

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 © 2019 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

Citation	viii
La métamérie des animaux	1
Introduction	1
La métamérie : une segmentation corporelle le long de l'axe antéropostérieur	2
La métamérie : une organisation corporelle modifiée par la tagmatisation et la régression	7
La métamérie : un fonctionnement segmentaire et coordonné de l'organisme	11
Conclusion	13
Les circulations sanguines simple et double chez les Vertébrés	15
Introduction	15
La circulation sanguine simple : une distribution du sang dans un circuit unique	15
La circulation sanguine double : une distribution du sang dans un double circuit	19
De la circulation sanguine simple à la circulation sanguine double : une distribution du sang dans un circuit partiellement dédoublé	24
Conclusion	29
Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes	31
Introduction	31
Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes : des organes des appareils circulatoires	32
Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes : des organes propulsant le liquide circulant	38
Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes : une intégration fonctionnelle dans l'organisme	42
Conclusion	44
La diversité des reins des Vertébrés	47
Introduction	47
Les reins des Vertébrés : des organes divers par leurs formes et leurs irrigations	48
Les reins des Vertébrés : des unités structurales et fonctionnelles, les néphrons, d'organisations variées	51
Les reins des Vertébrés : une diversité fonctionnelle sur un même thème structural	56
Conclusion	59
La diversité structurale et fonctionnelle des épithéliums digestifs	62
Introduction	62
Des épithéliums digestifs responsables de la digestion	63
Des épithéliums digestifs responsables de l'absorption	68
Des épithéliums digestifs responsables de la protection	70
Conclusion	74
Les échanges gazeux respiratoires des Euarthropodes	77
Introduction	77
Les échanges gazeux respiratoires des Euarthropodes en milieu aquatique	79
Les échanges gazeux respiratoires des Euarthropodes en milieu aérien	83
Conclusion	88
La diversité et l'unité des appareils branchiaux des Vertébrés	90
Introduction	90
Les appareils branchiaux des Vertébrés : diversité et unité de la réalisation des échanges gazeux respiratoires	91
Les appareils branchiaux des Vertébrés : diversité et unité des convections des milieux intérieur et extérieur	97
Les appareils branchiaux des Vertébrés : unité et diversité de la contribution à l'équilibre hydroélectrolytique	102
Conclusion	105
Le problème de l'eau et des ions chez les Téléostéens	106
Introduction	106
Les branchies : sites de flux spontanés et de transferts contrôlés d'eau et d'ions	107
Le tractus digestif : site de l'absorption d'eau et d'ions	111
Les reins : sites d'évacuation et de rétention d'eau et d'ions	113

Conclusion	116
Posséder un squelette externe ou interne à partir des exemples des Euarthropodes et des Vertébrés	118
Introduction	118
Posséder un squelette externe ou interne : des structures de soutien et de protection	119
Posséder un squelette externe ou interne : des pièces articulées permettant la mobilité Posséder un squelette externe ou interne : réaliser une croissance discontinue ou continue	127
Conclusion	130
Le vol à partir de l'exemple des Insectes	132
Introduction	132
Le vol des Insectes : des ailes assurant la transmission de forