouvement et interagissant avec l'environnement. La mise en mouvement est réalisée grâce aux muscles, organes ayant des capacités contractiles, et l'interaction avec l'environnement grâce au squelette, constitué de pièces rigides. Les muscles sont fixés aux pièces squelettiques reliées par des articulations. Leur contraction est à l'origine d'un raccourcissement se traduisant par une force provoquant le pivotement des pièces squelettiques autour de l'articulation. En raison de leur rigidité, les pièces squelettiques transmettent la force musculaire à l'environnement, phénomène correspondant à l'action.

Les appendices et les membres assurent le plus souvent le soulèvement du corps au-dessus du substrat. Les frottements sur le substrat sont alors réduits, et la locomotion en est facilitée. Toutefois certains êtres vivants, comme les Lombrics, les Escargots ou encore les Serpents, sont dépourvus d'appendices ou de membres.

En conséquence, une part importante de leur surface corporelle ventrale est au contact du substrat sur lequel ils se déplacent par un processus appelé reptation.

En quoi consiste exactement la reptation ?

Quelles sont les adaptations morphologiques, anatomiques et physiologiques impliquées dans ce mode de locomotion ?

Existe-t-il une diversité de ce mode de locomotion ?

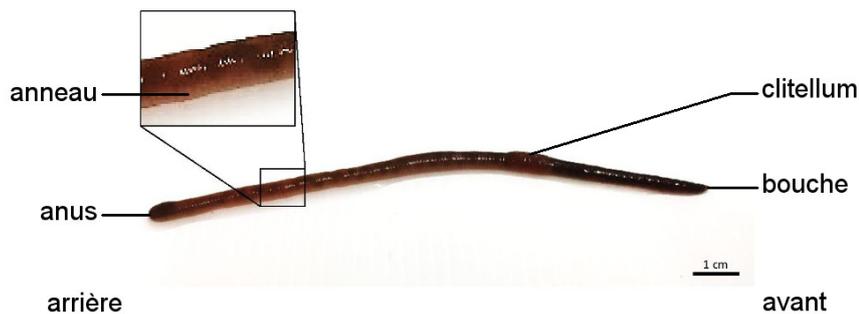
La reptation en ligne droite, sans courbure corporelle

Quels sont les mouvements et les structures corporels impliqués dans la reptation ?

La reptation avec un hydrosquelette et un dispositif de transmission rigide des forces

La progression rectilinéaire du Lombric : un enchaînement coordonné de déformations des segments corporels et d'ancrages des soies dans le sol

Figure 1. Morphologie du Lombric en vue dorsale



Le Lombric (*Lumbricus terrestris*) est une Annélide oligochète. Très commun, il a un mode de vie fouisseur mais rampe parfois en surface.

Son corps est formé d'un grand nombre d'anneaux (environ 150) également appelés segments ou métamères. Ils sont déformables, en conséquence il possède une grande capacité d'extension.

Figure 2. Voir la vidéo "Reptation du Lombric"



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/23_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/23_video_01.webm]

Si au repos, le corps du Lombric présente une longueur et un diamètre caractéristiques, ils peuvent varier considérablement avec l'allongement ou le raccourcissement des segments corporels liés aux contractions et relâchements de la musculature. Ils sont combinés respectivement à une réduction et une augmentation de leur diamètre. De telles variations interviennent dans le déplacement du Lombric, permettant à l'animal d'avancer en ligne droite, sans courbure corporelle.

Localement, le déplacement du Lombric implique l'allongement d'un segment vers l'avant, l'ancrage de fines expansions appelées soies dans le substrat fournissant un appui, puis le raccourcissement du segment. Le corps est parcouru d'ondes d'allongement et de raccourcissement des segments, coordonnées, permettant la progression vers l'avant de proche en proche.

Finalement, le Lombric se déplace en ligne droite et sans courbure corporelle. Il pratique la reptation rectilinéaire aussi nommée progression apode rectilinéaire.

Quelles sont les structures corporelles impliquées dans la progression apode rectilinéaire ?

Les muscles et les soies à l'origine de la progression rectilinéaire du Lombric

Figure 3. Métamère de Lombric en coupe transversale (Collection personnelle)

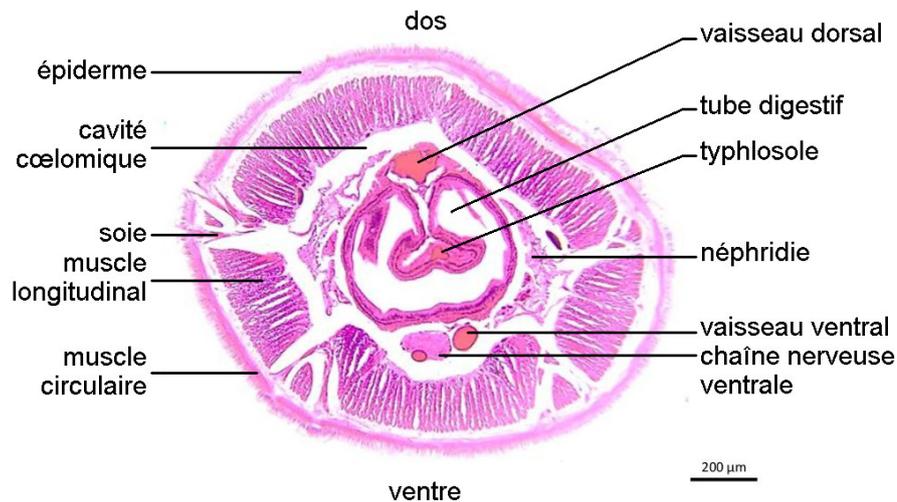
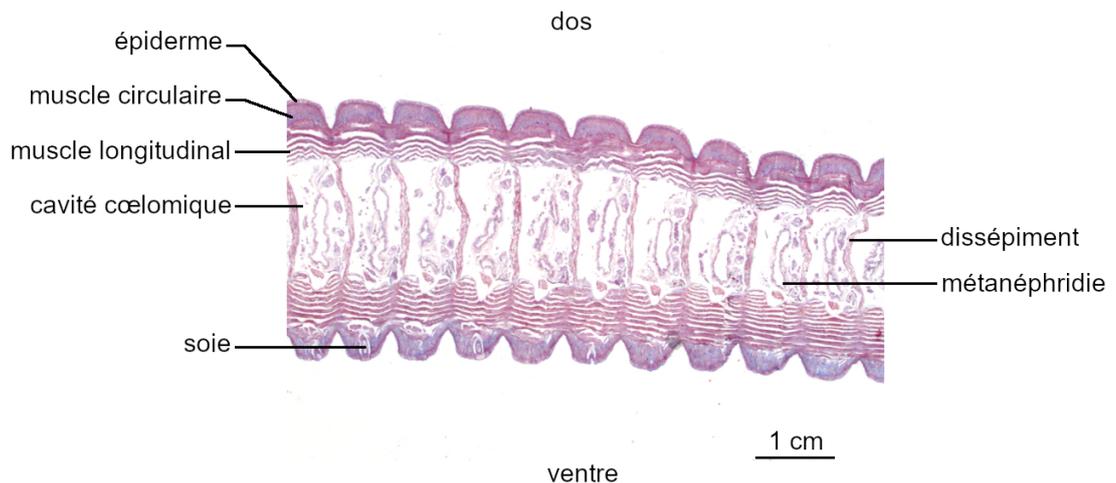


Figure 4. Métamère de Lombric en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



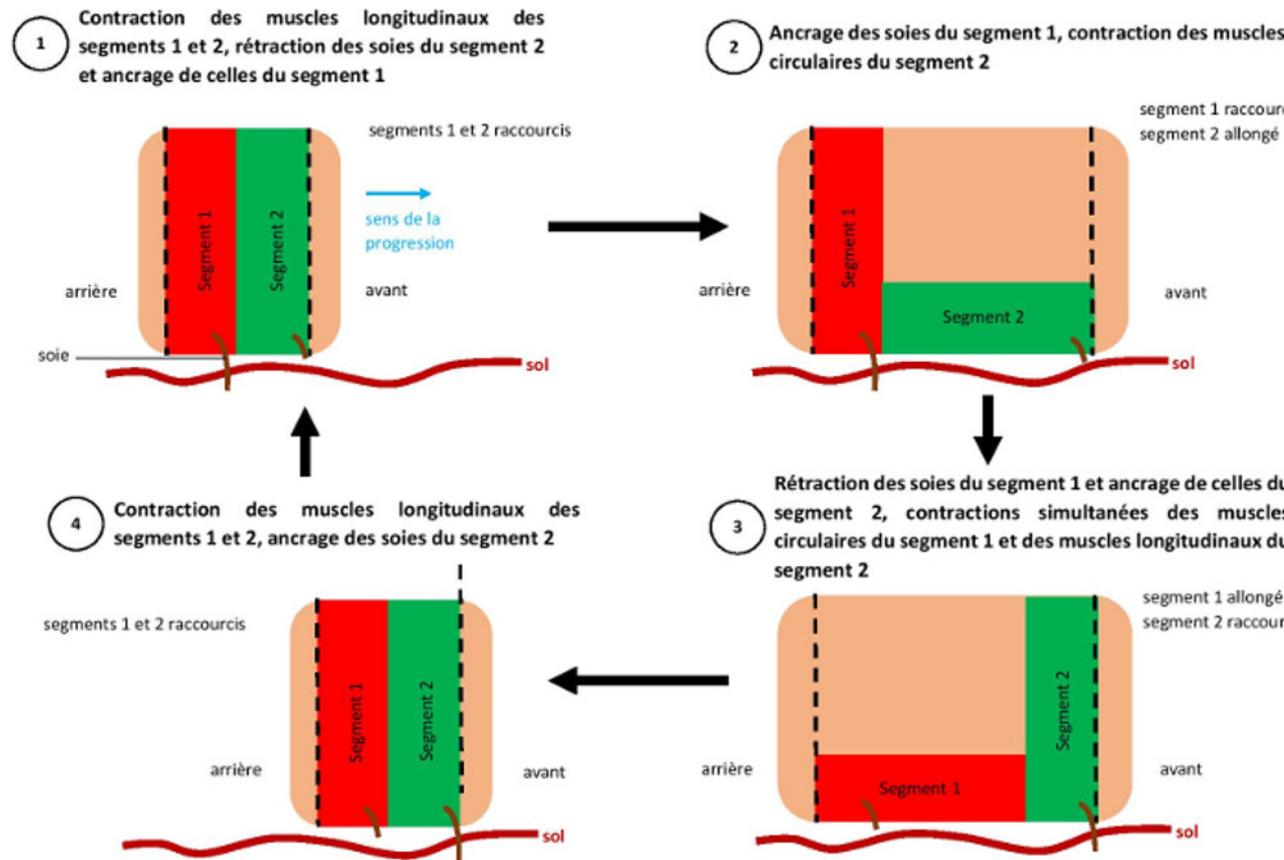
Un métamère de Lombric est recouvert par un épiderme unistratifié. Il surmonte une première tunique de muscles circulaires métamérisés, entourant une tunique plus profonde de muscles longitudinaux continus sur toute la longueur du corps. Il contient une cavité appelée cavité cœlomique, délimitée par une fine enveloppe et remplie de liquide. Le liquide, qualifié de cœlomique, est incompressible mais déformable.

Musculature pariétale et cavité cœlomique forment un hydrosquelette, la contraction simultanée des muscles circulaires et longitudinaux conduisant à une rigidification corporelle. La contraction des muscles circulaires et le relâchement des muscles longitudinaux engendrent une déformation de

la cavité cœlomique, conduisant à un allongement du segment et une réduction de son diamètre. Inversement le relâchement des muscles circulaires et la contraction des muscles longitudinaux provoquent un raccourcissement du segment et une augmentation de son diamètre.

Chaque métamère porte en outre deux paires de soies, productions épidermiques, en position ventrale.

Figure 5. Reptation par progression rectilinéaire chez le Lombric à l'échelle de deux métamères



À l'échelle de deux métamères, les soies du segment 1 sont ancrées dans le sol, tandis les muscles circulaires du segment 2 sont contractés, provoquant son allongement. Ensuite, les soies du segment 2 sont ancrées et les soies du segment 1 retirées. Simultanément, les muscles circulaires du segment 1 et les muscles longitudinaux du segment 2 sont contractés. En conséquence le segment 1 s'allonge et le segment 2 raccourcit.

L'enchaînement des contractions ainsi décrit est répété dans tous les segments du Lombric et constitue des ondes de contractions responsables de la reptation par progression rectilinéaire.

La progression apode rectilinéaire n'est pas seulement pratiquée par le Lombric, certains Eumollusques gastéropodes présentent également ce mode de locomotion.

La reptation avec un hydrosquelette et une substance adhésive

La progression rectilinéaire de l'Escargot : une onde de contractions du pied sur un mucus

Figure 6. Voir la vidéo "Reptation de l'Escargot"



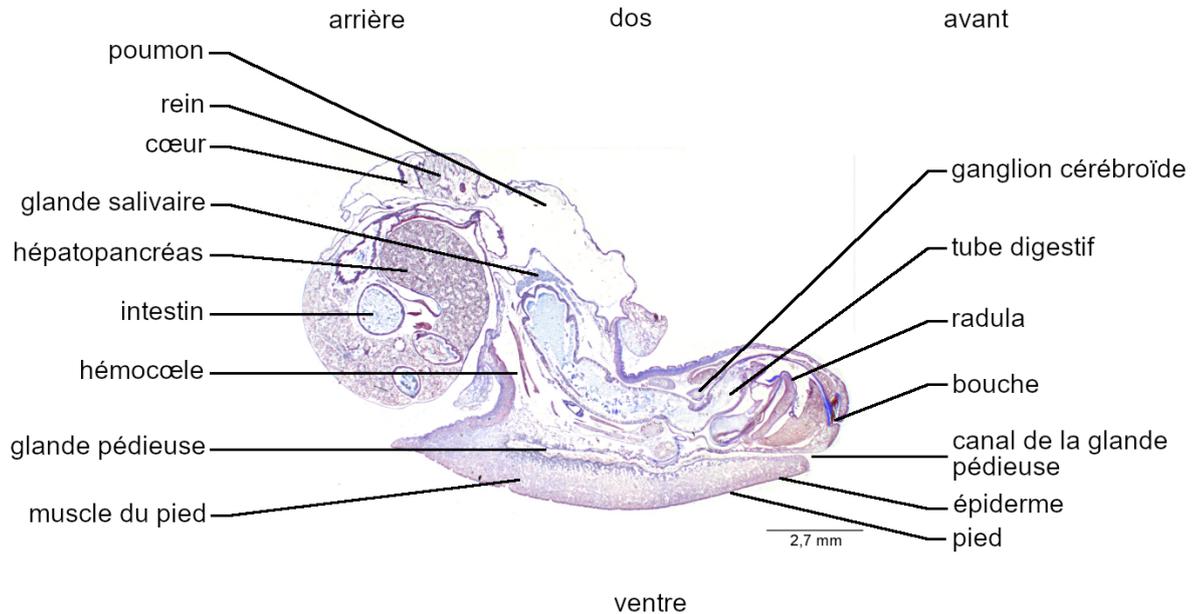
Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/23_video_02.mp4] au format .webm [media/videos/23_video_02.webm]

Le déplacement de l'Escargot (*Cepaea sp.*) sur un support est réalisé grâce au pied, parcouru d'ondes de contractions se propageant de l'arrière vers l'avant, de l'extrémité postérieure du pied vers la tête. À la manière d'un bourrelet de tapis, les ondes de contractions du pied se déplacent vers l'avant et se répètent à partir de l'arrière du pied, permettant à l'animal d'avancer d'un millimètre à chaque onde.

Entre le pied et le support, un mucus est déposé, sur lequel est en réalité réalisée la reptation. Lorsque le pied est immobile, le mucus est solide du fait de la présence d'un réseau élastique de protéines engendrant sa cohésion. Il agit comme un socle permettant à l'animal de prendre appui et de se propulser. Lorsque la région postérieure du pied se contracte, le mucus devient liquide en raison de la désorganisation du réseau élastique de protéines dans la région contractée, le pied peut alors glisser localement dessus. Le mucus a un rôle essentiel, ses changements de consistance liés à l'action des muscles du pied, permettent à l'Escargot de progresser en ligne droite et sans courbure corporelle.

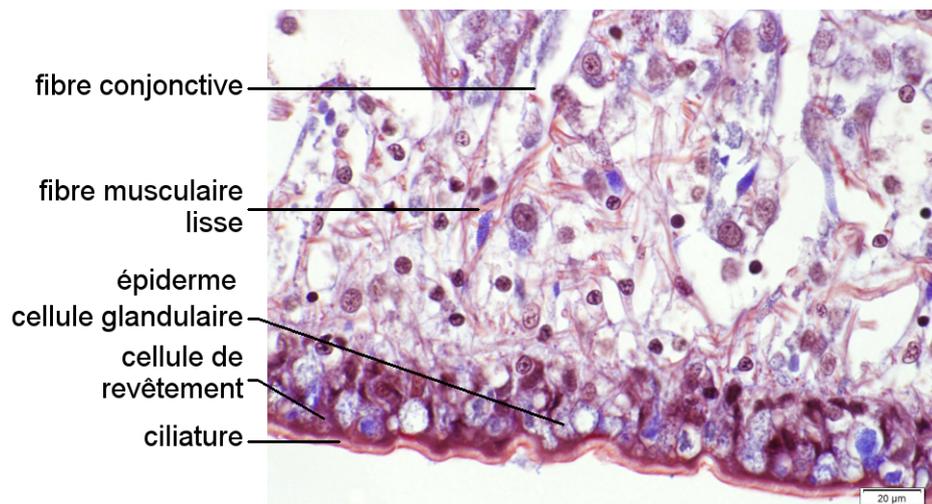
Le pied musculueux et la glande pédieuse à l'origine de la progression apode rectilinéaire de l'Escargot

Figure 7. Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le corps de l'Escargot, comme celui de la plupart des Gastéropodes, comporte une tête antérieure portant la bouche, un pied ventral formant une sole prédieuse et une masse viscérale dorsale. Un repli du tégument, le manteau, délimite originellement une cavité palléale et sécrète une coquille.

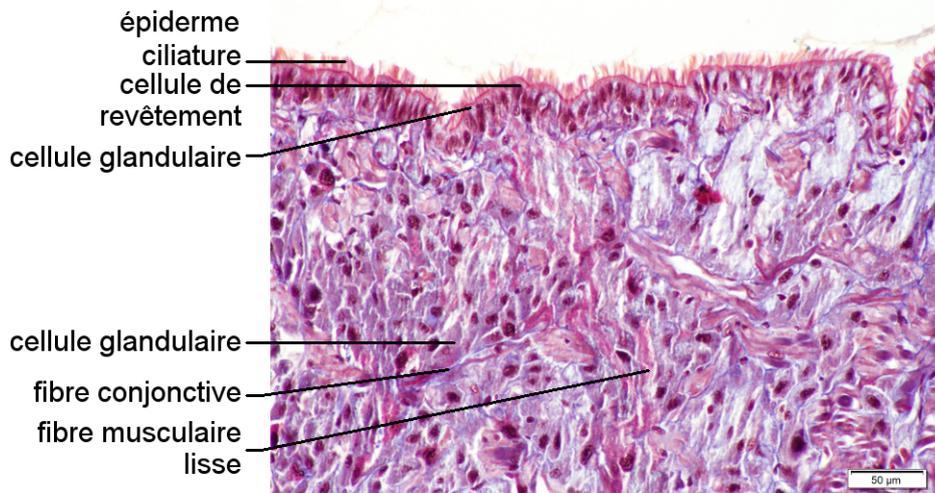
Figure 8. Pied d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le pied est recouvert d'un épithélium simple, prismatique et cilié, dans lequel de nombreuses cellules glandulaires sont présentes. Il est principalement constitué de fibres musculaires entrelacées avec du tissu conjonctif fibreux. Leurs contractions se propageant de proche en proche constituent les ondes de contractions locomotrices.

Organe musculueux à rôle locomoteur, le pied contient également des statocystes ayant un rôle dans la perception de la gravité.

Figure 9. Glande pédieuse d'Escargot en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



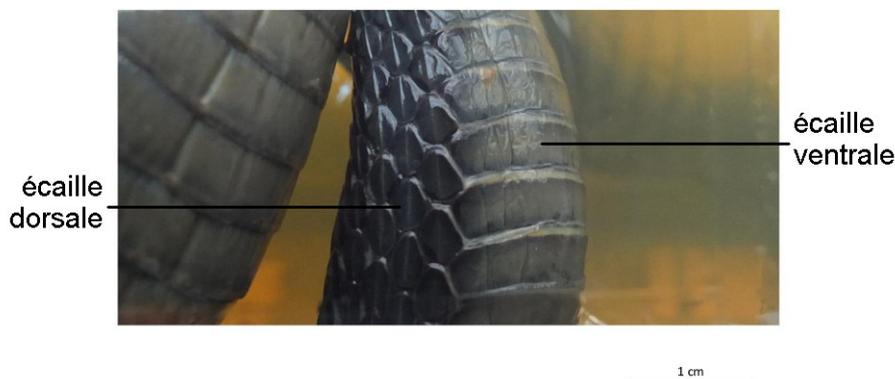
Le pied est associé à une glande sécrétrice de mucus, la glande pédieuse ou glande à mucus contribuant à la locomotion. Le mucus sécrété par cette glande est composé principalement d'eau et de sels minéraux, de mucopolysaccharides mais également de mucoprotéines. Il a la particularité de ne pas s'écouler au repos. En absence de contrainte physique, à l'état solide, il agit comme une colle permettant à l'Escargot de se fixer sur n'importe quelle surface, et sert également de protection pour le pied. Soumis à une force, au-delà d'un certain seuil il devient liquide et se comporte comme un fluide newtonien commun, l'eau par exemple.

En relation avec ces propriétés, le mucus produit par la glande pédieuse des Gastéropodes relève des liquides viscoplastiques ou liquides à seuil, de la catégorie des liquides non-newtoniens.

La progression apode rectilinéaire est également pratiquée par certains Vertébrés apodes.

La reptation avec un squelette rigide et des aspérités cutanées

Figure 10. Écailles de Serpent en vue externe (Collection de l'Université Jean Monnet)



La progression apode rectilinéaire des Vertébrés apodes, en l'occurrence des Serpents massifs ayant un diamètre important comme le Boa constrictor (*Boa constrictor*), consiste en un déplacement du corps vers l'avant, en ligne droite et sans courbure.

Des muscles relient les côtes à des sections ventrales du tégument, ils sont appelés muscles costo-cutanés. Selon leur niveau dorsoventral d'insertion sur les côtes sont distingués les muscles costo-

cutanés supérieurs et costo-cutanés inférieurs, antagonistes. La contraction des muscles costo-cutanés supérieurs soulève localement le ventre du sol en direction de l'avant et permet le redressement des écailles ventrales qui prennent appui sur le substrat. Le relâchement des muscles costo-cutanés supérieurs et la contraction des muscles costo-cutanés inférieurs provoque à l'inverse l'affaissement des écailles et la propulsion vers l'avant.

La face ventrale progresse donc par à-coups successifs mais l'axe vertébral avance continûment.

Existe-t-il d'autres modes de reptation que la progression rectilinéaire ?

La reptation, des modalités diverses

La reptation est un mode de locomotion pratiqué par plusieurs Vertébrés appartenant au groupe des Lissamphibiens, notamment quelques Urodèles allongés comme la Sirène lacertine (*Siren lacertina*) et les Gymnophiones également appelés Apodes comme la Cécilie à rayures jaunes (*Ichthyophis beddomei*), et au groupe des reptiles Squamates comprenant les Serpents et Lézards apodes.

Tous sont des animaux apodes, mais leurs morphologies diffèrent.

Les différents Vertébrés apodes pratiquent-ils un même mode de reptation ?

Les structures corporelles impliquées dans la reptation sont-elles semblables ou différentes ?

La progression en accordéon

Lorsque le support de reptation présente des aspérités distantes ou rares, la reptation consiste en un déplacement de longues portions du corps d'une aspérité à l'autre, comme dans le cas d'un Serpent se déplaçant dans un couloir étroit.

Schématiquement, certaines parties du corps sont en appui sur le substrat et engendrent le déplacement des parties voisines, qui sont poussées ou tirées. Les zones d'appui sont rectilignes et les zones mobiles sont sinueuses. Les appuis sont dus à des augmentations locales des frottements, liées par exemple au redressement des écailles ventrales ou à une hétérogénéité du milieu. Ils se déplacent vers l'arrière du corps au fur et à mesure que l'animal avance, chaque point du corps est ainsi successivement en appui et mobile.

Le mouvement est lié à une onde de contractions musculaires parcourant le corps d'avant en arrière, provoquant un déplacement périodique latéral et finalement un déplacement périodique antéro-postérieur.

En relation avec la forme du corps pendant le déplacement, ce mode de reptation est dit progression en accordéon.

Lorsque le support de reptation est meuble, comme le sable, le déplacement semble impliquer des roulements du corps sur les côtés, par exemple chez le Crotales (*Crotalus vegrandis*).

Généralement deux parties du corps, rectilignes, sont en appui sur le support alors que les autres, courbées, sont soulevées au dessus du sol et mobiles. Les appuis ont une orientation oblique par rapport au sens du déplacement. Chaque portion du corps est alternativement en appui et soulevée. Le corps est parcouru d'une onde de flexions latérales associées à des flexion verticales, à l'origine du déplacement des appuis de la région antérieure à la région postérieure.

Un tel mode de reptation est apparenté à la progression en accordéon, mais en raison des roulements latéraux, il est appelé progression par déroulement latéral.

La progression par ondulation latérale

Figure 11. Voir la vidéo "Reptation du Serpent des blés"



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/23_video_03.mp4] au format .webm [media/videos/23_video_03.webm]

Le Serpent des blés (*Pantherophis guttatus*) pratique une reptation dans laquelle le corps est animé d'ondulations, les courbures corporelles entrant en contact avec des hétérogénéités du milieu comme les rochers ou les touffes d'herbe, distribuées irrégulièrement. Il glisse de manière continue, entrant ponctuellement en contact avec les aspérités du substrat.

La face ventrale supporte le poids du corps et les appuis latéraux génèrent les forces propulsives. La portion du corps courbée exerce une pression sur l'aspérité du substrat qui en retour exerce une réaction qui tend à écarter le corps.

Le déplacement est lié à la propagation d'une onde de contractions sur toute la longueur du corps, d'avant en arrière. Le glissement est continu, chaque point du corps subit un déplacement latéral périodique converti en déplacement rectiligne uniforme à l'échelle de l'organisme.

En relation avec les mouvements corporels, ce mode de reptation est appelé progression par ondulation latérale.

À l'instar du Serpent des sables, la plupart des Lissamphibiens apodes pratiquent la progression par ondulation latérale.

De manière générale, les forces générées par les Vertébrés apodes sont transmises au support par des régions corporelles localisées. Elles provoquent une réaction du support à l'origine de la propulsion, dans le respect du principe des actions réciproques.

Quelles sont les structures anatomiques impliquées ?

Le tronc allongé et la musculature longitudinale renforcée à l'origine des ondulations corporelles

Figure 12. Squelette de Serpent en vue dorsale (Collection de l'Université Jean Monnet)



Le corps des Vertébrés se déplaçant par reptation est généralement bien plus long que celui des Vertébrés possédant des membres locomoteurs, et leurs membres sont réduits. La longueur ondulante, susceptible de se courber, dépend de la longueur corporelle et détermine l'efficacité de la poussée exercée sur le substrat. La longueur du corps est liée au nombre de vertèbres, structures constitutives de la colonne vertébrale responsable du soutien axial du corps. Elles sont d'autant plus nombreuses que le corps est long, et que le degré de réduction des membres est important.

Parallèlement la régionalisation vertébrale est perdue et les vertèbres sont uniformément reliées à des côtes sur toute la longueur du corps. Elles sont engrenées les unes dans les autres, disposition favorisant les ondulations de la colonne vertébrale.

Les unités vertébro-costales sont associées à des muscles, notamment longitudinaux, formant un complexe musculo-squelettique axial. Il est responsable des flexions latérales, chez les Vertébrés pratiquant la reptation comme chez ceux se déplaçant en milieu aquatique par la nage. Le complexe musculo-squelettique axial est renforcé, avec notamment un épaissement et une ossification des côtes, et le développement de tubercules permettant l'insertion des faisceaux musculaires.

Les muscles longitudinaux des Serpents sont insérés en des points précis du squelette et forment de longues unités musculo-tendineuses entrecroisées le long du corps. Une segmentation longitudinale secondaire se substitue à la segmentation transversale primaire grâce à la fusion de pièces indépendantes composant ainsi des couches musculaires superposées.

Les Vertébrés apodes partagent donc une organisation corporelle adaptée à la reptation. Ils possèdent une colonne vertébrale longue, véritable armature longitudinale. Elle est associée à une gaine musculaire constituée de courts faisceaux, responsables de sa compression et de sa rigidification, limitant certains mouvements mais favorisant les ondulations. Une seconde gaine musculaire, formée de faisceaux longs, la solidarise avec les côtes et la musculature tégumentaire et permet les mouvements ondulatoires.

Finalement, parmi les Vertébrés apodes, de multiples espèces pratiquent la reptation. Les modes de reptation varient toutefois, selon les caractéristiques de l'environnement et les espèces.

Conclusion

La reptation est un mode de locomotion pratiqué par de nombreux êtres vivants comme les Annélides, par exemple le Lombric, les Eumollusques, tels l'Escargot, et les Vertébrés apodes représentés principalement par les Lissamphibiens et les Squamates.

Progression apode, la reptation implique des adaptations anatomiques concernant les dispositifs locomoteurs comme chez le Lombric et l'Escargot, mais également les systèmes musculaires et squelettiques comme chez les Vertébrés apodes.

La reptation présente une certaine diversité. Elle s'exprime sous forme de progression rectilinéaire, pratiquée dans les trois groupes étudiés, de progression en accordéon et par déroulement latéral et de progression par ondulation latérale, spécifiques des Vertébrés apodes.

La reptation est un mode de locomotion sur un substrat, sans appendice ou membre, pratiqué notamment en milieu aérien. Or les premiers animaux ayant colonisé ce milieu possédaient généralement des appendices ou des membres. Cela pose la question de l'origine de ce mode de locomotion.

Bibliographie et sitographie

Livres

Roland Bauchot. *Serpents*. Artémis. 2005. n 215 p.. [2-88416-410-2]

Sabine Renous. *Locomotion*. Dunod. 1994. 252 p.. *Biologie des Vertébrés*. [2-10-001732-2]

Articles

Jean-Michel Courty et Edouard Kierlik. *Avancer comme un escargot*. *Pour la Science*. 2009 [date de consultation : 08 mars 2018]. 378. 94-96. [0 153-4092] Disponible sur : <http://www.pourlascience.fr/sd/physique/avancer-comme-un-escargot-2924.php> .

Sites internet

Armand De Ricqlès et Claude Gillot. *Membres*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 09 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/membres/> .

André Franc. *Mollusques*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 09 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/mollusques/> .

Robert Manaranche. *Annélides*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 09 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/annelides/> [<http://codexvirtualis.fr>] .

La nage à partir de l'exemple des Téléostéens

Alexis Bonnet <alexis.bonnet@etu.univ-st-etienne.fr>

Julien Devilliers

<julien.devilliers@etu.univ-st-etienne.fr>

Marine Forissier

<marine.forissier2@etu.univ-st-etienne.fr>

Thomas Mollie <thomas.mollie@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Le groupe des Téléostéens est inclus dans celui des Vertébrés, animaux caractérisés notamment par la présence d'un squelette interne comportant un axe longitudinal, la colonne vertébrale formée de vertèbres, un crâne antérieur et des pièces appendiculaires reliées à la colonne vertébrale par des ceintures.

Les Téléostéens comptent environ 23 000 espèces et représentent la moitié des Vertébrés. Ils vivent en milieu aquatique et leur squelette est constitué de tissu osseux.

Figure 1. Voir la vidéo "Nage du Gardon"



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/24_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/24_video_01.webm]

Le Gardon est un Téléostéen. Aquatique, il se déplace en pleine eau sans contact avec le fond grâce à des mouvements corporels ondulatoires. Un tel mode de locomotion est appelé nage.

En relation avec les caractéristiques du milieu aquatique, comment les Téléostéens se meuvent-ils ?

En quoi consiste la nage ?

Quels sont les dispositifs anatomiques impliqués dans ce mode de locomotion ?

Quelles adaptations présentent-ils ?

La nage des Téléostéens : une interaction avec l'environnement aquatique

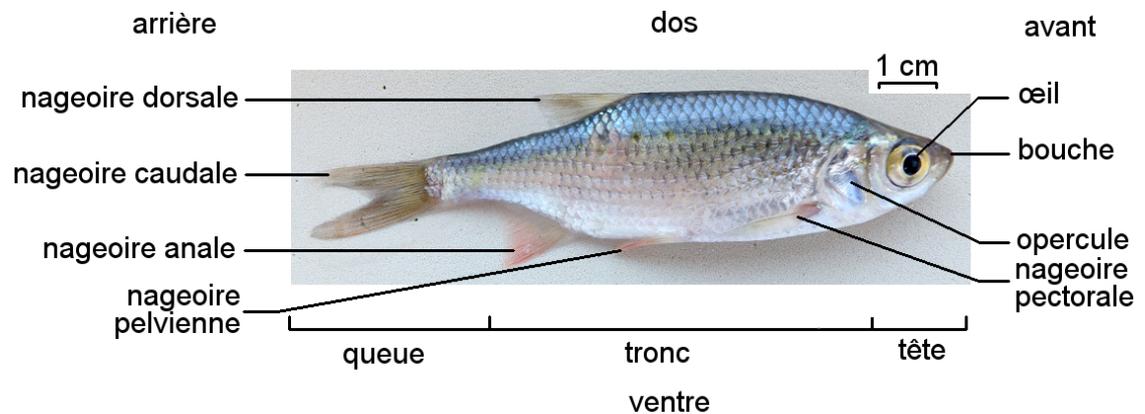
La nage pratiquée par les Téléostéens implique des mouvements corporels, notamment des ondulations.

Quelles sont les conséquences des mouvements et les structures corporelles impliquées ?

Une force exercée sur le milieu provoquant une réaction propulsive

Lors de la nage le corps s'incurve alternativement d'un côté et de l'autre, il présente des mouvements latéraux.

Figure 2. Morphologie du Gardon en vue latérale



Le corps du Gardon, et plus généralement des Téléostéens, est formé d'une tête antérieure, d'un tronc moyen et d'une queue postérieure.

Le tronc porte deux paires de nageoires paires ventrales, pectorales en arrière des opercules, et pelviennes au milieu du tronc. Elles sont reliées à la colonne vertébrale par des ceintures, respectivement pectorale et pelvienne. Il présente également deux nageoires impaires médianes, la nageoire dorsale et la nageoire anale, ventrale et située à l'arrière de la papille ano-génito-urinaire. La queue porte pour sa part une nageoire caudale homocercue, c'est-à-dire formée de deux lobes symétriques. Les nageoires sont de consistance membraneuse, soutenues par des rayons osseux articulés.

Les ondulations de la nage concernent en particulier la queue et la nageoire caudale, qui sont animées de battements latéraux plus amples que ceux du reste du corps.

Les ondulations font que chaque segment du corps exerce sur l'eau une poussée oblique par rapport à l'axe du corps, qui déplace l'eau. En réaction, l'eau exerce sur l'animal une force opposée, comportant une composante latérale, perpendiculaire au déplacement de l'animal, et une composante de poussée dirigée vers l'avant et parallèle au déplacement. La combinaison de toutes les forces de poussée constitue une force propulsive.

Il existe divers types de nages chez les Téléostéens, selon les régions corporelles concernées par les ondulations :

- la nage anguilliforme, pratiquée par les Anguilles notamment, implique des ondulations des deux tiers postérieurs du corps ;

- la nage carangiforme, observée chez les Sardines par exemple, fait intervenir des ondulations de la moitié postérieure du corps ;
- la nage thunniforme, concernant les Thons et les Espadons en particulier, implique des ondulations du tiers postérieur du corps seulement.

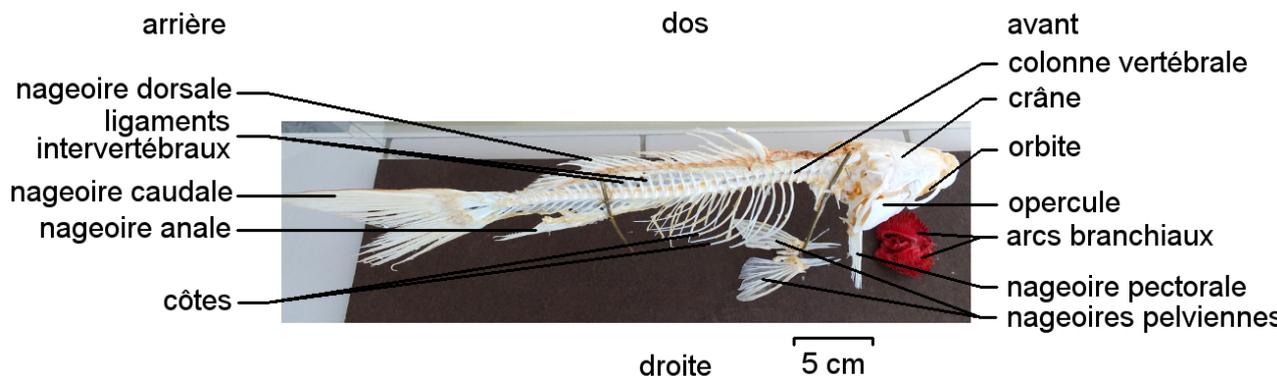
La longueur ondulante détermine les caractéristiques du déplacement. Ainsi, la nage anguilliforme est lente mais peu coûteuse en énergie et permet de parcourir de longues distances, alors que la nage thunniforme est rapide mais très coûteuse en énergie. Finalement le type de nage pratiqué est lié au mode de vie de l'espèce considérée.

La nage est donc le résultat de mouvements corporels ondulatoires exerçant une action sur l'environnement, qui en retour exerce une réaction sur le corps.

Quels sont les dispositifs anatomiques impliqués ?

Un squelette transmettant la force au milieu

Figure 3. Squelette de Perche vu de dessus (Collection de l'Université Jean Monnet)



Le squelette des Téléostéens est divisé en :

- squelette axial correspondant à la colonne vertébrale, formée de vertèbres troncales associées à des côtes et dorsalement à des arcs neuraux et de vertèbres caudales ;
- squelette céphalique représenté par le crâne ;
- squelette appendiculaire soutenant les membres, en l'occurrence les nageoires paires supportées par des rayons ;
- squelette zonal reliant le squelette appendiculaire au squelette axial et correspondant aux ceintures pectorale et pelvienne.

Les corps vertébraux sont concaves à l'avant comme à l'arrière. Des coussinets flexibles sont logés dans leurs concavités. Les vertèbres sont par ailleurs reliées par des ligaments. Un tel agencement est à l'origine d'une relative rigidité, associée à une importante flexibilité latérale et une flexibilité verticale réduite.

La colonne vertébrale des Téléostéens ne joue pas un rôle essentiel dans le soutien du corps, en relation avec la poussée d'Archimède, élevée en milieu aquatique. En revanche, de par sa rigidité, elle exerce un appui sur l'eau et provoque son accélération localement. Elle transmet à l'environnement une force, qui est à l'origine de sa réaction propulsive. La nageoire caudale, rigidifiée par les rayons osseux, y contribue également.

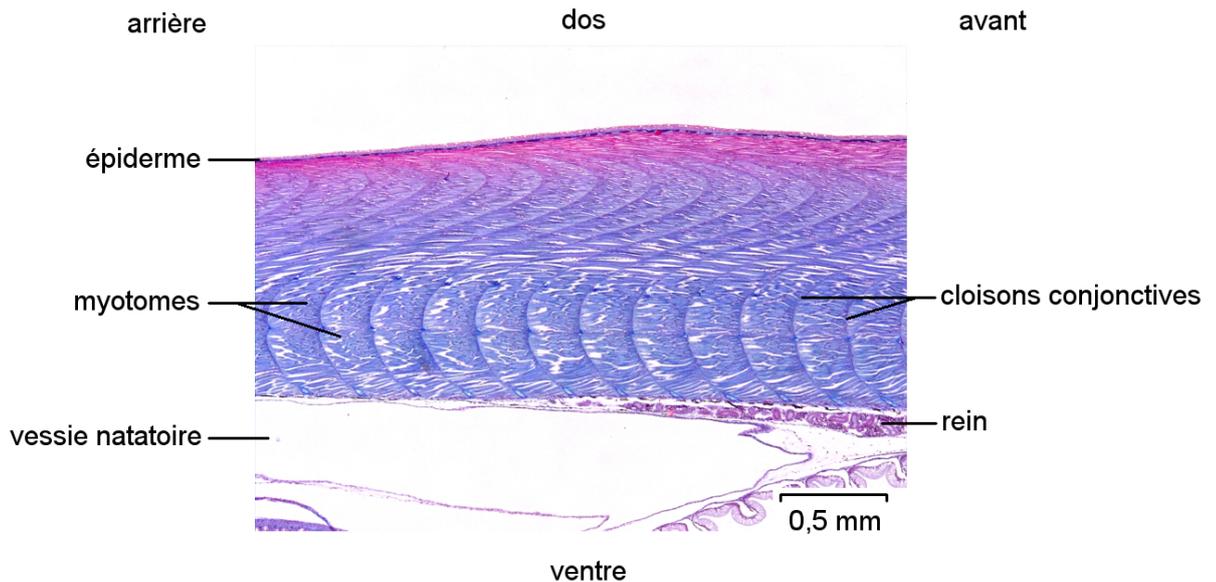
Comment la force transmise est-elle produite ?

Une musculature générant la force

Les Vertébrés possèdent des muscles, organes capables de se contracter et se relâcher. À l'état contracté, leur longueur est réduite alors qu'à l'état relâché, elle est élevée. Ils sont formés de cellules ou fibres musculaires contractiles, c'est-à-dire capables de moduler de même leur longueur. Les extrémités des muscles sont fixées le plus souvent à des pièces squelettiques, sur lesquelles ils exercent une force de traction lorsqu'ils se contractent.

De manière générale dans l'organisme, les forces sont produites par la musculature.

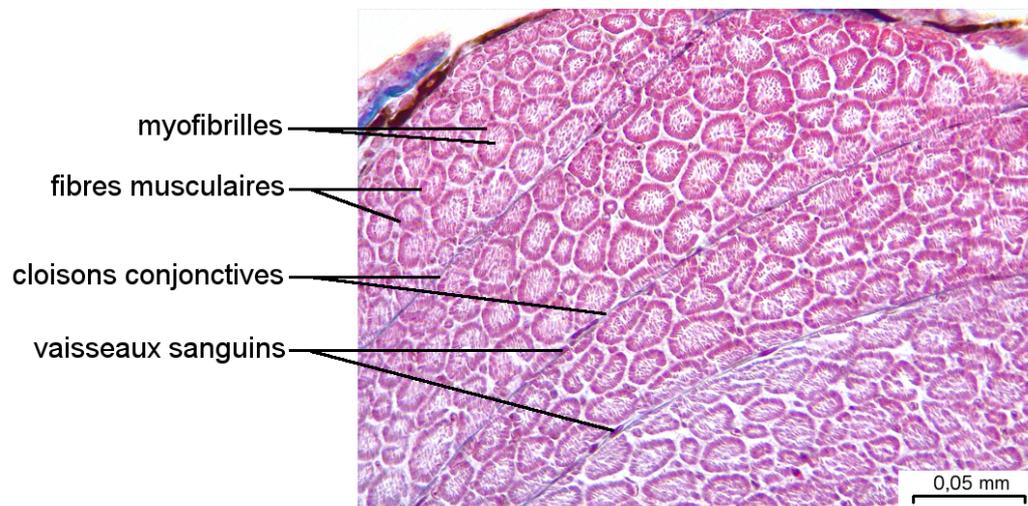
Figure 4. Musculature du tronc de l'alevin de Truite en coupe longitudinale (Collection ENS de Lyon)



Chez les Téléostéens, la musculature axiale du tronc et de la queue est organisée en une succession de faisceaux musculaires repliés, les myotomes ou myomères, formant une série de cônes emboîtés. Ils sont séparés les uns des autres par des cloisons conjonctives appelées myoseptes.

Une cloison horizontale divise en outre les myotomes en deux régions, épi-axiale dorsale et hypo-axiale ventrale.

Figure 5. Musculature du tronc de l'alevin de Truite en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)



La musculature axiale est une mosaïque de fibres musculaires de propriétés distinctes. Les fibres latérales sont des fibres rouges, dites de type 1, à contraction lente, actives pendant la nage soutenue ou le maintien d'une position dans un courant. Les fibres dorsales, ventrales et profondes sont des fibres blanches, dites de type 2, à contraction rapide, actives lors des brusques accélérations. Des fibres roses sont présentes chez certaines espèces. Situées entre les précédentes, elles possèdent des propriétés intermédiaires.

Les cloisons conjonctives sont fixées d'une part sur la colonne vertébrale et d'autre part dans le derme. Elles sont inextensibles et rigidifiées par les côtes. Lorsque les faisceaux musculaires des myotomes se contractent, une traction est exercée sur les cloisons conjonctives, provoquant leur rapprochement. Étant inextensibles, elles exercent une traction sur la colonne vertébrale qui se courbe, sa longueur étant constante.

Finalement, la nage consiste en une succession d'ondulations corporelles latérales due à une onde de contractions des myotomes se propageant le long du corps. Elle est responsable d'une traction exercée sur la colonne vertébrale, provoquant une flexion latérale et l'application d'une force sur l'eau.

En quoi l'organisme des Téléostéens est-il adapté à la nage en milieu aquatique ?

La nage des Téléostéens : une adaptation à un environnement visqueux et dense

L'eau est un milieu à la fois visqueux et dense.

La viscosité d'un fluide est à l'origine de frottements importants. Ils sont indispensables au déplacement car ils permettent de prendre appui sur l'eau, dans le cas des Téléostéens par des mouvements latéraux du corps. Ils sont aussi à l'origine d'une résistance à la progression à laquelle la densité contribue également.

En quoi le corps des Téléostéens permet-il de réduire l'impact de la viscosité et de la densité du milieu sur la nage ?

Un corps de forme hydrodynamique

Le corps du Gardon est allongé et aplati latéralement. Plus généralement, le corps des Téléostéens a une forme allongée, soit avec une région centrale élargie et des extrémités effilées, soit de hauteur uniforme sur toute la longueur. Il est décrit comme fusiforme ou anguilliforme, respectivement.

La force de frottement visqueux exercée par un fluide sur un corps en mouvement est donnée par l'expression $F = C_x S \rho v^2 / 2$ avec :

- F la force de frottement en N ;
- C_x le coefficient de traînée ;
- S la surface projetée perpendiculairement au mouvement en m^2 ;
- ρ la masse volumique du fluide en $kg.m^{-3}$;
- v la vitesse de déplacement de l'objet en $m.s^{-1}$.

Ainsi, la force de frottement visqueux est faible lorsque la surface corporelle est réduite par rapport à la masse, le déplacement lent et l'écoulement de l'eau régulier, laminaire.

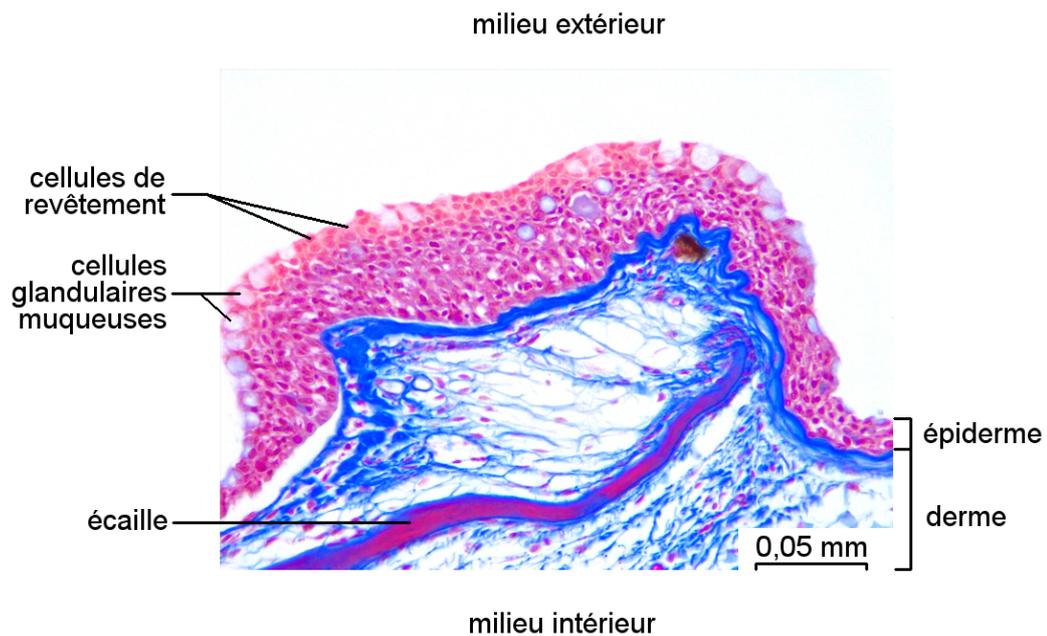
Le coefficient de traînée varie avec la forme de l'objet. Il est de l'ordre de 0,47 pour une sphère et de 0,04 pour une forme profilée.

Dans cette perspective le corps des Téléostéens, allongé et étroit, a un profil hydrodynamique. Il offre une surface réduite dans le sens du mouvement, contribue à réduire le coefficient de traînée et à limiter la résistance du milieu à la progression.

En revanche la surface corporelle impliquée dans l'appui sur l'eau étant élevée, la force de frottement visqueux est importante ce qui contribue à l'efficacité de l'appui mécanique.

Un tégument revêtu d'écailles et de mucus

Figure 6. Tégument de tête de Vairon en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)



Le tégument des Téléostéens est formé d'un épiderme pluristratifié dans lequel sont enchâssées de nombreuses cellules à mucus. Il repose sur un derme de nature conjonctive. Le tégument est recouvert d'écailles d'origine dermique, insérées dans le derme par leur bord antérieur et à bord postérieur libre. Elles se chevauchent et constituent un revêtement corporel au contact du milieu.

La surface des écailles n'est pas lisse mais présente de petites irrégularités comme des crêtes. Leur présence génère des microturbulences dans la fine couche d'eau au contact du corps, appelée couche limite. Elles sont à l'origine d'une réduction des frottements.

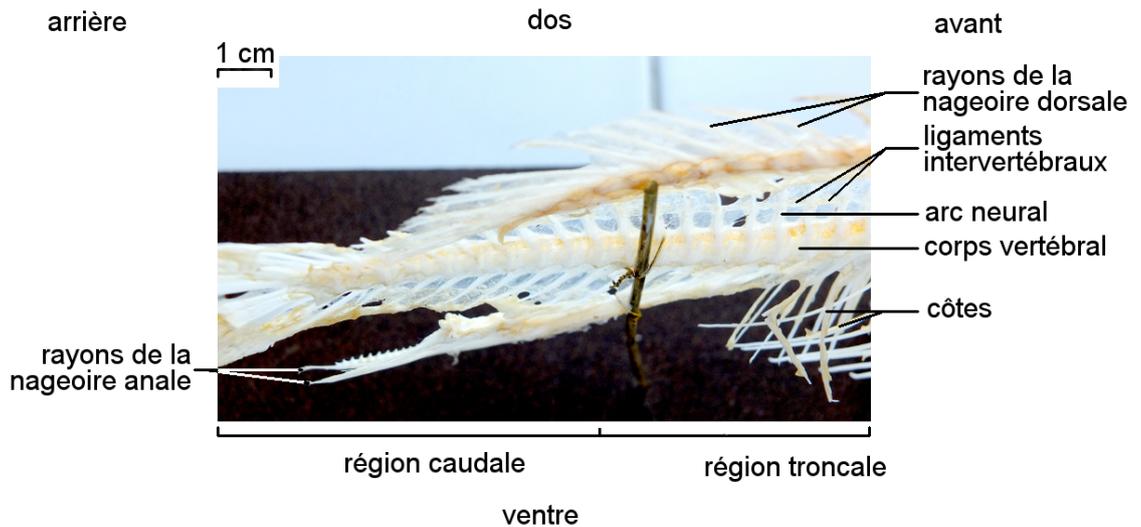
Le mucus produit par les cellules glandulaires épidermiques est réparti à la surface du corps. Il joue le rôle de lubrifiant et diminue également les frottements en réduisant localement la viscosité de l'eau dans la couche limite.

Un squelette résistant à la compression

Le milieu aquatique est dense. La poussée d'Archimède y est en conséquence élevée. L'eau supporte le poids du corps. Elle contribue à son soutien, dans lequel la colonne vertébrale joue un rôle limité.

En relation avec sa densité et sa viscosité, le milieu exerce des contraintes mécaniques importantes sur l'organisme. En particulier, la résistance qu'il offre à la pénétration est à l'origine d'une compression axiale.

Figure 7. Squelette de la région caudale de Perche en vue latérale (Collection de l'Université Jean Monnet)



Un ensemble de ligaments maintient l'axe vertébral des Téléostéens. Des coussinets flexibles sont par ailleurs présents entre les corps vertébraux.

Ces structures confèrent à la colonne vertébrale sa cohésion, tout en permettant les flexions latérales. Elles contribuent à éviter les flexions trop importantes et la dislocation.

Les coussinets augmentent la résistance à la compression en distribuant les forces lors des ondulations.

La nage des Téléostéens implique donc la musculature et le squelette. Elle est rendue possible par la forme générale du corps ainsi que par l'organisation du tégument.

Comment s'intègre-t-elle au fonctionnement général de l'organisme ?

La nage des Téléostéens : une locomotion intégrée dans la physiologie

La nage des Téléostéens, déplacement actif en pleine eau, présente une relative diversité, liée notamment au mode de vie.

Quels sont les facteurs contribuant à cette diversité ?

La direction de la nage

La nage implique des appuis sur l'eau rendus possibles par des ondulations du corps. Elles génèrent des mouvements de roulis et de tangage ainsi que des embardées. Les nageoires pectorales, pelviennes, dorsale et anale, par leurs mouvements et leurs positions contribuent à la stabilisation du corps en contrecarrant ces mouvements.

Les nageoires paires permettent également d'orienter le déplacement vers la droite ou la gauche, grâce à des variations de l'angle qu'elles forment avec le corps. Elles peuvent aussi être à l'origine d'un déplacement vertical.

La nageoire dorsale selon qu'elle est levée ou baissée permet le pivotement ou provoque l'arrêt.

Divers mécanismes permettent donc de déterminer la direction de la progression ainsi que sa vitesse. Certains Téléostéens ont même la faculté d'inverser leurs mouvements locomoteurs et ainsi de se déplacer vers l'arrière.

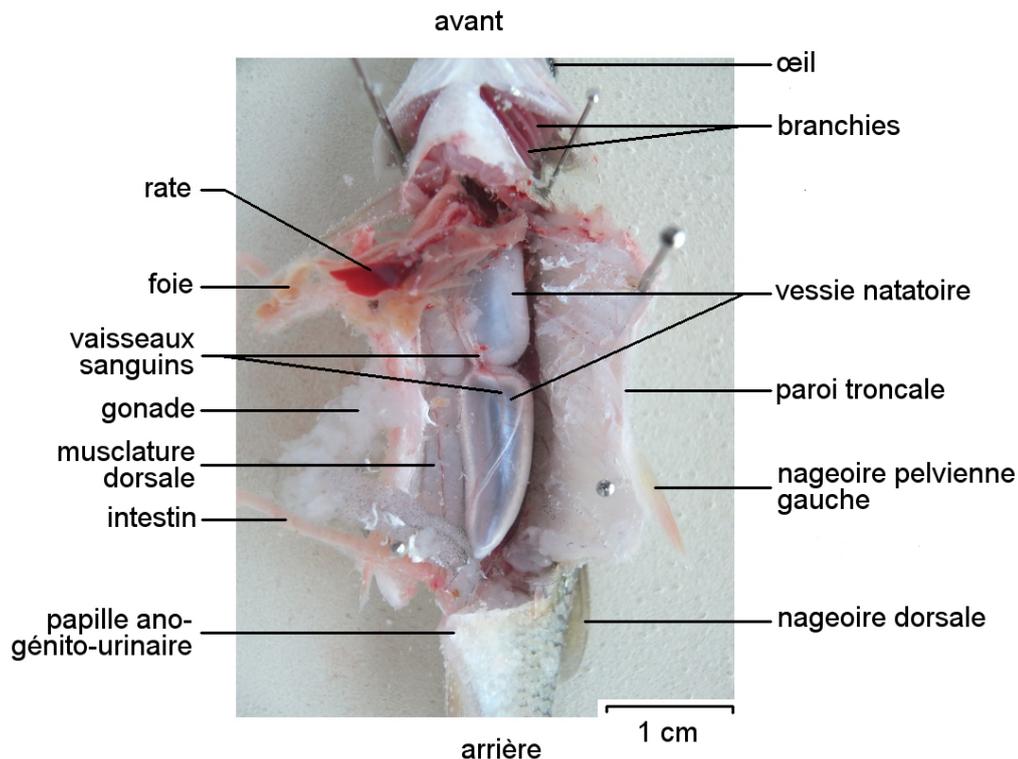
Le positionnement vertical des Téléostéens ne dépend pas uniquement de l'activité des nageoires.

La flottaison

La flottabilité d'un objet correspond à sa capacité à se maintenir en suspension dans un liquide, sans tomber au fond. Elle dépend de la différence existant entre les densités de l'objet et du liquide dans lequel il se trouve.

Chez les Vertébrés, le squelette est formé d'os dont la densité est généralement élevée, mais celle des os des Téléostéens est faible. L'eau ayant à l'inverse une densité élevée, la flottabilité de ces animaux est en conséquence relativement importante.

Figure 8. Anatomie du Gardon en vue ventrale



Comme un certain nombre d'espèces de Téléostéens, le Gardon possède une vessie natatoire, ou vessie gazeuse, qui occupe un volume important de la cavité corporelle. Elle est issue d'une invagination de la paroi de l'œsophage et conserve parfois une relation avec cet organe par un canal pneumatique. Située entre le tube digestif et la colonne vertébrale, elle comporte selon les espèces un ou deux sacs allongés à paroi fine et richement vascularisée.

Remplie de gaz, elle joue un rôle hydrostatique : elle rend l'animal moins dense que l'eau, et lui permet de flotter aisément.

Selon la quantité de gaz présente dans la vessie, la flottabilité varie. Une flottabilité neutre peut ainsi être maintenue, selon la profondeur à laquelle l'animal se trouve, réduisant le coût énergétique de la flottaison et de la nage stationnaire.

Les variations du volume de gaz permettent également des déplacements verticaux.

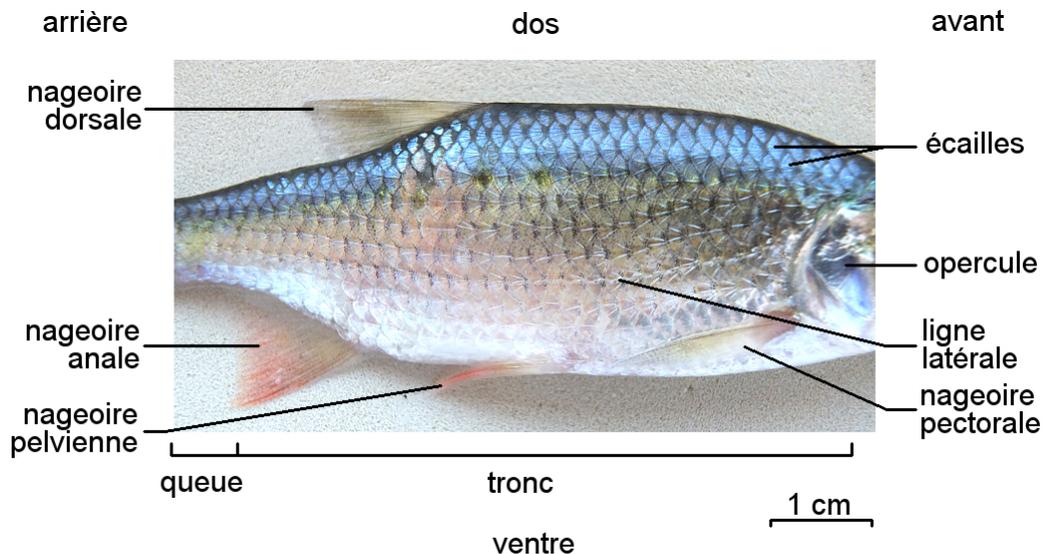
Le déplacement dans un milieu implique de manière générale une perception de ses caractéristiques.

La perception du milieu

L'équilibre lors du déplacement et la définition de la direction du déplacement impliquent un repérage par rapport à la verticale.

La sensibilité à la pesanteur et aux mouvements du corps est assurée par l'oreille interne. Elle est impliquée dans l'équilibration.

Figure 9. Anatomie du Gardon en vue latérale



Le long de chaque flanc des Téléostéens, une ligne d'écailles percées d'orifices est souvent présente. Elle matérialise l'existence d'une ligne latérale constituée de canaux épidermiques ouverts sur l'extérieur par des pores. Les canaux contiennent des cellules sensorielles sensibles aux variations de pression et de sens du courant de l'eau environnante. Elles contribuent également à l'équilibration.

Les yeux sont pour leur part situés sur les côtés de la tête et permettent une vision latérale indépendante à droite et à gauche, ainsi qu'une vision binoculaire. Leur combinaison assure une exploration visuelle de différentes parties de l'environnement.

Conclusion

La nage des Téléostéens consiste donc en des ondulations corporelles à l'origine de l'application d'une force sur l'eau environnante. En retour, la réaction de l'environnement génère une force de propulsion responsable du déplacement vers l'avant. Les ondulations sont dues aux contractions successives des muscles pariétaux, provoquant des flexions de la colonne vertébrale. Les forces générées par les muscles sont transmises à l'eau par la colonne vertébrale et la nageoire caudale.

Un corps hydrodynamique, recouvert d'écailles se chevauchant et enduit de mucus, et un squelette renforcé permettent la progression dans un milieu dense et visqueux. Des organes sensoriels sensibles à la pesanteur, à la position du corps, à la pression et aux mouvements de l'eau permettent d'orienter la nage.

Ce mode de locomotion n'est pas spécifique des Téléostéens. D'autres animaux comme les Annélides et les Eumollusques se déplacent également en milieu aquatique par la nage, grâce à des dispositifs anatomiques différents. Les Cnidaires ainsi que certains Urochordés pour leur part flottent dans la colonne d'eau sans se déplacer activement.

Bibliographie et sitographie

Livres

Jacques Bruslé et Jean-Pierre Quignard. *Les poissons et leur environnement : écophysiologie et comportements adaptatifs*. Lavoisier. 2004. 1522 p.. *Tec et doc*. [2-7430-0679-X]

Franck Genten, Eddy Terwinghe, et André Danguy. *Histologie illustrée du poisson*. Quae. 2010. 505 p.. *Savoir faire*. [978-2-7592-0863-0]

Younes Matar. *Étude expérimentale de la nage anguilliforme : application à un robot biomimétique*. École des mines de Nantes. 2013. 158 p.. *Thèse de l'école des mines de Nantes*.

Sites internet

Yves François et Pierre-Antoine Saint-André. *Poissons*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2007 [date de consultation : 11 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/poissons/> .

Yves François et Pierre-Antoine Saint-André. *Téléostéens et Holostéens*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2018 [date de consultation : 20 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/teleosteens-et-holosteens/> .

Nage. In *Larousse encyclopédie*. Isabelle Jeuge-Maynard - Éditions Larousse. [date de consultation : 10 février 2018]. Disponible sur : <http://www.larousse.fr/encyclopedie/divers/nage/72543> .

Nageoires. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. 2018 [date de consultation : 19 février 2018]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Nageoire> .

Nageoires pelviennes. In *Aquaportail [en ligne]*. Jean-François Fortier - Aquaportail.com. 2007 [date de consultation : 19 février 2018]. Disponible sur : <https://www.aquaportail.com/definition-1799-nageoires-pelviennes.html> .

La diversité structurale et l'unité fonctionnelle des téguments des animaux

Carla Piltan <carla.piltan@etu.univ-st-etienne.fr>

Antoine Renault

<antoine.renauld@etu.univ-st-etienne.fr>

Asma Trabelsi-Rinda

<asma.trabelsi.rinda@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les organismes animaux, à l'instar de tous les êtres vivants, ont une individualité propre. Elle est perceptible notamment en raison de l'existence d'une limite externe les isolant du milieu environnant, appelée tégument.

Le tégument des animaux correspond au revêtement externe du corps. Il constitue l'enveloppe corporelle et délimite extérieurement l'organisme, isolant le milieu intérieur du milieu extérieur.

Situé à l'interface entre l'organisme et le milieu, il est vraisemblablement impliqué dans les interactions entre l'organisme et son environnement.

Comment les téguments des animaux sont-ils organisés ?

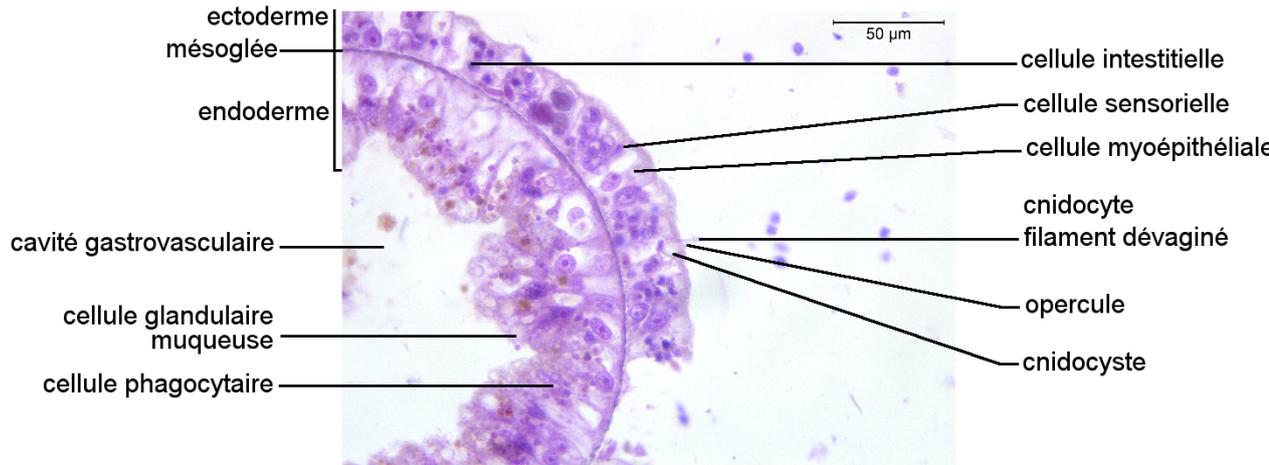
Quelles sont leurs fonctions en relation avec leur organisation ?

En quoi les téguments sont-ils divers et uniformes ?

Le tégument des animaux : un organe superficiel au contact du milieu extérieur

Le tégument : un épiderme simple et nu

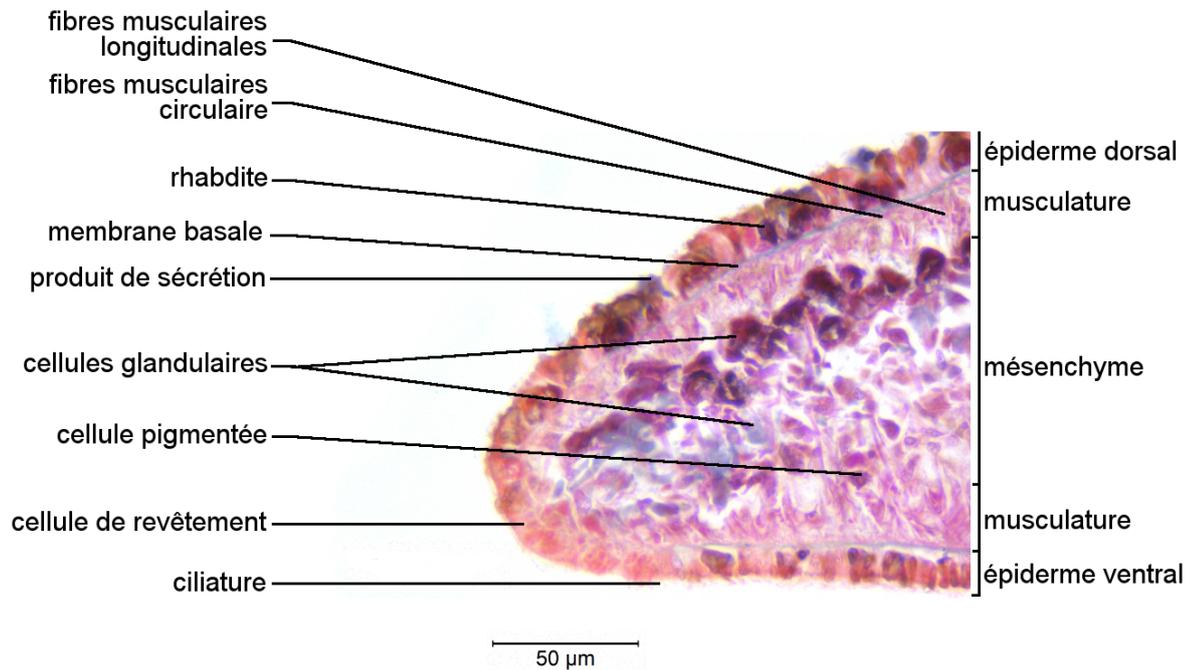
Figure 1. Paroi corporelle d'Hydre d'eau douce (Collection de l'Université Jean Monnet)



L'Hydre d'eau douce est un animal aquatique du groupe des Cnidaires, vivant fixée sur un support. Son corps est constitué d'une sole de fixation surmontée d'une colonne terminée par une bouche entourée de tentacules, organisation caractéristique de la forme polype des Cnidaires. La paroi corporelle délimite une cavité qualifiée de gastrovasculaire. Elle est formée de deux couches de cellules jointives, l'ectoderme externe et l'endoderme interne, séparées par une mésoglyée.

Le tégument de l'Hydre et plus généralement des Cnidaires correspond à l'ectoderme, épithélium simple cubique à prismatique. Il est formé de cellules myoépithéliales, entre lesquelles sont dispersées des cellules neurosensorielles et des cellules interstitielles, assurant son renouvellement. Il comporte également des cellules spécifiques du groupe des Cnidaires, appelées cnidocytes. Elles possèdent un cnidocil apical et renferment une capsule, le cnidocyste, fermé par un opercule. Le cnidocyste contient un filament invaginé et un liquide urticant. La stimulation du cnidocil provoque l'ouverture de l'opercule et la dévagination du filament.

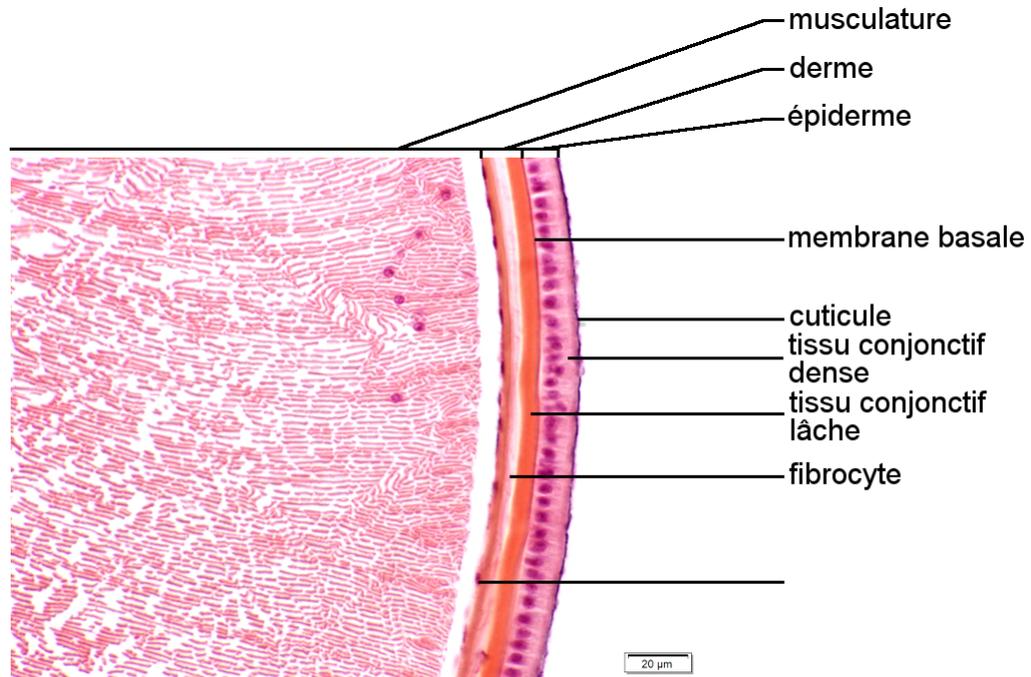
Figure 2. Tégument de Planaire en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les Planaires sont des animaux aquatiques du groupe des Plathelminthes, menant une vie libre. Vermiforme, leur corps est délimité par un épithélium simple et cubique appelé épiderme. Il repose sur une membrane basale, sous laquelle sont présentes deux tuniques de fibres musculaires, circulaires et longitudinales, entourant un mésenchyme dans lequel sont situés les organes.

Le tégument des Planaires est représenté par l'épiderme. La plupart des cellules le constituant portent une ciliature apicale. Il comporte également des cellules glandulaires généralement enfoncées dans le mésenchyme, des inclusions en forme de baguette appelées rhabdites et des terminaisons nerveuses. Certaines cellules glandulaires produisent un mucus réparti à la surface du tégument, d'autres élaborent les rhabdites qui contribuent également à la production de mucus et parfois de substances toxiques. Les Plathelminthes menant une vie parasitaire possèdent un revêtement corporel non cilié, formé des prolongements de cellules enfoncées dans le mésenchyme.

Figure 3. Tégument d'Amphioxus en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'Amphioxus est un animal du groupe des Céphalochordés. Marin, il vit légèrement enfoui dans le sable. Son enveloppe corporelle est constituée d'un épithélium externe simple et cubique appelé épiderme, reposant sur un tissu conjonctif fibreux stratifié, le derme. Les cellules épidermiques sont ciliées chez l'individu jeune, mais elles perdent leur ciliature chez l'adulte, alors qu'une fine cuticule les recouvre.

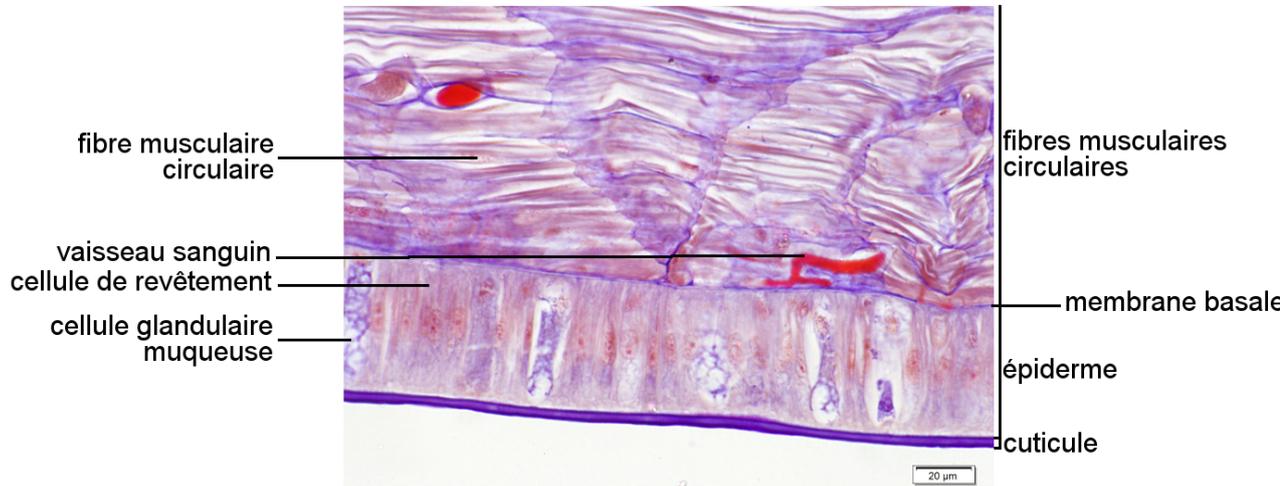
Ainsi, le tégument des animaux est de manière générale formé d'un tissu épithélial, l'épiderme, reposant sur une membrane basale. Il est parfois soutenu par un derme de nature conjonctive. L'épiderme provient de l'évolution du feuillet embryonnaire ectodermique et le derme du feuillet embryonnaire mésodermique.

Les cellules formant l'épiderme appartiennent fréquemment à des types différents, de revêtement, glandulaire, sensoriels ou originaux comme les cnidocytes, suggérant une diversité de fonctions.

Il est fréquent que l'épiderme ne soit pas directement au contact du milieu comme chez l'Amphioxus adulte.

Le tégument : un épiderme simple surmonté d'un revêtement anhiste

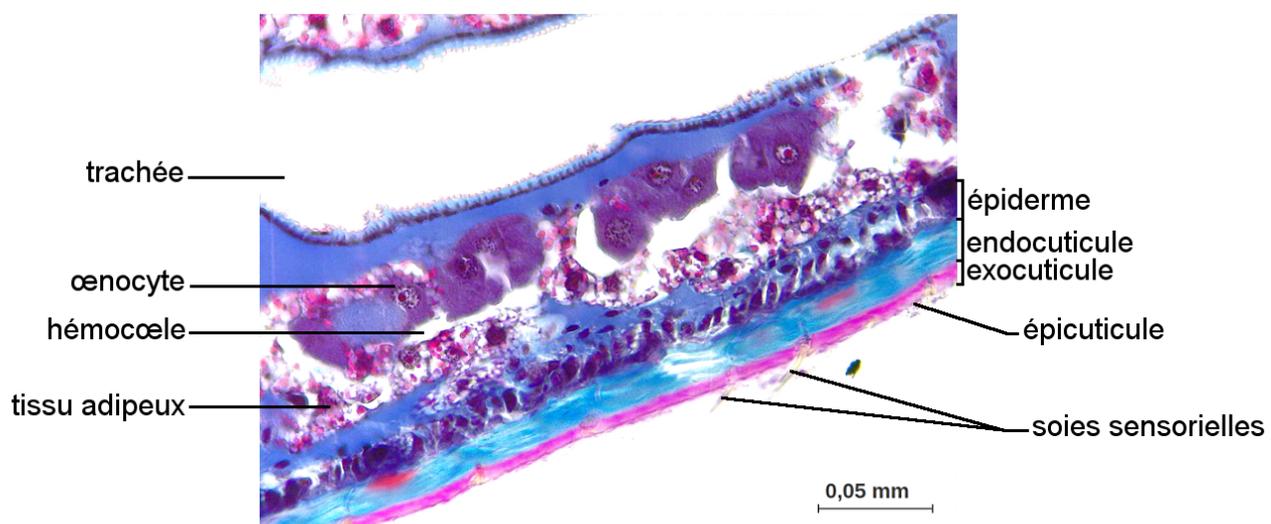
Figure 4. Tégument de *Lombric* en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le *Lombric* est une Annélide oligochète menant une vie fougisseuse. Son corps formé d'anneaux est recouvert d'un tégument entourant deux tuniques musculaires, circulaire et longitudinale, parcourues de multiples vaisseaux sanguins.

Le tégument est constitué d'un épithélium simple, cubique ou prismatique, correspondant à l'épiderme, reposant sur une membrane basale, et recouvert d'un fin dépôt homogène appelé cuticule. L'épiderme comporte des cellules de revêtement, ciliées dans certaines régions du corps, entre lesquelles des cellules glandulaires sont présentes. Elles produisent un mucus réparti à la surface du tégument. La cuticule est composée de scléroprotéines, protéines tannées, et de fibres mucopolysaccharidiques, glycoprotéines dans lesquelles les protéines sont associées à des polysaccharides constitués d'osamines et d'acide uronique. Elle est produite par les cellules épidermiques.

Figure 5. Thorax de *Grillon* en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le *Grillon* est un exemple d'Euarthropode, appartenant plus précisément au groupe des Insectes. Menant une vie libre en milieu aérien, il possède un corps formé de trois parties, la tête antérieure, le

thorax moyen et l'abdomen postérieur. La tête porte la bouche et les organes sensoriels centraux, le thorax est muni de trois paires de pattes et deux paires d'ailes, et l'abdomen porte l'anus et les pièces génitales. Le corps a la particularité d'être recouvert d'une cuticule rigide formée de pièces articulées.

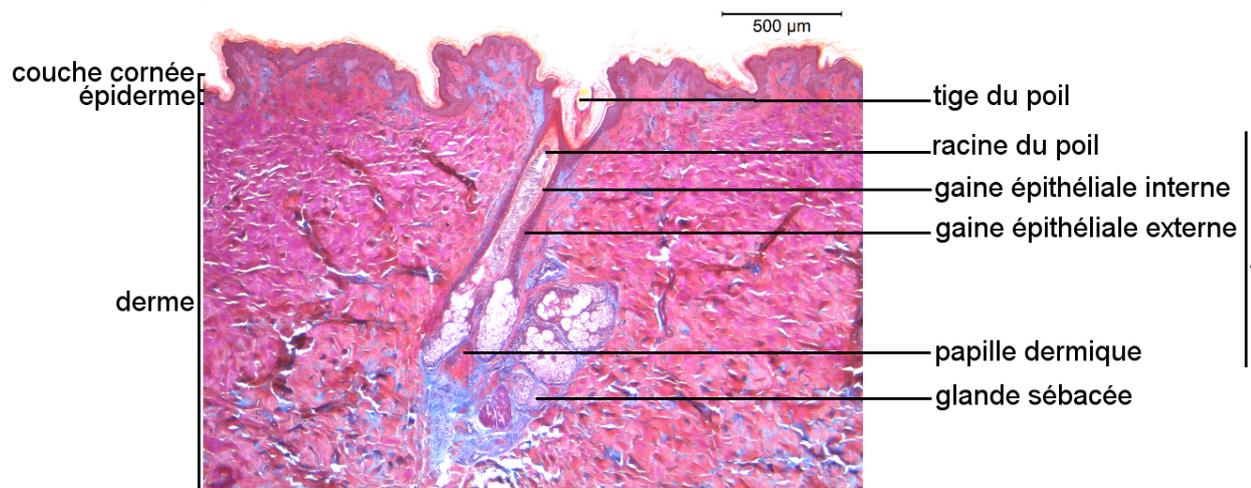
Le tégument du Grillon est constitué d'un épithélium simple et cubique, correspondant à l'épiderme, recouvert d'un épais dépôt stratifié appelé cuticule. La cuticule est formée de trois couches, l'endocuticule interne, l'exocuticule moyenne et l'épicuticule superficielle. À l'exception de l'épicuticule, elle est principalement composée de chitine, polymère de N-acétylglucosamine, et de protéines appelées arthropodines. Elles sont tannées dans l'exocuticule, prenant le nom de sclérotines. L'épicuticule est pour sa part composée de lipoprotéines et de cires. La cuticule porte des soies sensorielles reliées à des cellules sensorielles localisées dans l'épiderme.

Ainsi, le tégument peut comporter un dépôt externe, la cuticule, généralement produite par l'épiderme. De nature chimique, d'épaisseur et de consistance variées, la cuticule est vraisemblablement impliquée dans des fonctions diverses. Dans d'autres groupes, comme les Eumollusques et les Urochordés, le tégument comporte d'autres dépôts, en l'occurrence une coquille et une tunique respectivement.

L'épiderme des téguments décrits est un épithélium simple. Dans le groupe des Vertébrés, il est de manière caractéristique pluristratifié.

Le tégument : un épiderme pluristratifié

Figure 6. Peau humaine en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les Vertébrés sont des Chordés. Leur corps est formé d'une tête antérieure, d'un tronc moyen portant deux paires de membres locomoteurs et d'une queue. Il est soutenu par un squelette interne comprenant notamment un axe longitudinal, la colonne vertébrale, formée de vertèbres.

Le tégument des Vertébrés, à l'instar de celui des Mammifères, est constitué d'un épithélium pluristratifié pavimenteux, l'épiderme, reposant sur une membrane basale sous laquelle un tissu conjonctif fibreux est présent, le derme. Il est surmonté, chez les espèces vivant en milieu aérien par une couche cornée, composée principalement de kératine, protéine résiduelle des cellules épidermiques mortes.

Le derme contient des glandes pluricellulaires, sudoripares et sébacées chez les Mammifères. Elles correspondent à des expansions de l'épiderme, qui comporte parfois des cellules glandulaires isolées.

L'épiderme produit par ailleurs les poils, composés principalement de kératine. Localement invaginé dans le derme, il forme un follicule pileux, dont la base est associée à une papille dermique. Le follicule pileux comporte une gaine épithéliale externe et une gaine épithéliale interne entourant la

racine du poil. Les poils sont donc des productions externes de l'épiderme, riches en kératine. Ce sont des phanères.

La structure du tégument des animaux apparaît donc relativement diversifiée. Elle comporte de manière générale un épiderme d'origine ectodermique, mais il peut être simple ou pluristratifié, pavimenteux, cubique ou prismatique. Il comporte des cellules sensorielles et sécrétrices diverses. Il est parfois à l'origine d'un dépôt superficiel, cuticule, coquille ou tunique, de compositions variées. Il est soutenu par un derme d'origine mésodermique principalement chez les animaux deutérostomiens.

En relation avec son organisation, quels sont les rôles du tégument ?

Le tégument : une interface organisme-milieu à rôle protecteur

Situé à l'interface entre l'organisme et le milieu, le tégument est soumis aux contraintes du milieu, qu'elles soient physiques, chimiques ou biologiques.

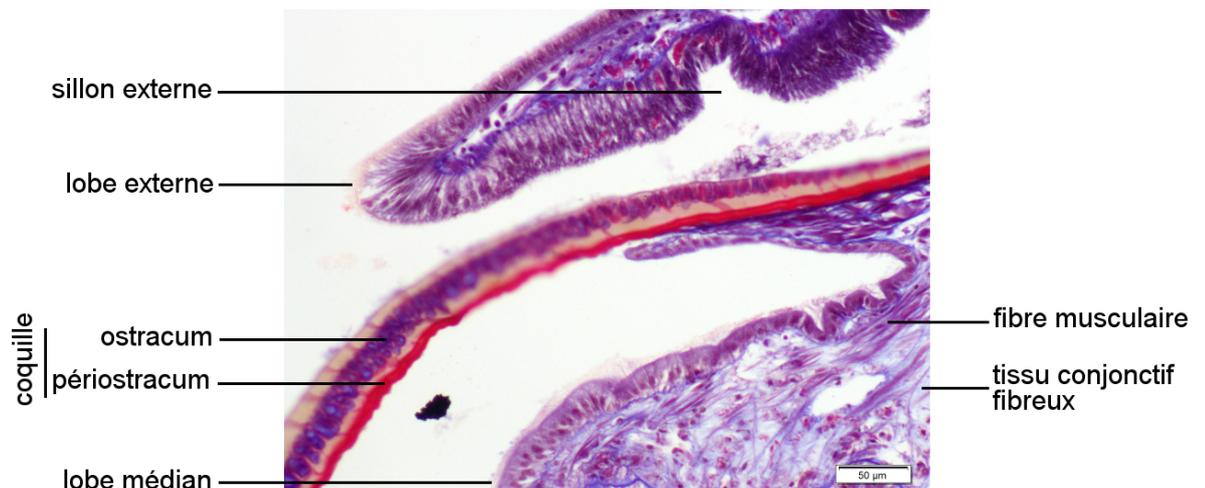
Le tégument : un revêtement protecteur par voie physique

Le tégument des Euarthropodes comporte une cuticule superficielle recouvrant tout le corps. Elle est constituée de pièces rigides mais flexibles et parfois élastiques, articulées grâce à des membranes articulaires. La flexibilité est liée à la présence de chitine, molécule fibreuse formant des feuillets superposés, au sein desquels les fibres sont parallèles, mais leur orientation varie d'un feuillet à l'autre. La rigidité est notamment due aux sclérotines, arthropodines tannées, agencées en un réseau peu déformable et parfois à une imprégnation par des sels minéraux.

La flexibilité assure à la cuticule une résistance élevée aux contraintes mécaniques et sa rigidité lui confère une résistance aux chocs. Constituant l'enveloppe corporelle externe, la cuticule protège le corps des Euarthropodes vis-à-vis de contraintes mécaniques, grâce à ses propriétés physiques.

Qu'en est-il de la coquille des Mollusques ?

Figure 7. Bord du manteau de Moule en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La Moule est un animal du groupe des Eumollusques, et appartient aux Bivalves. Elle mène une vie fixée en milieu marin. Son corps est entouré d'une coquille formée de deux valves. Dépourvu de tête

en relation avec son mode de vie, il comporte une masse viscérale dorsale, un pied ventral et une cavité palléale dans laquelle des branchies sont présentes.

Le tégument de la Moule, et plus généralement des Eumollusques, est replié et forme un manteau délimitant la cavité palléale. Il est constitué d'un épithélium simple, cubique à prismatique et cilié, correspondant à l'épiderme. Entre les cellules de revêtement, de nombreuses cellules glandulaires sont présentes ainsi que des cellules sensorielles. Les cellules glandulaires produisent notamment du mucus. L'épiderme repose sur une membrane basale sous laquelle des fibres musculaires et un tissu conjonctif fibreux sont présents.

La coquille est stratifiée. Elle est formée de trois couches, l'hypostracum interne, l'ostracum moyen et le périostracum superficiel. Elle est composée d'une matrice organique comprenant une scléroprotéine, la conchyoline, ainsi que divers acides aminés, et de carbonate de calcium sous forme d'aragonite, dans l'hypostracum et l'ostracum. La coquille est produite par les cellules du bord du manteau sécrétant la matrice organique et les cristaux de carbonate de calcium. L'épiderme externe du manteau est responsable de son épaissement, la plupart de ses cellules produisant ses constituants.

Très rigide et résistante aux chocs, la coquille n'est pas articulée. À l'instar de la cuticule des Euarthropodes, elle confère au corps mou des Eumollusques une protection notamment vis-à-vis des contraintes mécaniques.

La Cione est un Urochordé menant une vie fixée en milieu marin. Son tégument est constitué d'un épithélium simple, cubique à prismatique, l'épiderme, reposant sur une membrane basale sous laquelle un tissu conjonctif fibreux est présent, parcouru de bandes musculaires longitudinales et circulaires. L'épiderme est recouvert d'une épaisse tunique gélatineuse composée d'eau, de protéines et de tunicine, glucide proche de la cellulose. Elle est parfois renforcée par des spicules calcaires. La tunique est produite par les cellules épidermiques qui en sécrètent les constituants. À la différence des cuticules et coquilles, elle n'est pas anhiste : elle contient des cellules, amœbocytes et cellules sanguines et est parfois parcourue de vaisseaux sanguins. Pour autant, elle joue un rôle protecteur, vis-à-vis de contraintes physiques ou d'organismes épibiontes, vivant fixés sur d'autres organismes.

Enveloppe corporelle, le tégument est très fréquemment coloré. La couleur est liée la présence de pigments, situés dans les cellules superficielles ou les cellules profondes appelées chromatophores, voire dans les revêtements anhistes. Parmi les pigments tégumentaires figurent la mélanine de couleur marron à noire et les caroténoïdes de couleur jaune-orangé. La pigmentation du tégument assure une protection vis-à-vis des rayonnements ultraviolets présents dans l'environnement, ayant notamment un effet mutagène.

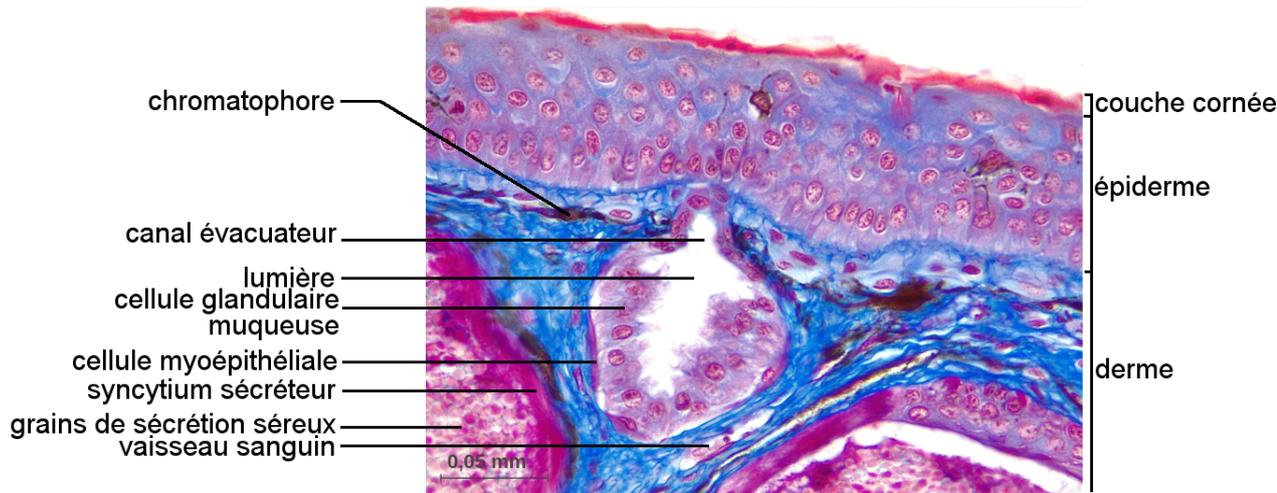
La coloration du tégument par des pigments peut être contrôlée et modulée par voie nerveuse ou hormonale. Ainsi la Seiche, Eumollusque céphalopode se camoufle grâce à des modifications de sa pigmentation. Elle devient alors difficilement repérable par ses proies comme par ses prédateurs. La coloration est alors une protection par rapport à des facteurs biologiques du milieu.

La coloration du tégument peut par ailleurs être due à des mécanismes physiques comme la diffusion, l'interférence ou la diffraction de la lumière. Ils impliquent les couches de la cuticule des Euarthropodes ou la kératine des plumes des Oiseaux par exemple.

Le tégument : un revêtement protecteur par voie chimique

Le tégument de l'Hydre d'eau douce, et plus généralement des Cnidaires, comportent des cellules spécifiques du groupe, les cnidocytes. Elles contiennent une capsule, le cnidocyste, renfermant un filament et un venin. Lorsque le cnidocil, expansion sensible de la cellule, est stimulé la capsule s'ouvre et le filament est dévaginé. À la manière d'un harpon, il se fiche dans le tégument de l'organisme entré en contact avec le cnidocil et inocule le venin. Si ces cellules sont impliquées dans la prise alimentaire, elles contribuent également à la défense des Cnidaires vis-à-vis d'agents biologiques comme les animaux prédateurs.

Figure 8. Peau de Grenouille en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les Grenouilles sont des Vertébrés du groupe des Lisssamphibiens, vivant en milieu aérien à proximité de pièces d'eau.

Leur tégument est constitué d'un épiderme pluristratifié pavimenteux recouvert d'une fine couche cornée. Il forme des glandes exocrines s'enfonçant dans le derme, ouvertes à la surface de l'épiderme par un canal évacuateur. Certaines sont muqueuses et produisant un mucus visqueux réparti à la surface du tégument, alors que d'autres sont séreuses. Formées d'un syncytium sécréteur, elles produisent des substances toxiques composant un venin. Le contenu de leur lumière est expulsé grâce à la contraction de cellules myoépithéliales entourant les unités sécrétrices. Le venin assure une protection vis-à-vis des prédateurs.

La kératine de la couche cornée du tégument des Vertébrés joue également un rôle protecteur, notamment vis-à-vis de l'abrasion.

Ainsi, en relation avec ses propriétés physiques, notamment mécaniques, et les sécrétions qu'il produit, le tégument joue un rôle protecteur vis-à-vis des facteurs abiotiques et biotiques de l'environnement.

Il est également la surface de contact avec le milieu dans lequel les animaux se déplacent.

Le tégument : une interface organisme-milieu à vocation mécanique

Le tégument : un exosquelette rigide et articulé

Figure 9. Thorax de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La cuticule du tégument des Euarthropodes est formée de pièces rigides articulées entre elles par des membranes articulaires souples.

Le corps des animaux est de manière générale composé d'une quantité importante d'eau, répartie entre les compartiments intracellulaire et extracellulaire, divisé en compartiments intratissulaire et extratissulaire. Il est soumis à diverses contraintes de l'environnement, en particulier à la gravité. Or en présence de contraintes, les liquides se déforment. En conséquence la gravité tend à provoquer l'affaissement des cellules et tissus contenant de l'eau. La déformation est évitée grâce à la présence d'une structure de soutien rigide constituant l'armature corporelle, le squelette.

Dans le cas des Euarthropodes, le squelette est représenté par la cuticule. En raison de sa localisation à l'extérieur du corps, il est appelé exosquelette. Sa rigidité, liée à la présence des protéines tannées et à la minéralisation, alliée à sa flexibilité, lui permettent de supporter le poids du corps.

De la même manière, la coquille des Eumollusques joue le rôle de structure de soutien, bien que non articulée généralement.

Chez les Échinodermes, les pièces squelettiques tégumentaires sont enchâssées dans le derme, surmonté d'un épiderme simple et cilié.

Outre sa fonction de soutien, le squelette joue généralement un rôle essentiel dans la fonction de locomotion.

Le tégument : un organe de la locomotion

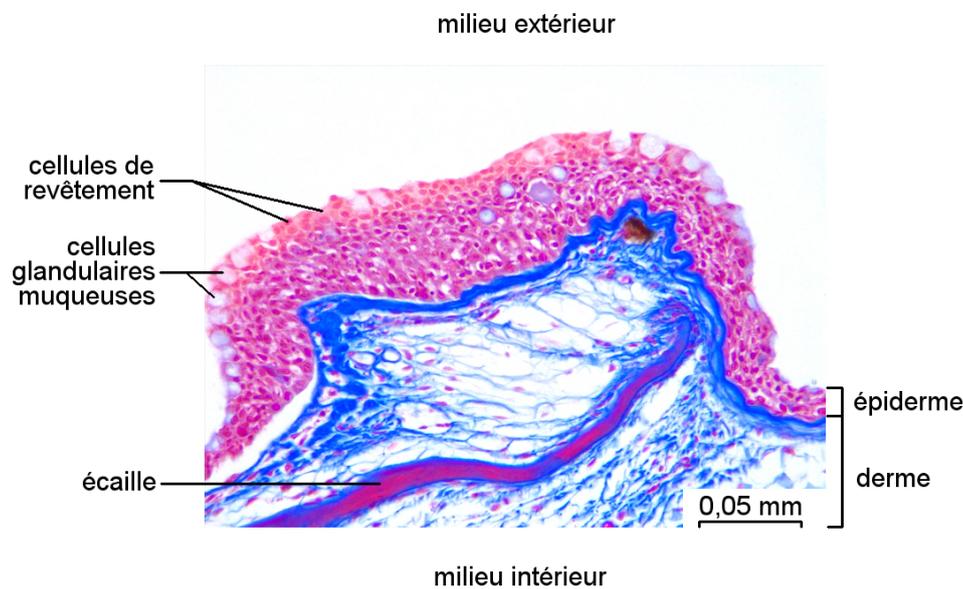
La locomotion est la fonction par laquelle les animaux se déplacent dans le milieu. Elle consiste en l'application d'une force sur l'environnement, qui en retour exerce une réaction responsable de la propulsion. Les acteurs de la locomotion sont les systèmes musculaire et squelettique. Le premier, par ses propriétés contractiles, produit la force appliquée à l'environnement et le second, grâce à sa rigidité, la transmet à l'environnement. Les extrémités des muscles sont fixées sur les pièces squelettiques,

de part et d'autre d'une articulation, de sorte que leur contraction conduit à un pivotement des pièces squelettiques qui peuvent entrer au contact de l'environnement.

Dans le cas des Euarthropodes, les muscles sont fixés sur la face interne de l'épicuticule. Leur contraction permet le déplacement relatif des pièces squelettiques auxquelles ils sont fixés, autour des membranes articulaires. Les membranes articulaires sont souples et flexibles, la cuticule les recouvrant étant dépourvue d'exocuticule rigide. La cuticule réalise ainsi la transmission des forces d'origine musculaire à l'environnement, de même que tout squelette animal.

La locomotion implique une interaction avec l'environnement. Le tégument étant localisé à l'interface entre l'organisme et son environnement, il est vraisemblablement impliqué dans l'interaction indépendamment de son rôle de squelette.

Figure 10. Tégument de Vairon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le Vairon est un Téléostéen vivant en eau douce et dont la locomotion est réalisée par la nage.

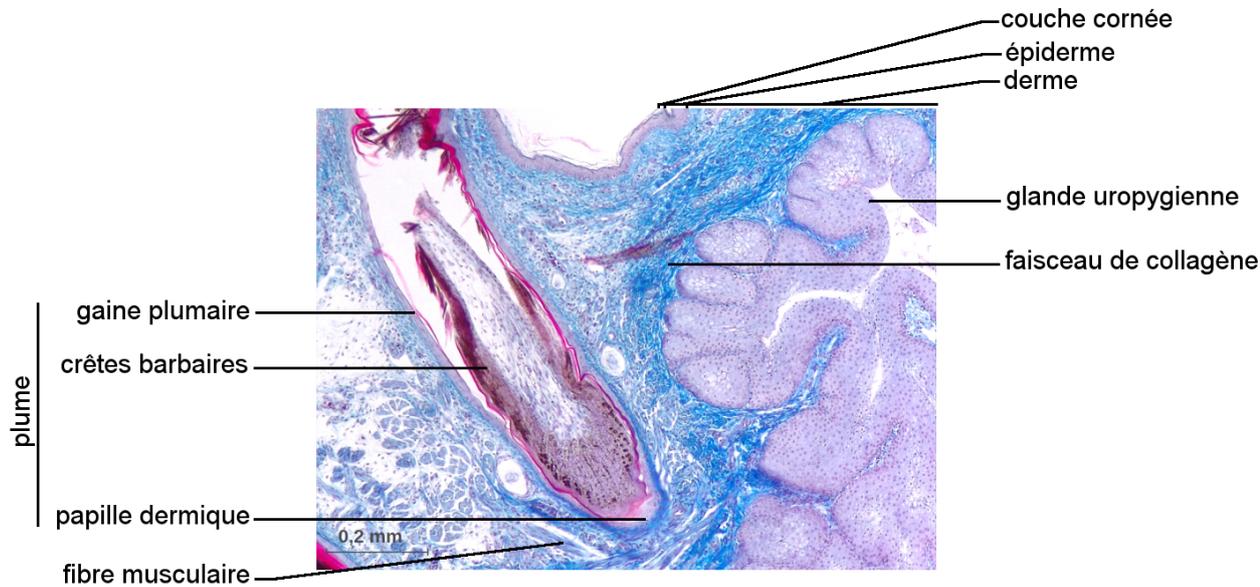
Le tégument du Vairon, et plus généralement des Téléostéens, est constitué d'un épithélium pluristratifié pavimenteux, l'épiderme, surmontant un tissu conjonctif fibreux, le derme.

Outre les cellules de revêtement, l'épiderme comprend de nombreuses cellules à mucus. Le derme quant à lui comporte des écailles dites élasmoïdes, se présentant comme de fines lamelles transparentes. Elles sont constituées d'une plaque basale d'élasmodine minéralisée, composée de fibres de collagène agencées en feuillets superposés, l'orientation des fibres variant d'un feuillet à l'autre, d'une plaque moyenne, plus fine et plus minéralisée, formée de fibres de collagène organisées en réseau, et d'une fine lame superficielle très minéralisée dépourvue de collagène.

Le mucus produit par l'épiderme est réparti à la surface du corps. Il joue le rôle de lubrifiant et facilite la progression du Téléostéen dans l'eau en réduisant les frottements.

Les écailles, insérées dans le derme par leur région antérieure et libres au niveau de leur région postérieure, se chevauchent. Elles forment un revêtement corporel favorisant la progression dans l'eau en réduisant également les frottements.

Figure 11. Tégument de poussin en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les Oiseaux sont des Vertébrés aériens se déplaçant par le vol.

Leur tégument est comparable à celui des Mammifères. Il est constitué d'un épiderme pluristratifié pavimenteux et kératinisé, surmontant un derme de nature conjonctive.

L'épiderme présente des invaginations dans le derme au niveau desquelles des phanères spécifiques, les plumes, sont formés. Les plumes recouvrent le corps, contribuant à la définition de sa forme aérodynamique. Ce sont des phanères légers, juxtaposés au niveau des ailes dont ils constituent l'essentiel de la surface, qui demeure ajustable. Ils constituent l'essentiel de la surface portante et assurent la propulsion par un appui sur l'air. Ils sont également présents au niveau de la queue, constituant une surface contribuant au vol, utilisée principalement à faible vitesse et dans les manœuvres.

L'épiderme forme de rares glandes localisées au niveau du croupion, enfoncées dans le derme. Appelées glandes uropygiennes, elles produisent du sébum dont l'Oiseau enduit ses plumes, les rendant imperméables.

La ciliature de l'épiderme des Planaires est également impliquée dans le déplacement. Les battements des cils sont à l'origine de la force exercée sur le milieu.

Ainsi le tégument joue non seulement un rôle protecteur mais aussi locomoteur.

À l'interface entre les milieux extérieur et intérieur, il est vraisemblablement impliqué dans les échanges entre l'organisme et son environnement.

Le tégument : une interface organisme-milieu impliquée dans les échanges

Les organismes animaux sont des systèmes ouverts du point de vue thermodynamique. Ils réalisent des échanges de matière et d'énergie avec leur milieu de vie. Ils reçoivent et émettent également des informations de et dans leur environnement.

Le tégument : un revêtement favorisant les échanges

En relation avec leur métabolisme, les animaux effectuent des échanges gazeux respiratoires avec leur milieu de vie. Ils consistent en une absorption de dioxygène et un rejet de dioxyde de carbone. De nombreux animaux possèdent des organes spécialisés dans la réalisation de ces échanges, branchies ou poumons par exemple. Les Planaires et les Lombrics en sont dépourvus. Leurs échanges gazeux respiratoires sont effectués à travers le tégument par un processus de diffusion passive, selon les gradients de pressions partielles. La faible épaisseur de l'épiderme ainsi que sa surface relativement élevée favorisent la diffusion. Les vaisseaux sanguins sous-tégumentaires du Lombric, amenant un sang chargé de dioxyde de carbone et évacuant un sang riche en dioxygène, contribuent au maintien des gradients de pressions partielles et de même favorisent la diffusion. Sans être le site majeur des échanges gazeux respiratoires, le tégument des Lissamphibiens y contribue.

Les animaux prélèvent également dans leur milieu de vie des aliments leur apportant matière organique et énergie. Le plus souvent, ils possèdent un appareil digestif assurant la prise alimentaire, la digestion et l'absorption. Il existe des animaux dépourvus d'appareil digestif, généralement parasites, comme le Ténia, un Platheminthe, ou la Sacculine, un Euarthropode. Ils obtiennent les molécules organiques nécessaires à leur métabolisme par absorption à travers leur tégument. Ils pratiquent une forme de prise alimentaire appelée osmotrophie.

L'absorption d'eau peut également être effectuée à travers le tégument. Les animaux vivant en eau douce comme certaines Planaires et certains Téléostéens, possèdent un milieu intérieur hyperosmotique par rapport à leur milieu de vie. En conséquence, l'eau entre passivement dans le milieu intérieur par osmose. Inversement de l'eau peut être éliminée au niveau du tégument. Les glandes sudoripares des Mammifères produisent un liquide riche en eau, la sueur. À la surface de l'épiderme, l'eau est évaporée. L'évaporation de l'eau, passage de l'état liquide à l'état gazeux, consomme de l'énergie. La sudation est un processus qui permet de réduire la température corporelle en relation avec le caractère endothermique de l'évaporation.

Le tégument est aussi le siège de nombreux échanges d'informations avec le milieu extérieur. Il comporte de nombreuses cellules sensorielles, insérées dans l'épiderme chez les Cnidaires, les Planaires et les Annélides par exemple, et associées à des soies chez les Euarthropodes. Des terminaisons nerveuses sont localisées dans le derme des Vertébrés comme les récepteurs de Merkel, les corpuscules de Pacini et les corpuscules de Krause. Les récepteurs sensoriels associés au tégument sont des extérocepteurs sensibles à des stimulations mécaniques, thermiques ou chimiques.

Inversement, le tégument produit des messagers chimiques, en particulier des phéromones.

Le tégument : un revêtement limitant les échanges

Le milieu aérien contient généralement peu d'eau, présente sous forme de vapeur d'eau. Le milieu intérieur des animaux y vivant est à l'inverse riche en eau liquide. En conséquence, l'eau tend à s'évaporer à travers les surfaces corporelles et en particulier le tégument. Le tégument des Euarthropodes aériens comporte une couche de cire, hydrophobe. L'exocuticule, en raison de la présence de sclérotines l'est également. Les Vertébrés aériens possèdent pour leur part une couche cornée, composée de kératine de même hydrophobe. En relation avec cette propriété, le tégument empêche les échanges d'eau entre les milieux extérieur et intérieur. En milieu aérien, ce sont les pertes d'eau qui sont ainsi limitées, réduisant les risques de dessiccation. En eau douce, ce sont les entrées d'eau par osmose qui sont limitées.

De la même manière, la température du milieu extérieur est généralement différente de celle du milieu intérieur. Le gradient thermique conduit à des échanges de chaleur entre les deux milieux. Les animaux homéothermes comme les Mammifères et les Oiseaux maintiennent leur température corporelle à une valeur stable. Les échanges de chaleur entre l'organisme et le milieu de vie sont généralement limités grâce à la présence d'une couche isolante présente au niveau du tégument. Il s'agit d'une couche d'air emprisonnée dans le pelage ou le plumage en milieu aérien, ou de tissu adipeux situé en profondeur dans le derme.

La coloration du tégument contribue également à la réduction des échanges de chaleur, une couleur claire favorisant la réflexion.

Conclusion

Le tégument est un organe présent chez tous animaux, dont il constitue l'enveloppe externe située à l'interface entre les milieux intérieur et extérieur.

Sa structure varie selon le groupe considéré. Il peut être constitué d'un seul tissu épithélial, l'épiderme, ou d'un tissu épithélial associé à un tissu conjonctif fibreux, l'épiderme et le derme. L'épiderme est parfois simple, comme chez les Planares, et parfois pluristratifié, comme chez les Mammifères. Il peut aussi comporter une couche superficielle comme la cuticule des Eurthropodes, la coquille des Eumollusques, la tunique des Urochordés ou la couche cornée des Vertébrés.

Le tégument a plusieurs fonctions fondamentales. Il joue un rôle protecteur, par voie physique ou chimique, vis-à-vis des facteurs abiotiques ou biotiques de l'environnement. Il est également impliqué dans la locomotion et dans les échanges de matière, d'énergie et d'informations entre l'organisme et son milieu.

En dépit de leurs importantes différences structurales, les téguments réalisent des fonctions comparables et constantes dans les différents groupes animaux.

La diversité des téguments au sein d'un groupe mérite d'être examinée afin de mettre en évidence leurs adaptations.

Bibliographie et sitographie

Livres

Jean-Claude David, René Ginet, Jean-Marie Legay, Philippe Lubet, et Jean Signoret. *Éléments de biologie animale*. Flammarion. 1969. 528 p..

Walter Gehring et Rüdiger Wehner. *Biologie et physiologie animales, bases moléculaires, cellulaires, anatomiques et fonctionnelles : orientations comparée et évolutive*. 23ème édition. De Boeck Université. 1999. 844 p.. [2-7445-0009-7]

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale*. Dunod. 2015. 228 p.. *Sciences sup.* [978-2-10-071233-5]

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale tome 2, les grandes fonctions*. 2ème édition. Dunod. 2008. 215 p.. *Science Sup.* [978-2-10-052135-7]

Sites internet

Pierre Clairambault, Philippe Janvier, et Jean-Claude Rage. *Amphibiens ou Batraciens*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 27 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/amphibiens-batraciens/> .

Louis Dubertret. *Peau*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 27 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/peau/> .

Claire König. *Les écailles des poissons - les poissons d'eau douce*. In *Futura Planète [en ligne]*. Guillaume Josse - Futura-Sciences. 2012 [date de consultation : 19 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.futura-sciences.com/planete/dossiers/zoologie-poisson-eau-douce-1440/page/4/> .

La diversité structurale et
l'unité fonctionnelle des
téguments des animaux

Cyril Langlois. *Les productions tégumentaires des Vertébrés : écailles, plumes, poils*. In *Planet vie, ressources en sciences de la vie pour les enseignants [en ligne]*. Pascal Combemorel - Direction générale de l'enseignement scolaire, École normale supérieure. 2006 [date de consultation : 2 mars 2018]. Disponible sur : <http://planet-vie.ens.fr/content/ecailles-plumes-poils> .

Andrée Téry. *Cnidaires*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 27 février 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/cnidaires/> .

Les surfaces d'échange entre l'animal et le milieu

Athénaïs Noally <athenais.noally@etu.univ-st-etienne.fr>

Aurore Pardon <aurore.pardon@etu.univ-st-etienne.fr>

Julie Plantade <julie.plantade@etu.univ-st-etienne.fr>

Julie Rascle <julie.rascle2@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Tableau 1. Composition du corps humain

Constituant	Pourcentage de la masse
eau	60
substances minérales	5
molécules organiques	35

À l'instar de l'organisme humain, les organismes animaux sont composés d'eau, répartie dans les compartiments intracellulaire et extracellulaire, de substances minérales et de molécules organiques représentées principalement par les glucides, lipides, protéines et acides nucléiques.

Les cellules constituant les organismes animaux sont hétérotrophes pour le carbone, organotrophes, chimiotrophes et aérobies. Leur métabolisme comporte une voie majeure, la respiration cellulaire. Elle a pour substrats des molécules organiques, sources de carbone et d'électrons, permet l'extraction de l'énergie chimique des liaisons de ces molécules, utilise le dioxygène comme accepteur final des électrons. Elle produit des déchets, en particulier du dioxyde de carbone.

À l'échelle de l'organisme, le métabolisme cellulaire se traduit par des échanges de matière et d'énergie avec le milieu de vie.

Le dioxygène est prélevé dans le milieu et le dioxyde de carbone y est rejeté, par la fonction d'échanges gazeux respiratoires généralement réalisée par un appareil respiratoire.

Les molécules organiques sont obtenues par la fonction d'alimentation, dont le support anatomique est l'appareil digestif. Les aliments prélevés dans le milieu apportent les molécules organiques dont l'énergie est extraite par des réactions constituant le catabolisme comme l'oxydation du glucose par la glycolyse et la dégradation des acides gras par la β oxydation. Ils sont aussi à l'origine des molécules substrats des réactions constituant l'anabolisme, permettant la constitution de réserves énergétiques comme la synthèse du glycogène par glycogénogenèse et la synthèse de triglycérides dans le tissu adipeux, ou utilisées dans la synthèse des macromolécules structurales et informationnelles de l'organisme comme le collagène et les acides nucléiques. Ils apportent en outre des vitamines, notamment impliquées dans la catalyse enzymatique, des substances minérales indispensables aux échanges osmotiques, à la conduction neuronale et à la contraction musculaire, ainsi que de l'eau qui joue le rôle de milieu réactionnel et de substrat du métabolisme.

Les réactions du métabolisme produisent des déchets non utilisables et parfois toxiques. La fonction d'excrétion mise en œuvre par l'appareil excréteur permet leur élimination. Ainsi, les déchets azotés primaires provenant du catabolisme des acides aminés et des acides nucléiques sont principalement représentés par de l'ammoniaque, converti en molécules moins toxiques comme l'urée et l'acide urique. Ils sont ensuite évacués dans l'urine. L'eau est le vecteur des déchets.

Finalement, le fonctionnement et le renouvellement des constituants des cellules et de l'organisme implique des échanges de matière et d'énergie avec le milieu de vie, qu'il s'agisse de prélèvements

ou de rejets. Les régions corporelles assurant ces échanges sont situées à l'interface entre le milieu intérieur et le milieu extérieur. Elles portent le nom de surfaces d'échange ou d'échangeurs.

Quelle sont les caractéristiques structurales des surfaces d'échange entre l'animal et le milieu de vie ?

Comment sont réalisés les échanges de matière et d'énergie au niveau des échangeurs ?

Quelles sont leurs adaptations à leurs fonctions et vis-à-vis des caractéristiques de l'animal ?

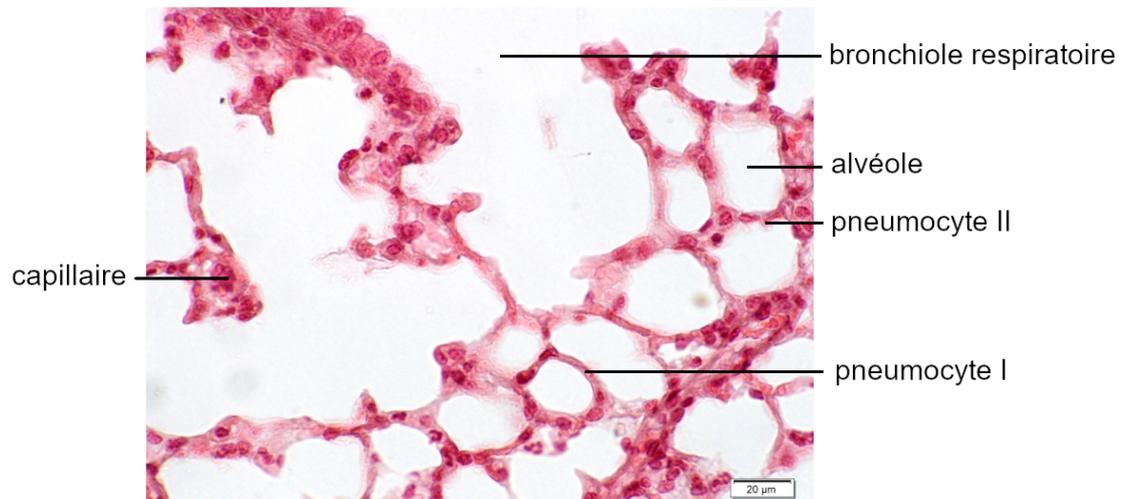
Les surfaces d'échange : des structures spécialisées dans les transferts de matière et d'énergie

Des surfaces spécialisées dans les échanges de gaz

Les gaz échangés entre l'organisme et le milieu sont principalement le dioxygène, consommé par la respiration cellulaire, et le dioxyde de carbone, produit par la respiration cellulaire. Les organes respiratoires des appareils respiratoires sont le siège des échanges des gaz respiratoires, absorption de dioxygène et rejet de dioxyde de carbone.

Les organes respiratoires des Mammifères sont les poumons.

Figure 1. Poumon de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les poumons sont formés d'unités structurales et fonctionnelles, les alvéoles. Leur paroi est formée d'un épithélium simple et pavimenteux constitué de cellules appelées pneumocytes I. Des pneumocytes II, de forme cubique, sont dispersés dans l'épithélium et produisent un surfactant déposé à sa surface évitant l'affaissement des alvéoles. L'épithélium repose sur du tissu conjonctif fibreux, parcouru de nombreux vaisseaux sanguins capillaires.

Les échanges des gaz respiratoires sont réalisés entre l'air des alvéoles, acheminé et renouvelé par les voies aériennes représentées notamment par la trachée, les bronches et les bronchioles, et le sang des vaisseaux capillaires. Les gaz étant de petites molécules apolaires, ils diffusent passivement à travers les membranes et cytoplasmes cellulaires. Le moteur de l'échange est le gradient de pression partielle, le gaz se déplaçant du compartiment où sa pression partielle est élevée vers celui où elle est faible. L'échangeur est représenté par l'épithélium pulmonaire, l'endothélium vasculaire ainsi que le matériel extracellulaire les isolant. Son épaisseur est réduite mais sa surface est importante, en relation avec le nombre élevé d'alvéoles lié aux multiples replis de la paroi pulmonaire.

Les Mammifères, animaux aériens, échangent les gaz respiratoires avec l'air. Les animaux aquatiques, par exemple les Chondrichthyens comme le Requin, les Téléostéens comme l'Esturgeon et les Euarthropodes comme l'Écrevisse, échangent les gaz respiratoires avec l'eau. Leurs organes respiratoires sont des branchies portant de multiples et fines lamelles dans lesquelles circule le sang, ou divisées en filaments dans lesquels circule l'hémolymphe. Les gaz respiratoires sont échangés entre l'eau et le liquide extracellulaire circulant, à travers l'échangeur formé d'un épithélium simple, pavimenteux ou cubique, le matériel extracellulaire sous-jacent et le cas échéant la paroi des vaisseaux.

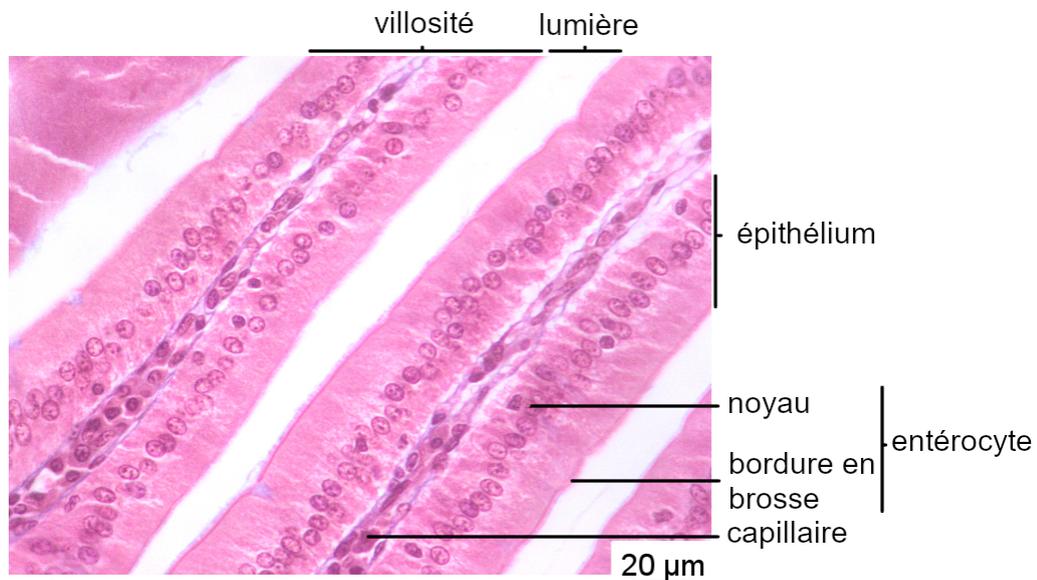
Finalement, la surface d'échange des gaz respiratoire est caractérisée par une faible épaisseur et une importante aire.

Des surfaces spécialisées dans les échanges d'eau et de substances dissoutes

La prise alimentaire correspond à l'ingestion de la nourriture, composée d'eau, de substances minérales et de particules organiques généralement volumineuses. Le tube digestif en assure le traitement qui consiste en particulier en la digestion, mécanique et enzymatique, conduisant à la réduction de la taille des particules alimentaires et la simplification des molécules qui les constituent. Les aliments sont alors le plus souvent transformés en molécules simples, monosaccharides et disaccharides pour les glucides, acides aminés, dipeptides et tripeptides pour les protéines, acides gras, monoglycérides et cholestérol pour les lipides. Elles sont absorbées par le tube digestif.

Chez les Mammifères comme le Rat, l'absorption est réalisée par l'intestin grêle.

Figure 2. Muqueuse de duodénum de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La paroi de l'intestin grêle, et plus généralement de tous les organes du tube digestif des Vertébrés, est formée de quatre tuniques concentriques. La lumière est bordée par une muqueuse, constituée de tissu épithélial et de tissu conjonctif fibreux appelé chorium. Elle repose sur une sous-muqueuse conjonctive, entourée d'une musculature comportant des fibres musculaires lisses circulaires et longitudinales. L'ensemble est enveloppé dans une séreuse comprenant du tissu conjonctif fibreux et un épithélium.

La muqueuse de l'intestin forme des replis, évaginations en doigts de gant appelées villosités, et invaginations, dites cryptes de Lieberkühn. Au contact de la lumière, elles présentent un épithélium simple et prismatique. Il est soutenu par le tissu conjonctif fibreux lâche du chorium dans lequel courent des vaisseaux sanguins capillaires et des vaisseaux lymphatiques capillaires, les chylifères. L'épithélium comporte plusieurs types cellulaires parmi lesquels figurent les entérocytes et les mucocytes. Les entérocytes sont les plus nombreux et les principaux responsables de l'absorption.

Leur membrane apicale est différenciée en bordure en brosse formée de microvillosités, évaginations soutenues par des faisceaux de microfilaments d'actine.

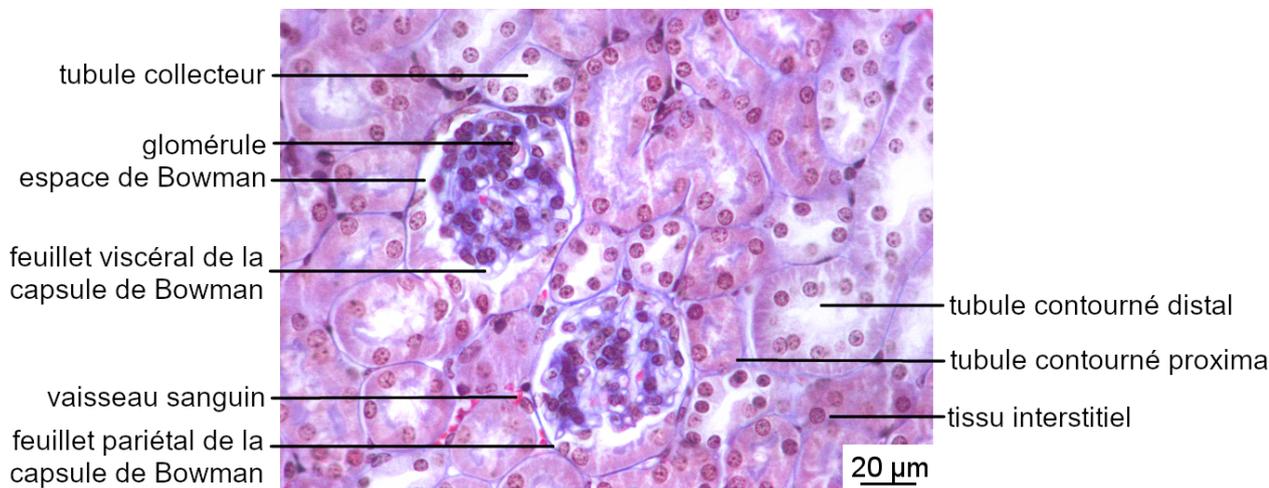
Les molécules issues de la digestion contenues dans la lumière de l'intestin grêle sont absorbées par les entérocytes puis transférées dans les vaisseaux sanguins capillaires ou les chylifères. L'absorption des oses est réalisée par diffusion simple ou par symport avec des ions sodium constituant un transport actif secondaire. Celle des acides aminés implique des symports avec des ions sodium, correspondant également à des transports actifs secondaires. Les transporteurs actifs, primaires comme secondaires, consomment de l'énergie et autorisent des échanges contre les gradients de concentration. Dans le cas des disaccharides et des peptides, le transfert est couplé à l'activité d'une enzyme, disaccharidase ou peptidase. L'absorption des acides gras libres, du cholestérol et des triglycérides est réalisé par pinocytose, et celle des acides gras et monoglycérides incorporés dans des micelles par diffusion simple. Les entérocytes effectuent fréquemment des traitements enzymatiques des molécules absorbées. Les oses sont convertis en glucose, les acides aminés non essentiels en d'autres acides aminés et les lipides sont combinés en complexes lipoprotéiques appelés chylomicrons. Les oses et acides aminés sont déversés dans le sang alors que les chylomicrons gagnent la lymphe.

L'échangeur est représenté par l'épithélium, l'endothélium des vaisseaux et le matériel extracellulaire les séparant. Son épaisseur est relativement faible, le caractère prismatique de l'épithélium lié à la forte activité métabolique des entérocytes contribuant à l'augmenter par rapport à celle de l'épithélium respiratoire. Sa surface est en revanche élevée, en raison des villosités de la muqueuse et des microvillosités des entérocytes.

Les déchets du métabolisme, en particulier azotés, sont éliminés en solution aqueuse, sous forme d'urine.

Chez les Mammifères comme la Souris, la production de l'urine est réalisée par les reins, organes excréteurs.

Figure 3. Cortex de rein de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les reins des Mammifères, et plus généralement des Vertébrés, sont formés d'unités structurales et fonctionnelles appelées néphrons. Un néphron comporte une sphère creuse à double paroi, la capsule de Bowman, et un tubule urinaire comportant plusieurs régions. La capsule de Bowman est délimitée extérieurement par un épithélium simple et pavimenteux, le feuillet pariétal, et intérieurement par un épithélium simple formé de podocytes, le feuillet viscéral. Les podocytes sont des cellules possédant des expansions ramifiées, pieds et pédicelles, reliées par des diaphragmes. Les feuillet pariétal et viscéral ménagent entre eux un espace dit de Bowman. Le cœur de la capsule de Bowman est occupé par un bouquet de vaisseaux sanguins capillaires fenêtrés, dont l'endothélium est percé de pores présentant également des diaphragmes. Les podocytes entourent les vaisseaux capillaires et leurs expansions sont au contact de leur paroi, dont elles ne sont séparées que par une membrane basale.

L'urine primitive est produite par ultrafiltration du sang circulant dans les vaisseaux sanguins capillaires. Le moteur de la filtration est la différence de pression régnant dans les vaisseaux sanguins capillaires et dans l'espace de Bowman. Le sang traverse une barrière de filtration constituée des diaphragmes reliant les pédicelles des podocytes, de la membrane basale et des diaphragmes des pores de l'endothélium. La barrière de filtration retient les cellules et les molécules les plus volumineuses, mais l'eau et les substances dissoutes, minérales comme organiques, la traversent depuis le compartiment sanguin vers l'espace de Bowman. Le liquide produit est l'urine primitive.

L'échangeur est ici représenté par la barrière de filtration, très fine en raison de la fenestration de l'endothélium vasculaire.

Dans le tubule urinaire, la composition de l'urine primitive est modifiée. Des réabsorptions et des sécrétions interviennent, échanges entre l'urine de la lumière et le sang des vaisseaux. L'échangeur est alors représenté par l'épithélium simple et cubique du tubule urinaire, muni d'une bordure en brosse dans sa partie proximale et non dans sa partie distale, l'endothélium des vaisseaux sanguins capillaires de l'interstitium rénal et le matériel extracellulaire les séparant.

Finalement, les échangeurs respiratoire, digestif et excréteur, impliqués dans les échanges de matière, gaz, eau et substances dissoutes, présentent des caractères communs comme une faible épaisseur et une surface importante, mais des différences dans le détail.

Qu'en est-il des échangeurs de chaleur ?

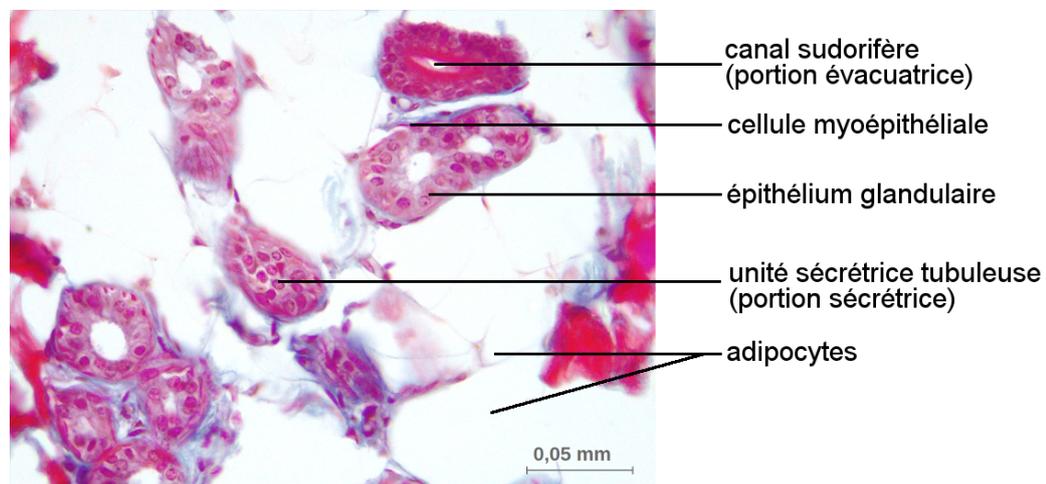
Des surfaces spécialisées dans les échanges de chaleur

Le corps des organismes animaux est délimité par une enveloppe externe, le tégument. Localisé à l'interface avec le milieu, il constitue une surface privilégiée pour les échanges de chaleur entre l'animal et le milieu.

Les échanges de chaleur interviennent entre deux milieux de températures différentes. Ils sont réalisés selon le gradient thermique, du milieu dont la température est la plus élevée vers le milieu dont la température la plus faible. Les principaux mécanismes impliqués dans les échanges de chaleur tégumentaires sont la convection, impliquant un déplacement de fluide, et la conduction impliquant un contact mais sans transport de matière.

Parmi les animaux, les Mammifères et les Oiseaux maintiennent leur température corporelle à une valeur stable. Ils sont homéothermes. En quoi le tégument et les échanges de chaleur contribuent-ils à l'homéothermie ?

Figure 4. Glande sudoripare humaine en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le tégument des Mammifères est formé d'un épiderme, épithélium pluristratifié et pavimenteux, surmonté d'une couche cornée. Il repose sur un derme de nature conjonctive dans lequel de nombreux vaisseaux sanguins sont présents. Les échanges de chaleur sont réalisés entre le milieu extérieur et le sang des vaisseaux à travers l'épiderme et le derme superficiel. Une augmentation du débit sanguin dans les vaisseaux cutanés favorise les échanges de chaleur alors que sa diminution les entrave.

Par ailleurs, l'épiderme est localement différencié en glandes exocrines invaginées. Deux types de glandes sont distingués selon la nature de leurs sécrétions : les glandes sudoripares productrices de sueur et les glandes sébacées élaborant le sébum. Glandes tubuleuses contournées, les glandes sudoripares possèdent un canal sudorifère débouchant à la surface du tégument. La sueur, composée principalement d'eau mais également d'acide lactique, d'urée et de substances minérales, est déversée à la surface du tégument où elle s'évapore. L'eau passe de l'état liquide à l'état gazeux par un processus de vaporisation. Endothermique, il entraîne une perte locale de chaleur et une diminution de la température tégumentaire.

Ainsi des différenciations locales, notamment glandulaires, permettent la spécialisation des surfaces corporelles dans certains types d'échanges.

En quoi les surfaces d'échange sont-elles adaptées à leurs fonctions ?

Les surfaces d'échange, des structures adaptées à leurs fonctions

Les échanges de matière entre l'organisme et le milieu relèvent de deux catégories. Les échanges passifs sont effectués selon les gradients de pression partielle ou de concentration, molaire ou osmotique, voire électrique, sans dépense d'énergie. Les échanges actifs sont réalisés contre les gradients de concentration et/ou électrique avec dépense d'énergie. Parmi les échanges passifs figurent la diffusion simple, transfert direct à travers les structures cellulaires, et la diffusion facilitée faisant intervenir des transporteurs et en conséquence saturable. Les échanges actifs impliquent de manière générale des transporteurs. Les échanges de chaleur sont pour leur part passifs et réalisés selon le gradient thermique.

La première loi de Fick décrit la diffusion d'une substance entre deux compartiments. Son expression est

$$J_x = D_x \times \Delta C_x \times S / E$$

avec

- J_x , flux de diffusion de la substance en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$;
- D_x , coefficient de diffusion en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$;
- ΔC_x , différence de concentration entre milieu extérieur et milieu intérieur en $\text{mol} \cdot \text{m}^{-3}$;
- S , aire de la surface d'échange en m^2 ;
- E , épaisseur de la surface d'échange en m.

Dans le cas de gaz, son expression devient :

$$J_x = K_x \times \Delta P_x \times S / E$$

avec

- J_x , flux de diffusion du gaz en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$;
- K_x , constante de diffusion du gaz en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$;

- ΔP_x , différence de pression partielle entre milieu extérieur et milieu intérieur en Pa.

Les flux sont proportionnels à la surface de l'échangeur et inversement proportionnels à son épaisseur. Lorsque les échanges sont passifs, ils sont aussi proportionnels au gradient de la substance échangée.

Dans ces perspectives, quelles sont les adaptations des échangeurs ?

Des surfaces permettant une augmentation des échanges

Les surfaces d'échange entre l'animal et son milieu comportent toutes un épithélium de revêtement. Un tel tissu est formé de cellules jointives, reliées entre elles par des jonctions intercellulaires généralement étanches. En conséquence, les échanges sont réalisés à travers les cellules épithéliales qui peuvent les contrôler.

Les échangeurs des gaz respiratoires sont de manière générale caractérisés par une importante surface, développée dans un volume réduit. Ainsi les branchies des Téléostéens sont formées de lames branchiales nombreuses insérées sur les arcs branchiaux, portant de part et d'autre de multiples lamelles branchiales. De même les poumons des Mammifères comportent des voies aériennes très ramifiées, tubuleuses, dont le diamètre décroît progressivement, et dont l'extrémité débouche sur les alvéoles très nombreuses. La surface élevée des échangeurs est liée à la formation de multiples évaginations ou invaginations, replis cloisonnant le milieu extérieur.

Les échangeurs de substances d'origine alimentaire sont également caractérisés par une surface élevée dans un volume réduit. Chez les grands Mammifères au contact de la lumière, la sous-muqueuse intestinale forme des replis appelés valvules conniventes, supportant les villosités de la muqueuse. Les entérocytes possèdent pour leur part des microvillosités. Des replis aux échelles de l'organe, du tissu et de la cellule sont à l'origine de la surface élevée. De la même manière les tubes digestifs des Euarthropodes et des Eumollusques présentent de vastes échangeurs, en particulier en raison de la formation de multiples diverticules.

La surface des échangeurs dépend par ailleurs du nombre de structures qui les constituent. Ainsi, les glomérules des reins des Vertébrés sont formés de nombreux vaisseaux sanguins capillaires organisés en pelotons et sont eux-mêmes très nombreux. Dans l'espèce humaine, un glomérule est constitué de 25 mm de vaisseaux sanguins capillaires et un rein comporte un million de glomérules. De même le tégument est irrigué par un réseau capillaire très dense.

Quel que soit le type d'échange entre l'animal et le milieu, plus la surface de l'échangeur est élevée, plus le flux est important. L'augmentation de la surface de l'échangeur est liée à la formation de replis à différentes échelles ainsi qu'à la multiplication des structures impliquées dans les échanges. Cette augmentation concerne la face de l'échangeur au contact du milieu extérieur. Dans les organes excréteurs, les cellules épithéliales possèdent fréquemment des replis membranaires basaux, associés à des mitochondries. Ils contribuent à augmenter la surface de l'épithélium du côté du milieu intérieur.

Par ailleurs, les échangeurs sont très généralement constitués d'épithéliums simples, dont l'épaisseur est faible.

Dans les organes respiratoires, les épithéliums sont de type pavimenteux chez les Vertébrés. En conséquence, en milieu aérien la barrière alvéolo-capillaire traversée par les gaz respiratoires a une épaisseur de l'ordre du micromètre, et en milieu aquatique celle de l'échangeur branchial est d'environ 5 μm . Dans les organes excréteurs, de même l'épaisseur de la barrière de filtration est réduite.

Les épithéliums simples cubiques et prismatiques présents dans les échangeurs apparaissent comme un compromis entre une faible épaisseur globale de l'échangeur et le métabolisme élevé des épithéliocytes réalisant des échanges actifs ou facilités.

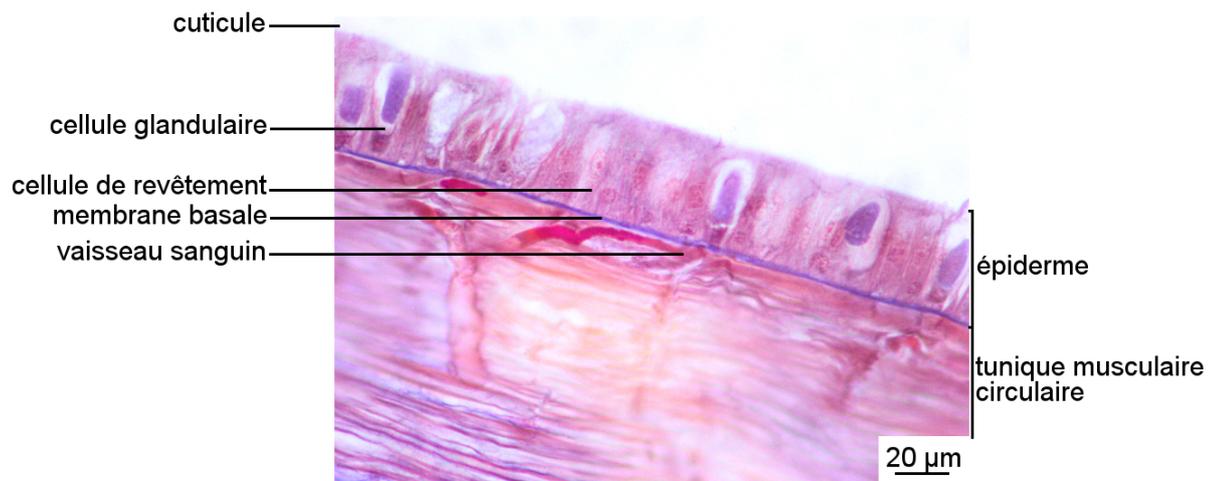
De même qu'une surface élevée favorise les échanges, une faible épaisseur les facilite, la distance à franchir par les substances étant réduite.

Des dispositifs permettant une augmentation des gradients

Les gradients de pressions partielles, de concentrations, électriques ou thermiques, sont les moteurs des échanges passifs. Les échanges réalisés conduisent à une réduction locale des gradients. Par exemple le passage du dioxygène du milieu extérieur au milieu intérieur tend à égaliser les pressions partielles de ce gaz de part et d'autre de l'échangeur.

Comment les gradients et en conséquence les échanges sont-ils maintenus ?

Figure 5. Tégument de Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le Lombric est une Annélide menant une vie fouisseuse. Dépourvu d'appareil respiratoire, le Lombric réalise ses échanges de gaz respiratoires à travers son tégument. Il est formé d'un épithélium simple prismatique, l'épiderme, surmonté d'une fine cuticule. Son épaisseur est de l'ordre de 40 µm, en relation avec sa fonction de revêtement corporel. De nombreux vaisseaux sanguins capillaires ramifiés sont présents sous la membrane basale de sorte que la distance de diffusion des gaz respiratoires est limitée à l'épaisseur de l'épithélium.

À l'instar du tégument du Lombric, les surfaces d'échange des animaux sont très généralement associées à l'appareil circulatoire. Des vaisseaux sanguins capillaires, des vaisseaux lymphatiques ou des espaces hémolymphatiques sont présents dans le tissu conjonctif sous-épithélial. Ils assurent la circulation du sang, de la lymphe ou de l'hémolymphe au niveau des échangeurs. Elle permet un renouvellement du milieu intérieur et un maintien des pressions partielles, des concentrations ou des potentiels dans le milieu intérieur sur la face interne de la surface d'échange. Ainsi, le dioxygène absorbé est pris en charge par le liquide circulant et évacué vers la profondeur de l'organisme par le liquide circulant alors que le dioxyde de carbone drainé de la profondeur est amené à l'échangeur. De même la chaleur des tissus profonds de l'organisme est transmise au tégument grâce à la circulation du milieu intérieur. Elle est alors transmise au milieu extérieur en contact avec la surface de l'organisme. Le liquide circulant refroidi retourne ensuite dans les tissus profonds, remplacé par du liquide provenant des tissus profonds et de température plus élevée.

La convection du milieu intérieur, renouvelant le liquide circulant au niveau de l'échangeur, contribue au maintien des gradients, moteurs des échanges.

Parallèlement, le milieu extérieur est renouvelé au contact de l'échangeur. Dans le cas des appareils respiratoires, la ventilation assure ce renouvellement. En milieu aquatique, elle se traduit par un courant d'eau unidirectionnel dû au fonctionnement de pompes, buccale et operculaire, chez les Téléostéens, aux battements d'expansions corporelles comme les scaphognathites des Euarthropodes ou encore aux battements de cils comme chez les Eumollusques. En milieu aérien, elle est à l'origine de mouvements d'air généralement bidirectionnels dus à des mouvements musculaires. De la même manière, le milieu

extérieur est renouvelé au contact du tégument par conduction, le fluide réchauffé est remplacé par un fluide de température plus faible.

Ainsi la convection du milieu extérieur, renouvelant le fluide extérieur au niveau de l'échangeur, contribue également au maintien des gradients.

Le contenu de la lumière du tube digestif ou des tubules urinaires est lui aussi renouvelé. Cependant au niveau de ces échangeurs, les gradients de électrochimiques sont établis par des transporteurs actifs tels que la pompe Na^+/K^+ ATPase. Les épithéliocytes contiennent de nombreuses mitochondries qui produisent l'ATP nécessaire au fonctionnement des transporteurs. En conséquence les dimensions des cellules sont relativement importantes.

Une vaste surface de faible épaisseur est fragile d'un point de vue mécanique. Elle constitue aussi une structure favorable à la pénétration de corps étrangers.

Des structures assurant la protection des surfaces d'échange

Les surfaces d'échange sont de manière générale internalisées, c'est-à-dire séparées de l'enveloppe corporelle externe par les tissus profonds de l'organisme. Elles forment des cavités corporelles en continuité avec le milieu extérieur. Elles se trouvent ainsi protégées par les tissus profonds de l'organisme et les caractéristiques du milieu extérieur présent de leur lumière sont partiellement contrôlées. Chez les Mammifères, l'air pénétrant dans les alvéoles pulmonaires est par exemple réchauffé jusqu'à atteindre la température corporelle et saturé en vapeur d'eau.

Chez les Malacostracés, les branchies sont insérées sur les parois corporelles latérales et les appendices locomoteurs. De chaque côté du corps, une expansion latérale de la carapace, le branchiostégite, forme un toit et un volet latéral les protégeant, tout en délimitant une cavité branchiale. Il s'agit également d'une internalisation, qualifiée de secondaire.

Les épithéliums des surfaces d'échange comportent fréquemment des cellules sécrétrices, dispersées parmi les cellules de revêtement. Chez les Mammifères, ce sont par exemple les pneumocytes II des alvéoles pulmonaires et les cellules à mucus des villosités intestinales. Les pneumocytes II produisent le surfactant protégeant les alvéoles de l'affaissement, les cellules à mucus libèrent un liquide visqueux protégeant l'épithélium de l'activité des enzymes digestives présentes dans la lumière de l'intestin. Des cellules spécialisées dans la sécrétion d'enzymes antibactériennes comme le lysozyme sont fréquentes dans les surfaces d'échange de nombreux groupes animaux. Ce sont par exemple les cellules de Paneth de l'intestin des Vertébrés.

Les surfaces d'échange sont également étroitement associées au système immunitaire, par l'intermédiaire d'un tissu lymphoïde spécifique, le tissu lymphoïde associé aux muqueuses (MALT).

Finalement, quels que soient la nature des échanges et le groupe animal considéré, les surfaces d'échange entre l'animal et son milieu impliquent des processus semblables et des adaptations comparables.

Les échanges entre l'animal et le milieu extérieur sont parfois néfastes, notamment lorsqu'ils sont spontanés. Ils engendrent alors des excès ou des déficits de substances. Comment l'organisme gère-t-il ces transferts spontanés ?

Les surfaces d'échange intégrées à la physiologie

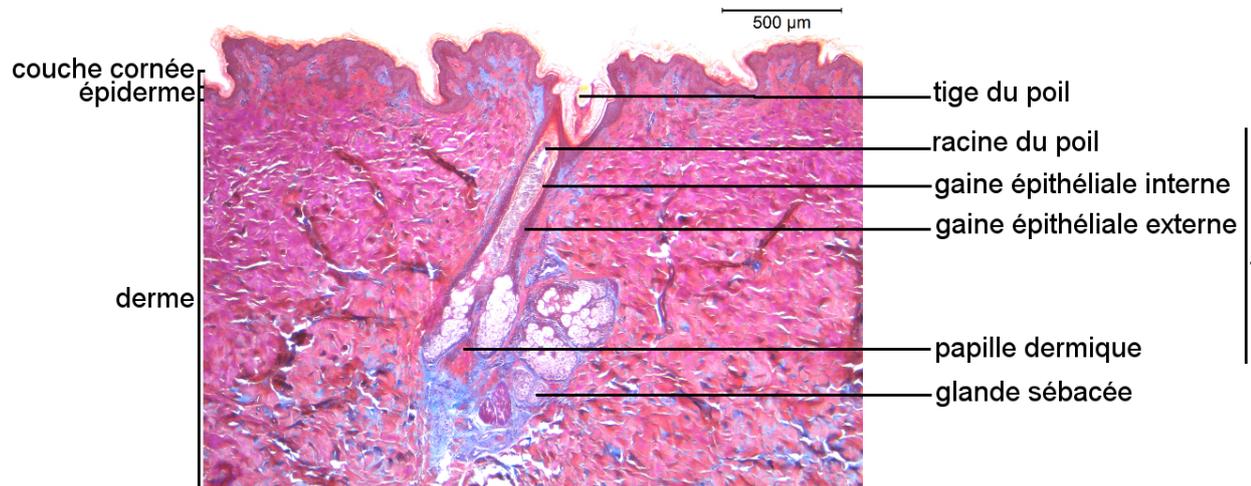
Une gestion spatiale des transferts de matière

Les surfaces d'échange des organismes animaux avec le milieu extérieur sont localisées dans des organes généralement spécialisés comme les organes respiratoires pour les échanges gazeux

respiratoires, les organes digestifs pour les échanges de substances d'origine alimentaire et les organes excréteurs pour les échanges de déchets.

D'autres surfaces corporelles sont peu impliquées dans les échanges de matière entre l'animal et le milieu extérieur. Ce sont principalement les téguments.

Figure 6. Tégument humain en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



À la différence des surfaces spécialisées dans les échanges, le tégument est un revêtement corporel épais. Chez les Vertébrés il est constitué d'un épithélium pluristratifié, l'épiderme, surmontant un derme conjonctif. Il est parfois recouvert d'une couche cornée et de phanères constituant un pelage chez les Mammifères et un plumage chez les Oiseaux. Chez les Euarthropodes, il est formé d'un épithélium simple et cubique, l'épiderme, recouvert d'une épaisse cuticule. En relation avec leur épaisseur, quelle que soit son origine, les téguments sont peu favorables aux échanges de matière, la distance à traverser étant élevée. Par ailleurs, la couche cornée des Vertébrés est composée de kératine, une protéine hydrophobe, et les poils des Mammifères comme les plumes des Oiseaux sont enduits d'une substance hydrophobe, le sébum. De même la cuticule des Euarthropodes contient des sclérotines, protéines imperméabilisantes, voire des cires hydrophobes. Par sa composition chimique, le tégument est souvent imperméable à l'eau, ce qui permet une limitation des pertes ou des gains.

Par ailleurs, la présence d'un pelage ou d'un plumage permet la rétention d'une couche de fluide extérieur isolante située entre l'épiderme et le milieu extérieur, limitant les échanges de chaleur. Le tissu adipeux associé au tégument joue un rôle similaire. Une coloration claire du tégument réfléchissant les rayonnements réduit également les transferts de chaleur par radiation.

Finalement, l'organisme animal possède des surfaces corporelles spécialisées dans les échanges et d'autres les limitant. Les premières sont caractérisées par une surface importante et une faible épaisseur alors que les secondes sont peu étendues et épaisses. Les fonctionnements de ces surfaces sont coordonnés et sont à la base de l'homéostasie, maintien des paramètres du milieu intérieur à une valeur stable. Ainsi l'équilibre hydrique est-il maintenu en milieu aérien par une limitation des pertes d'eau tégumentaires, urinaires et respiratoires et une absorption d'eau alimentaire. Inversement, en eau douce il dépend de la limitation des gains d'eau tégumentaires, alimentaires et respiratoires associée à une importante évacuation urinaire.

La gestion des échanges de matière et d'énergie est coordonnée entre les différents organes d'échange des organismes, du point de vue spatial.

Il existe cependant des animaux comme les Porifères, dont les surfaces corporelles ne sont pas spécialisées en termes d'échanges de matière. La plupart d'entre eux sont réalisés par chaque cellule individuellement.

Une gestion temporelle des transferts de matière

Au repos, l'organisme consomme une quantité stable de dioxygène par unité de temps. En activité la quantité de dioxygène consommé peut considérablement augmenter. La sollicitation de la surface d'échange des gaz respiratoires est alors plus importante. Chez les Mammifères au repos le prélèvement de dioxygène et le rejet de dioxyde de carbone dans le milieu sont effectués par une partie seulement de la surface d'échange pulmonaire. Lors d'efforts physiques intenses, la quasi-totalité de cette surface est mobilisée ce qui permet de répondre à une demande en dioxygène beaucoup plus importante. Il en va de même chez les animaux connaissant des périodes de vie ralentie, hivernale ou estivale, voire en conditions de sécheresse.

De manière similaire, la prise alimentaire des animaux est un phénomène discontinu et irrégulier dépendant de la disponibilité des ressources alimentaires dans le milieu. En conséquence l'absorption des molécules d'origine est également discontinue. La longueur importante du tube digestif des Mammifères par rapport à leur taille permet une exploitation progressive des aliments et une régularisation des apports dans le temps.

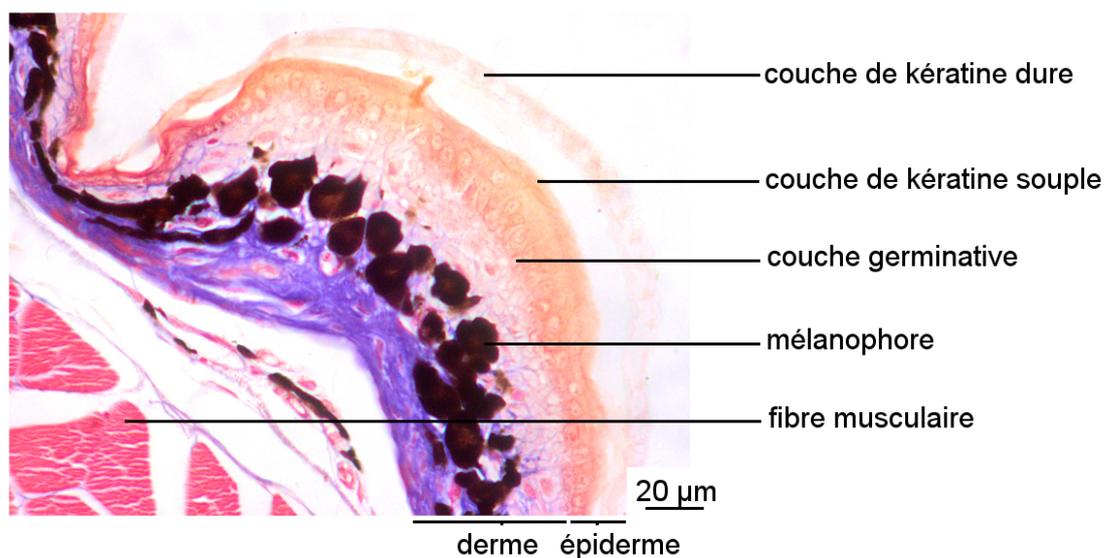
Finalement, l'intensité des échanges réalisés par les animaux avec leur milieu varie au cours du temps, à des échelles diverses. Elle peut varier à l'échelle d'une journée selon l'activité de l'organisme, d'une semaine voire davantage avec la prise alimentaire, ou d'une année avec le rythme des saisons.

À l'échelle de l'organisme, outre les variations spatiales des échanges liées aux caractéristiques des surfaces corporelles, il existe des variations échanges de matière dans le temps.

Une adaptation aux caractéristiques du milieu et au mode de vie

Les milieux dans lesquels vivent les animaux sont variés en termes de facteurs abiotiques, notamment de climat, de géographie, de nature des sols. Les espèces présentent des adaptations aux caractéristiques de leur milieu de vie, en particulier du point de vue des surfaces d'échange de matière et d'énergie.

Figure 7. Tégument de Léopard en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La quantité de vapeur d'eau dans l'air d'un milieu sec, tel que le désert, est faible. Les animaux y vivant étant composés d'une importante quantité d'eau liquide, elle tend à s'évaporer au niveau de toutes les surfaces corporelles. Concernant la surface tégumentaire, les Squamates comme les Léopards

possèdent un revêtement imperméable en raison de la présence d'une épaisse couche de kératine, protéine hydrophobe, formant des écailles. Les pertes d'eau tégumentaires sont ainsi réduites, de même que les risques de dessiccation. Concernant les échangeurs respiratoires, les Mammifères déserticoles sont capables de réchauffer l'air inspiré et de l'enrichir en vapeur d'eau de sorte que l'évaporation d'eau est limitée au niveau de la barrière alvéolo-capillaire. Inversement, ils refroidissent l'air expiré et l'assèchent, récupérant une part importante de l'eau perdue lors du réchauffement.

Par ailleurs, le groupe des Plathelminthes inclut des animaux menant une vie libre comme les Planaires, et d'autres menant une vie parasitaire comme les Ténias. Les premiers possèdent un appareil digestif comportant une surface d'échange absorbante alors que les seconds en sont dépourvus. Les Ténias se nourrissent des substances dissoutes présentes dans la lumière du tube digestif de leur hôte, dans laquelle ils vivent. Ils pratiquent une prise alimentaire de type osmotrophe. La surface d'échange des substances d'origine alimentaire est alors le tégument.

Ainsi les surfaces d'échange varient également en fonction des contraintes imposées par le milieu et/ou le mode de vie. Ces contraintes expliquent par exemple les réductions ou les augmentations des surfaces des échangeurs au sein d'un même groupe.

Conclusion

Les surfaces d'échange diffèrent par leur épaisseur (épithélium simple ou pluristratifié), la forme et l'équipement des cellules qui les constituent (pavimenteuse, cubique ou prismatique, comportant des transporteurs actifs ou passifs, des mitochondries, de la kératine) ainsi que leur localisation (externe ou internalisée). Ces variations sont en relation avec la nature et les propriétés des substances échangées (taille, charge, solubilités dans l'eau et les lipides) déterminant les types de transport (diffusion passive ou facilitée, transport actif, transfert par vésicule). L'organisation des échangeurs contribue à favoriser les échanges avec une surface élevée et une faible épaisseur par exemple ou à les limiter notamment avec des couches imperméables à l'eau.

Mais ces surfaces ne représentent qu'une partie de l'organisme qui est un système intégré : comment le reste de cet organisme interagit-il avec les surfaces d'échange ?

Bibliographie et sitographie

Livres

Walter Gehring et Rüdiger Wehner. *Biologie et physiologie animales, bases moléculaires, cellulaires, anatomiques et fonctionnelles : orientations comparée et évolutive*. 23^{ème} édition. De Boeck Université. 1999. 844 p.. [2-7445-0009-7]

Raymond Gilles, Michel Anctil, Fernand Baguet, Mireille Charmantier, Guy Charmantier, Raymond Gilles Jr., André Péqueux, Jean-Christophe Plumier, et Philippe Sébert. *Physiologie animale*. 2^{ème} édition. De Boeck Supérieur. 2007. 675 p.. [978-2-8041-4893-5]

Lauralee Sherwood, Hillar Klandorf, et Paul H. Yancey. *Physiologie animale*. De Boeck Supérieur. 2016. 816 p.. [978-2-8073-0286-0]

Yves Turquier. *L'organisme dans son milieu tome 2, l'organisme en équilibre avec son milieu*. Doin. 1994. 334 p.. [2-7040-0695-4]

Sites internet

Pierre Dejours et Alexis Moyses. *Respiration*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopedia Universalis. 2018 [date de consultation : 27 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/respiration/> .

René Lafont. *Thermorégulation, biologie. In Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopedia Universalis. 2018 [date de consultation : 27 mars 2018]. Disponible sur : <http://universalis-edu.com/encyclopedie/thermoregulation-biologie/> .

Pierre-Antoine Saint-André. *Poissons. In Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopedia Universalis. 2018 [date de consultation : 27 mars 2018]. Disponible sur : <http://universalis-edu.com/encyclopedie/poissons/> .

La filtration dans la physiologie des animaux

Chloe Chappel <chloe.chappel@etu.univ-st-etienne.fr>
Julien Heurtier <julien.heurtier@etu.univ-st-etienne.fr>
Lola De Freitas <lola.defreitas@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

La filtration est un processus de séparation permettant d'isoler les constituants d'un mélange hétérogène, formé d'une phase liquide et d'une phase solide. Elle est réalisée à travers un dispositif poreux appelé filtre. Le liquide traversant le filtre porte le nom de filtrat alors que les particules retenues constituent le rétentat.

La physiologie est le domaine de la biologie s'intéressant au fonctionnement normal des êtres vivants, de leurs organes et leurs tissus, par opposition à la pathologie. Par extension, ce terme désigne également le fonctionnement des êtres vivants lui-même.

Parmi les êtres vivants, les animaux sont des organismes pluricellulaires fréquemment mobiles, leurs cellules étant dépourvues de paroi. Ils prélèvent dans leur milieu de vie la matière et l'énergie nécessaires à leur fonctionnement, sous forme de particules organiques. Elles leur fournissent carbone et électrons, ainsi que de l'énergie chimique. Ils sont en conséquences hétérotrophes pour le carbone, organotrophes et chimiotrophes. La voie métabolique essentielle par laquelle ils traitent la matière organique et en extraient l'énergie chimique est la respiration cellulaire, dégradation oxydative. Dans la respiration cellulaire animale, l'accepteur final des électrons est le dioxygène. Les animaux le prélèvent également dans leur environnement, ils pratiquent l'aérobiose.

Les fonctions de nutrition assurent l'apport des particules organiques, du dioxygène et l'élimination des déchets produits par le métabolisme. Elles correspondent aux fonctions d'alimentation, d'échanges gazeux respiratoires et d'excrétion.

Dans un contexte physiologique, quels rôles joue la filtration ?

Quelle est la nature des filtres biologiques ?

Quels sont les mécanismes provoquant le déplacement du liquide à travers le filtre ?

La filtration : rétention de particules alimentaires en suspension dans l'eau du milieu

La fonction d'alimentation des animaux présente une relative diversité. Elle concerne en particulier la prise alimentaire, étape initiale de l'alimentation, consistant en le prélèvement de la nourriture et le cas échéant son ingestion.

Deux grandes catégories de prises alimentaires sont distinguées :

- l'osmotrophie, correspondant à l'absorption de matière organique dissoute, pratiquée par des animaux parasites par exemple ;

- la phagotrophie, correspondant à l'ingestion de matière organique particulaire.

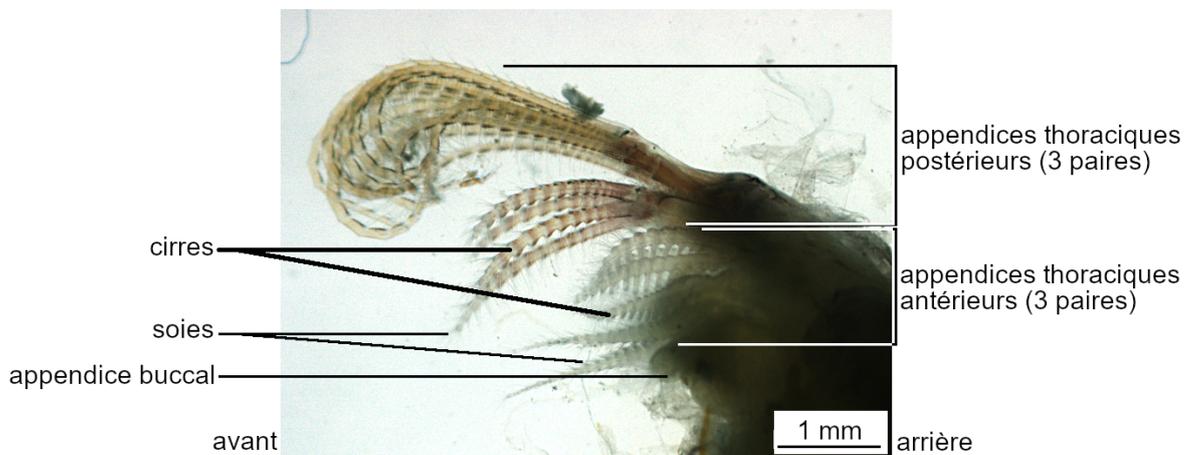
Parmi les animaux pratiquant la phagotrophie, certains ingèrent des particules alimentaires de dimensions importantes par rapport à leur taille alors que d'autres ingèrent des particules alimentaires de dimensions faibles par rapport à leur taille. Les premiers sont qualifiés de macrophages, ce sont par exemple le Crabe vert parmi les Euarthropodes, la Néréis parmi les Annélides et l'espèce humaine parmi les Mammifères. Les seconds sont qualifiés de microphages, ce sont par exemple les Balanes parmi les Euarthropodes, le Lombric parmi les Annélides et les Baleines à fanons parmi les Mammifères.

L'une des formes de microphagie, présente uniquement en milieu aquatique, consiste en la rétention et l'ingestion des particules alimentaires en suspension dans le milieu. Elle porte le nom de suspensivorie. Comment est-elle réalisée ?

La microphagie par filtration : un filtre traversé par l'eau

Les Balanes sont des Euarthropodes du groupe des Cirripèdes. Animaux marins, elles vivent fixées sur divers supports comme les coquilles d'Eumollusques, par exemple des Moules, les rochers en eau peu profonde, les quais des ports ou encore les coques de navires non traitées. À l'instar des autres Euarthropodes, le corps des Balanes est recouvert d'une cuticule articulée. Elle constitue une enveloppe rigide et conique, la muraille, surmontée d'un opercule mobile. Dans la zone intertidale, l'animal s'y rétracte à marée basse.

Figure 1. Morphologie d'une Balane extraite de sa muraille en vue latérale



Le corps des Balanes est divisé en deux régions, la tête portant la bouche associée à des appendices buccaux et le thorax constitué de cinq ou six segments portant chacun une paire d'appendices. Les appendices thoraciques sont biramés. Les rames, longues, fines et articulées, sont appelées cirres.

Figure 2. Morphologie des cirres postérieurs de Balane

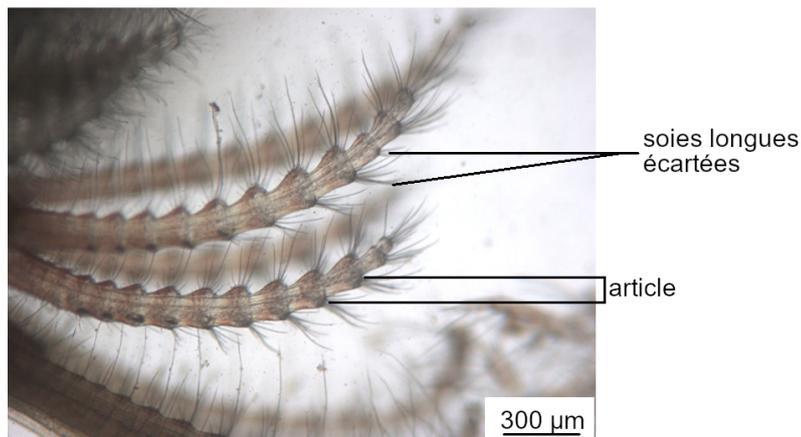


Figure 3. Morphologie des cirres antérieurs de Balane



Deux types de cirres sont distingués selon leur localisation, leur longueur et les caractéristiques des soies qu'ils portent :

- les appendices postérieurs, au nombre de trois paires, possèdent des cirres longs, portant des soies longues et peu denses ;
- les appendices antérieurs, au nombre de trois ou deux paires, possèdent des cirres courts, portant des soies courtes et très serrées.

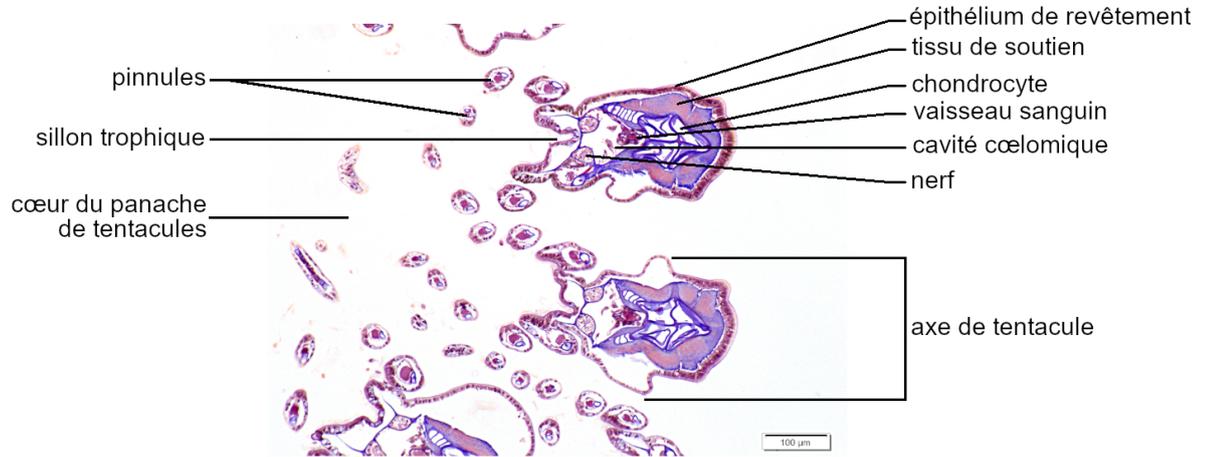
En période d'immersion, l'opercule est ouvert et les cirres sont déployés. Un courant d'eau traverse la muraille, et en conséquence les cirres des appendices thoraciques antérieurs. Les soies serrées constituent un tamis à fines mailles retenant les particules dont la taille est supérieure à 1 μm, apportées par le courant d'eau. Les cirres des appendices thoraciques postérieurs sont quant à eux mobiles dans l'eau. Les soies espacées forment un filtre à larges mailles mais de surface importante, qui de même piège les particules en suspension. Les particules retenues par les soies, dont la taille est de l'ordre du dixième de millimètre, sont amenées aux appendices buccaux et à la bouche par l'enroulement des cirres en direction de l'opercule. Elles sont ensuite traitées par le tube digestif

Les Balanes, se nourrissant de particules en suspension dans l'eau qu'elles filtrent, pratiquent une microphagie par filtration.

Le dispositif de filtration des Balanes est constitué de soies entrecroisées. Qu'en est-il dans les autres groupes ?

La Sabelle est une Annélide polychète. Vivant en milieu marin dans un environnement sableux, elle est sédentaire et occupe un tube qu'elle produit, ouvert à la surface du substrat.

Figure 4. Tentacule de Sabelle en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



En période d'immersion, elle déploie les nombreux tentacules portés par son extrémité antérieure et entourant sa bouche. Ils forment une couronne en forme d'entonnoir. Chaque tentacule est constitué d'un axe portant deux rangées d'expansions latérales, les pinnules. Axes et pinnules comportent des structures de soutien, des nerfs, des vaisseaux sanguins ainsi que des diverticules coelomiques, responsables du déploiement lorsque la pression du liquide coelomique augmente. Les épithéliums des axes et des pinnules comportent des cellules ciliées et des cellules muqueuses.

Les pinnules sont creusées d'un sillon peu profond sur leur face interne, il correspond à leur région frontale. Elles portent trois types de cils distincts par leur localisation et leur longueur :

- les cils frontaux, ou internes, courts ;
- les cils latéraux, longs ;
- les cils abfrontaux, ou externes, courts.

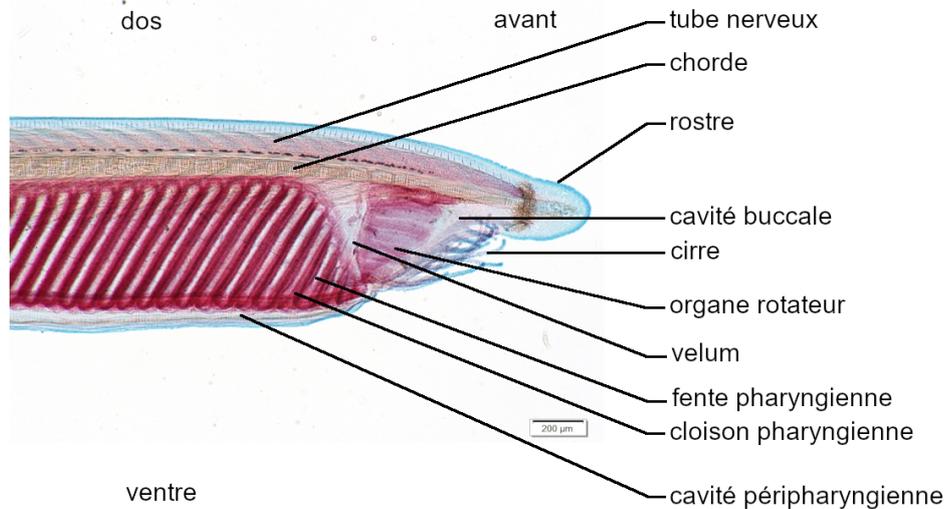
La couronne de tentacules est parcourue par un courant d'eau orienté de l'extérieur vers l'intérieur et de bas en haut. Il emporte avec lui des particules en suspension. Les pinnules et leur ciliature latérale constituent un tamis retenant les particules en suspension. Lorsqu'une particule entre en contact avec les cils latéraux, elle est déviée par leurs mouvements vers le sillon. Elle est alors acheminée vers l'axe du tentacule par les battements des cils frontaux. Elle gagne ensuite le sillon trophique profond creusant la face interne de l'axe du tentacule. Au niveau du sillon trophique, les particules sont triées selon leur taille : les plus petites gagnent le fond du sillon et sont amenées à la bouche alors que les plus volumineuses sont rejetées.

Finalement, les particules apportées par le courant général traversant la couronne de tentacules sont entraînées par des microcourants locaux dus aux battements de la ciliature. De même que les Balanes, la Sabelle est un animal pratiquant la microphagie par filtration mais le filtre est constitué de tentacules et de pinnules ciliés.

Parmi les filtres employés dans la suspensivorie figurent également des dispositifs relevant du tube digestif.

L'Amphioxus est un animal marin appartenant au groupe des Céphalocordés. De forme aplatie et dépourvu d'appendice locomoteur, il vit légèrement enfoui dans le sable.

Figure 5. Région antérieure de l'Amphioxus en montage *in toto* (Collection de l'ENS de Lyon)



La région antérieure de l'Amphioxus porte la bouche en position ventrale, ouverte en permanence. Elle est entourée de vingt à trente expansions, appelées cirres, portant des papilles sensorielles. La cavité buccale comporte un organe rotateur et débouche dans le pharynx, un diaphragme percé d'un orifice, appelé velum, matérialisant leur limite. Le pharynx est volumineux et sa paroi est percée de fentes obliques. Une cavité péripharyngienne l'entoure.

Un courant d'eau pénètre par la bouche dans la cavité buccale avant de gagner la lumière du pharynx. Il apporte des particules en suspension. Les cirres contribuent à la collecte et au tri des particules alimentaires. L'organe rotateur, constitué de sillons ramifiés dont les cellules sont ciliées, est également impliqué dans la récupération de particules alimentaires, leur enrobage dans un mucus et leur transfert vers le pharynx. Depuis la lumière du pharynx, l'eau emprunte les fentes pharyngiennes et gagne la cavité péripharyngienne avant d'être évacuée à l'extérieur par un atriopore.

La paroi pharyngienne est recouverte d'un mucus produit par la gouttière pharyngienne ventrale appelée endostyle. Composé de mucopolysaccharides et de mucoprotéines, protéines glycosylées, il constitue un fin film à travers lequel l'eau circule mais retenant les particules alimentaires, avec des mailles mesurant en moyenne 700 nm x 350 nm.

Les particules ingérées, engluées dans le mucus sont acheminées vers la gouttière dorsale portant de petits tentacules, le raphé. Leur déplacement est dû aux battements des cils des cloisons pharyngiennes. Elles y sont moulées en un boudin acheminé vers l'intestin.

Dans le cas de l'Amphioxus, et plus généralement des Céphalochordés et des Urochordés, le filtre est constitué de la paroi pharyngienne recouverte d'un film muqueux.

Les Baleines à fanons se nourrissent, selon les espèces, principalement de krill et de Copépodes, organismes planctoniques de taille relativement importante, ou de poissons comme les Sardines ou les Harengs. La prise alimentaire implique un filtre localisé au niveau de la bouche et constitué des fanons.

Figure 6. Fanon de Baleine en vue postérieure (Collection de l'ENS de Lyon)

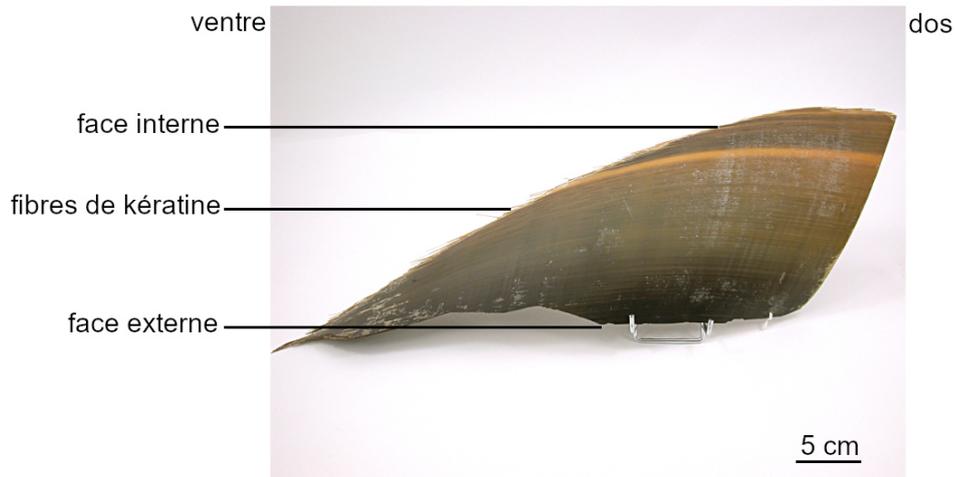
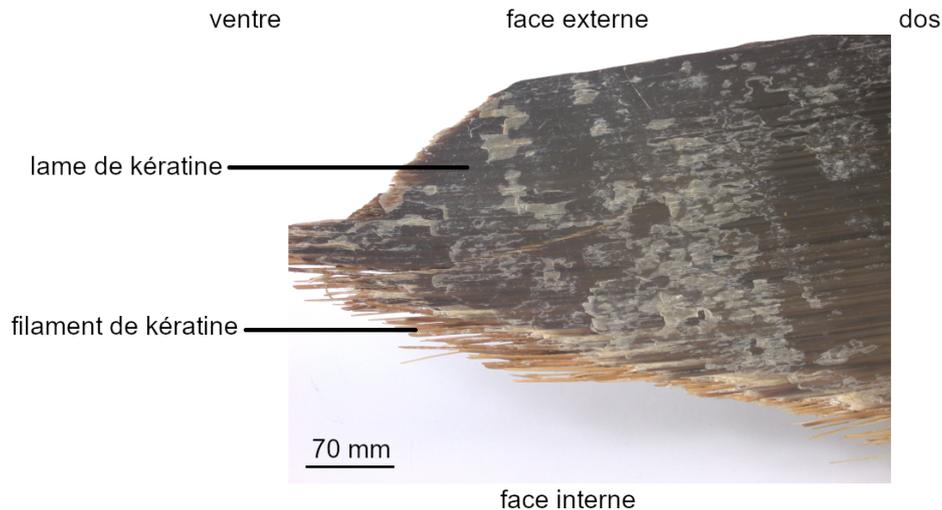


Figure 7. Fanon de Baleine en vue antérieure (Collection de l'ENS de Lyon)



Les fanons sont des lames rigides résultant du développement de replis du palais. Composés de kératine, ils ont une forme de triangle rectangle et sont insérés sur le palais par leur petit côté, en deux rangées latérales. Leur bord externe est lisse alors que leur bord interne est effrangé. Au nombre de plusieurs milliers de chaque côté, ils voient leurs filaments ventraux s'enchevêtrer et former un filtre dont les mailles permettent de filtrer l'eau tout en retenant les organismes dont les Baleines à fanons se nourrissent.

L'eau pénétrant dans la cavité buccale est filtrée à travers les fanons responsables de la rétention d'une grande quantité d'organismes planctoniques ou de poissons. Les particules alimentaires retenues sont ensuite ingérées.

Finalement, les filtres employés par les animaux dans le cadre de la prise alimentaire microphage sont de natures et d'origines diverses. Il peut s'agir d'appendices portant des soies, de tentacules portant des cils, d'un pharynx cilié et percé de fentes ou encore de différenciations du palais. Très généralement, la surface des filtres est importante, augmentant leur capacité de rétention, et des dispositifs évitant leur colmatage sont présents, consistant en l'évacuation des particules au fur et à mesure de leur capture ou en l'inversion des courants d'eau délogeant les particules responsables de l'obturation.

Dans tous les cas le filtre est traversé par un courant d'eau et retient les particules alimentaires.

Quelle est l'origine du courant d'eau ?

La microphagie par filtration : un courant d'eau à travers un filtre

Figure 8. Voir la vidéo "Mouvements des appendices de la Balane"



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/30_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/30_video_01.webm]

Immergées, les Balanes sont animées de mouvements corporels consistant en une extension du thorax hors de la muraille, par l'orifice de l'opercule, et un déploiement des cirres des appendices thoraciques postérieurs. Ils provoquent une dépression dans la muraille, à l'origine d'une entrée d'eau. Elle circule de l'avant vers l'arrière et traverse les cirres des appendices thoraciques antérieurs. Le thorax se rétracte ensuite dans la muraille alors que les cirres des appendices postérieurs s'enroulent. L'eau est expulsée de la muraille.

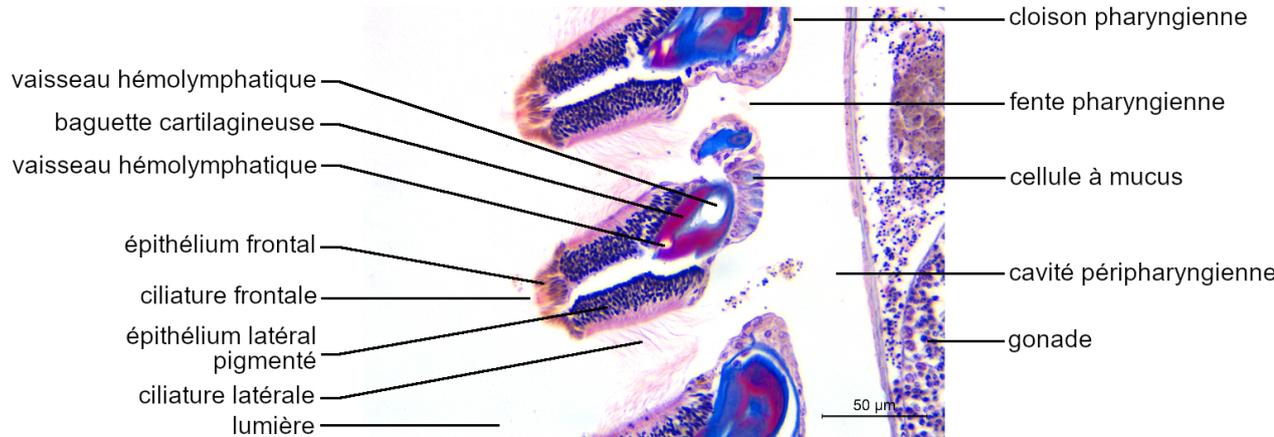
Le courant d'eau apportant les particules en suspension est, dans le cas des Balanes, généré par des mouvements du thorax et des appendices thoraciques postérieurs. D'origine musculaire, il contribue à augmenter le débit de l'eau apportant les particules en suspension au niveau du filtre. Les cirres des appendices thoraciques antérieurs constituent un filtre passif dans la mesure où ils sont immobiles, alors que ceux des appendices thoraciques postérieurs forment un filtre actif, en mouvement.

En relation avec leur mode de prise alimentaire, les Balanes ne peuvent se nourrir qu'en conditions d'immersion. Dans la zone de balancement des marées, leur prise alimentaire est discontinuée dans le temps.

Le courant d'eau permettant la prise alimentaire des Baleines à fanons est également d'origine musculaire. L'ouverture de la bouche et l'abaissement de la langue génèrent une dépression dans la cavité buccale, à l'origine de l'entrée d'un important volume d'eau dans laquelle les particules alimentaires en suspension sont présentes. La fermeture de la bouche combinée au soulèvement de la langue provoque une augmentation de la pression dans la cavité buccale et en conséquence la sortie de l'eau à travers le filtre formé par les fanons. Les muscles sont impliqués dans l'ouverture et la fermeture de la bouche ainsi que dans les mouvements de la langue. Ils permettent la mise en mouvement de l'eau ayant pour conséquence une augmentation de son débit à travers le filtre.

Dans le cas de l'Amphioxus et de la Sabelle, le courant d'eau a une origine différente.

Figure 9. Paroi pharyngienne d'Amphioxus en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La cavité buccale de l'Amphioxus est recouverte d'un épithélium cilié. De même les cloisons pharyngiennes portent une ciliature latérale bien développée. Les battements des cils provoquent une mise en mouvement de l'eau chargée en particules alimentaires. Un courant d'eau est ainsi généré, entrant par la bouche dans la cavité buccale, puis dans la lumière du pharynx et traversant le filtre pharyngien vers la cavité épipharyngienne.

De même, le courant d'eau traversant la couronne de tentacules de la Sabelle de l'extérieur vers l'intérieur et de bas en haut résulte des battements des cils portés par les tentacules.

De nombreux autres groupes génèrent un courant d'eau grâce à des battements de cils ou de flagelles, par exemple les Porifères et les Eumollusques bivalves.

Ainsi, les structures de filtration diffèrent selon les groupes d'animaux filtreurs de même que les dispositifs mettant en mouvement l'eau amenant les particules en suspension. En revanche, la circulation de l'eau est très généralement unidirectionnelle.

Dans le cas d'animaux vivant fixés comme la Cione du groupe des Urochordés, ou enfouis comme la Scrobiculaire du groupe des Eumollusques bivalves, la position des orifices inhalant et exhalant à des hauteurs différentes favorisent la mise en place du flux d'eau.

La filtration comme mode de prise alimentaire implique donc un flux d'eau à travers un filtre, le rétentat étant conservé et ingéré, et l'eau évacuée. La surface importante du filtre de même que le débit élevé concourent à l'efficacité de la filtration qui dépend par ailleurs du temps de filtration ainsi que de la concentration et de la taille des particules en suspension.

La filtration est un processus qui permet également de produire un liquide de composition différente du liquide originel.

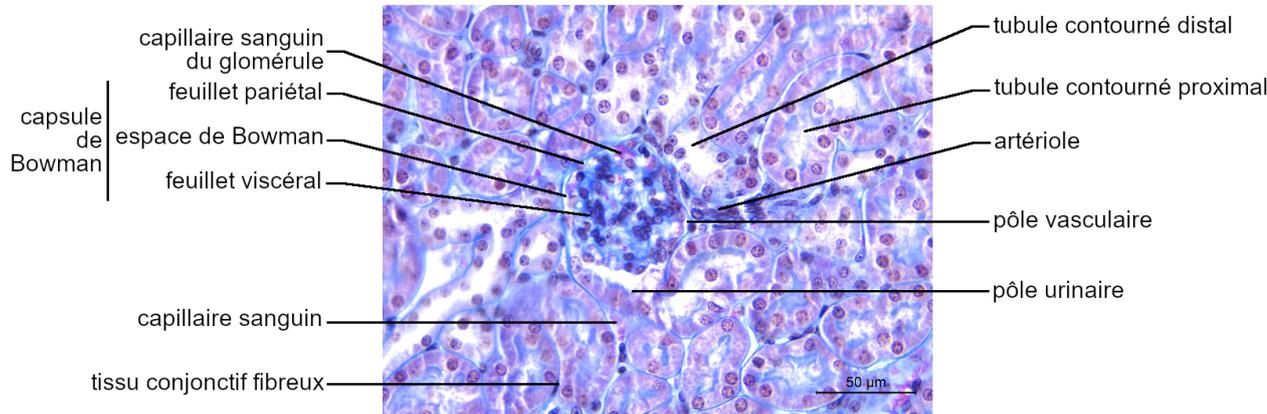
La filtration : production d'un liquide à partir du liquide circulant

La formation de l'urine : une barrière de filtration traversée par un liquide extracellulaire

Le métabolisme des animaux produit des déchets, substances non utilisables voire toxiques. Leur élimination est réalisée par la fonction d'excrétion.

Les organes excréteurs des Mammifères, et plus généralement des Vertébrés, sont représentés par les reins. Ils produisent l'urine, solution aqueuse contenant certains déchets du métabolisme, notamment azotés, évacuée dans le milieu. Comment est-elle produite ?

Figure 10. Cortex de rein de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les reins sont constitués d'unités structurales et fonctionnelles appelées néphrons. Un néphron est formé d'une sphère à double enveloppe, la capsule de Bowman, et d'un tubule urinaire. La capsule de Bowman est délimitée extérieurement par un épithélium simple et pavimenteux, le feuillet pariétal, et intérieurement par un épithélium formé de cellules présentant un corps cellulaire et des expansions, les podocytes. Les podocytes constituent le feuillet viscéral. Feuillet pariétal et feuillet viscéral ménagent entre eux un espace dit de Bowman. La capsule de Bowman enserre un bouquet de vaisseaux sanguins capillaires, le glomérule. L'ensemble constitue le corpuscule de Malpighi.

La paroi des vaisseaux sanguins capillaires du glomérule est formée d'un endothélium, épithélium simple et pavimenteux, percé de pores obturés par de fins diaphragmes. Ils sont qualifiés de fénêtrés. L'endothélium repose sur une membrane basale. Les extrémités des expansions des podocytes sont situées au contact de la membrane basale du feuillet viscéral, confondue avec celle de l'endothélium. Elles sont également reliées par de fins diaphragmes. Finalement dans le corpuscule de Malpighi, le sang des vaisseaux sanguins capillaires et le contenu de l'espace de Bowman sont séparés par les diaphragmes de l'endothélium et du feuillet viscéral ainsi que la membrane basale. L'ensemble constitue une barrière de filtration.

Le sang est amené au rein par une artère rénale, se ramifiant dans l'organe. Les artérioles auxquelles elle donne naissance sont à l'origine des vaisseaux sanguins capillaires des glomérules. Elles portent le nom d'artérioles afférentes.

Au niveau du corpuscule de Malpighi, les forces en présence déterminent les pressions suivantes :

- la pression hydrostatique du sang dans les vaisseaux sanguins capillaires, tendant à faire sortir le liquide des vaisseaux ;
- la pression osmotique du sang dans les vaisseaux sanguins capillaires, tendant à retenir le liquide dans les vaisseaux ;
- la pression hydrostatique du liquide contenu dans l'espace de Bowman, s'opposant à l'entrée de liquide dans l'espace de Bowman.

La pression résultante correspond à la différence entre pression du sang dans les vaisseaux sanguins capillaires et les pressions osmotique du sang et hydrostatique du liquide contenu dans l'espace de Bowman. Appelée pression de filtration, elle a une valeur de l'ordre de 1,3 kPa dans l'espèce humaine. Elle provoque la sortie du liquide des vaisseaux sanguins capillaires vers l'espace de Bowman, à travers

la barrière de filtration. Les mailles de la barrière de filtration ayant un diamètre de 8 nm environ et la membrane basale étant chargée négativement, seule l'eau et les substances dissoutes de petite taille passent dans l'espace de Bowman. C'est par exemple le cas de l'urée, déchet azoté du métabolisme. Les cellules sanguines, les protéines volumineuses ou chargées négativement sont retenues dans les vaisseaux sanguins capillaires. Le liquide formé est l'urine primitive. Le sang des vaisseaux sanguins capillaires est drainé par les artérioles efférentes tandis que l'urine est prise en charge par le tubule urinaire. Sa composition est alors modifiée par le jeu de réabsorptions et de sécrétions sélectives, qui la transforment en urine définitive.

Ainsi dans le corpuscule de Malpighi, le sang est épuré par un processus de filtration. En raison de la taille des mailles de la barrière de filtration et du moteur de la filtration, il est qualifié d'ultrafiltration sous pression.

D'autres types d'organes excréteurs existent chez les animaux.

Les Plathelminthes possèdent des protonéphridies constituées de cellules appelées cyrtocytes, localisées à l'extrémité de tubules urinaires, et dispersées dans le mésenchyme. Les cyrtocytes sont formés d'un corps cellulaire et d'un prolongement portant un faisceau de flagelles, en continuité avec le tubule urinaire. En conséquence les cyrtocytes portent également le nom de cellules flamme. Le battement des flagelles dans le tubule urinaire met en circulation le liquide qu'il contient. Une dépression est générée à l'extrémité du tubule, et sous l'effet de la pression hydrostatique régnant dans le compartiment interstitiel, le liquide interstitiel est filtré à travers la paroi du prolongement du cyrtocyte et du tubule urinaire. Il donne naissance à l'urine primitive.

Les Annélides adultes possèdent pour leur part des métanéphridies, tubules ouverts par un pavillon cilié appelé néphrostome sur les cavités coelomiques. Le liquide sanguin est filtré à travers la paroi du vaisseau sanguin dans lequel il circule et la paroi de la cavité coelomique associée, en raison de la différence des pressions régnant dans les deux compartiments. Le liquide ainsi produit est mélangé au liquide coelomique. Il passe dans les métanéphridies du fait des battements des cils du néphrostome qui génèrent un courant de liquide. L'urine primitive est ainsi formée.

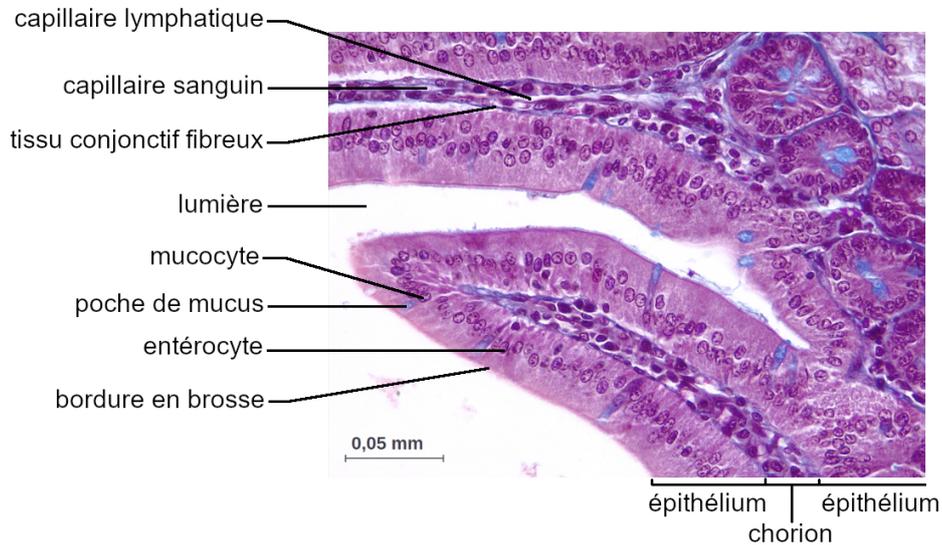
Dans tous les cas, l'urine primitive est transformée en urine définitive par des réabsorptions et sécrétions sélectives.

Finalement, la fonction excrétrice consiste en l'épuration du milieu intérieur. Bien que les organes excréteurs ont des structures différentes, ils réalisent généralement l'épuration par un processus de filtration sous pression conduisant à la formation d'un liquide contenant les déchets et évacué hors de l'organisme, l'urine.

Les différences de pressions de part et d'autre d'une paroi délimitant deux compartiments liquidiens existent dans tous les organes chez les Vertébrés. Elles concernent les compartiments sanguin et interstitiel.

La formation du liquide interstitiel : une paroi vasculaire traversée par le sang

Figure 11. Intestin grêle de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Dans l'intestin grêle des Vertébrés, l'épithélium est soutenu par un tissu conjonctif lâche appelé chorion. Il est imprégné de liquide interstitiel, extracellulaire et intratissulaire. Il est également parcouru de vaisseaux sanguins capillaires et de vaisseaux lymphatiques capillaires.

Tableau 1. Compositions du liquide interstitiel et du sang humains

	liquide interstitiel	sang
cellules	leucocytes	érythrocytes : 4.10^6 à $5,7.10^6 .mm^{-3}$; leucocytes 4.10^3 à $10.10^3 .mm^{-3}$
Na^+	135 mmol.l^{-1}	138 à 142 mmol.l^{-1}
K^+	5 mmol.l^{-1}	$3,5$ à $4,5 \text{ mmol.l}^{-1}$
Ca^{2+}	$2,5 \text{ mmol.l}^{-1}$	$2,25$ à $2,6 \text{ mmol.l}^{-1}$
Mg^{2+}	1 mmol.l^{-1}	$0,74$ à 1 mmol.l^{-1}
Cl^-	120 mmol.l^{-1}	100 à 110 mmol.l^{-1}
$H_2PO_4^-$	$1,5 \text{ mmol.l}^{-1}$	$0,8$ à $1,35 \text{ mmol.l}^{-1}$
HCO_3^-	27 mmol.l^{-1}	25 à 28 mmol.l^{-1}
protéines	$0,5$ à 20 g.l^{-1}	$70-80 \text{ g.l}^{-1}$

Liquide présent dans les espaces intercellulaires, le liquide interstitiel a une composition voisine de celle du sang dont il n'est séparé que par la paroi des vaisseaux sanguins. Cependant, il ne contient ni érythrocyte ni lipoprotéine et les protéines y sont bien moins concentrées que dans le sang. Quelle est son origine ?

Les pressions en présence dans le dispositif constitué du liquide interstitiel, du sang et des vaisseaux sanguins capillaires sont :

- la pression hydrostatique du sang dans les vaisseaux sanguins capillaires, tendant à faire sortir le liquide des vaisseaux notée PHc ;

- la pression osmotique du sang dans les vaisseaux sanguins capillaires, tendant à retenir le liquide dans les vaisseaux notée PO_c ;
- la pression hydrostatique du liquide interstitiel s'opposant à l'entrée de liquide dans le milieu interstitiel, notée PH_i ;
- la pression osmotique du liquide interstitiel favorisant l'entrée de liquide dans le milieu interstitiel, notée PO_i .

La résultante, appelée pression nette de filtration est donnée par la formule $(PH_c - PH_i) - (PO_c - PO_i)$. Dans l'espèce humaine, elle a une valeur de 1,5 kPa environ à l'extrémité artérielle des vaisseaux sanguins capillaires et de -1,2 kPa environ à leur extrémité veineuse, en raison d'une diminution de la pression hydrostatique du sang le long des vaisseaux sanguins capillaires.

La paroi des vaisseaux sanguins capillaires constitue un filtre traversé par le liquide sanguin qui donne naissance au liquide interstitiel à l'extrémité artérielle des vaisseaux sanguins capillaires. L'eau, la plupart des électrolytes et des substances organiques dissoutes traversent le filtre alors que les cellules et les protéines sont retenues. Le liquide interstitiel est donc produit par un processus de filtration sous pression.

Une partie du liquide interstitiel regagne le sang à l'extrémité veineuse des vaisseaux sanguins capillaires par un processus semblable, appelé réabsorption. La partie restante est drainée par les vaisseaux lymphatiques capillaires.

Les échanges de liquide et de substances dissoutes ainsi décrits permettent le renouvellement en masse du liquide interstitiel, qui joue un rôle central dans les apports de nutriments et de dioxygène aux cellules qu'il baigne, et le drainage des déchets du métabolisme, dioxyde de carbone et déchets azotés notamment.

Ainsi la filtration se produit également entre les compartiments liquidiens de l'organisme, assurant le renouvellement du liquide interstitiel en particulier. Le liquide issu de la filtration n'est pas dans ce cas rejeté hors de l'organisme.

Conclusion

La filtration est donc un processus impliqué dans différentes fonctions des animaux et à différents niveaux d'organisation.

Dans le cadre de la fonction d'alimentation, la filtration permet l'obtention de particules nutritives en suspension dans l'eau. Le filtre, de nature variable selon le groupe animal considéré, est traversé par un courant d'eau et retient les particules qui sont ensuite ingérées. De manière générale le filtre présente une surface importante et le courant d'eau est généré par l'animal, de sorte que le débit est élevé. La filtration concerne l'échelle de l'organisme, le milieu extérieur et permet de produire un rétentat utile.

Dans le cadre de la fonction d'excrétion, la filtration est à l'origine de la production d'un liquide chargé de déchets à partir d'un liquide extracellulaire, circulant ou non, dans lequel les déchets sont initialement dissous. De manière générale, la filtration est due à un gradient de pression existant entre les liquides localisés de part et d'autre du filtre. Elle concerne alors l'échelle de l'organe, les milieux intérieur et extérieur et permet de produire un liquide évacué.

Dans le cadre de la fonction de circulation, la filtration est à l'origine de la production d'un liquide intermédiaire entre le liquide circulant endigué et les cellules profondes. Comme précédemment, la filtration résulte de l'existence d'un gradient de pression entre les liquides localisés de part et d'autre du filtre. Elle concerne alors l'échelle de l'organe, les différents compartiments du milieu intérieur et permet de produire un liquide extracellulaire interstitiel.

La filtration, selon qu'elle met en œuvre une consommation d'énergie ou non, est qualifiée d'active ou de passive. Les mouvements musculaires ou ciliaires générant les courants d'eau, ou déplaçant appendices et tentacules, consomment de l'énergie et déterminent une filtration active impliquée dans

la prise alimentaire. La filtration sous pression réalisée à travers la paroi des vaisseaux sanguins dans le corpuscule de Malpighi, au niveau des cavités coelomiques ou dans les tissus, est en revanche un processus passif, si la dépense énergétique liée à la propulsion du liquide circulant à l'origine de la pression hydrostatique régnant dans les vaisseaux n'est pas prise en compte.

Les liquides produits par la filtration sous pression contiennent très généralement des molécules utiles à l'organisme, comme l'eau et diverses substances dissoutes. Elles font l'objet de réabsorptions. Inversement d'autres molécules y sont déversées ultérieurement. Ces processus permettent de contrôler la composition du liquide produit, non plus en termes de taille et de charge mais de nature chimique.

Bibliographie et sitographie

Livres

Bruno Anselme, Jacques Méreaux, Jean-Claude Baehr, Joël Chaffard, Philippe Valet, Daniel Richard, et Eric Périlleux. *Physiologie des animaux tome 1, physiologie cellulaire et fonctions de nutrition*. Nathan Université. 1997. 352 p. . *Fac sciences*. [2-09-190725-1]

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale*. Dunod. 2015. 212 p. . *Sciences sup*. [978-2-10-071233-5]

Sites internet

Marie-Claude Bomsel. *Baleine à fanons*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 25 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/baleine-a-fanons/> .

Sandrine Heusser. *Les balanes*. In *Codex virtualis [en ligne]*. Sandrine Heusser. 2013 [date de consultation : 13 mars 2018]. Disponible sur : <http://codexvirtualis.fr/codex/cabinet-de-curiosites-virtuel/des-animaux-meconnus/les-balanes> .

Dominique Kaiserlian-Nicolas, Jean-Pierre Revillard, Joseph Alouf, et Michel Fougereau. *Immunité*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 25 mars 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/immunité-biologie/> .

Yves François. *Céphalocordés*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 02 avril 2018]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/cephalocordes/> .

Balanomorpha. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. [date de consultation : 27 mars 2018]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Balanomorpha> .

Chylifère. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. [date de consultation : 28 mars 2018]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Chylifère> .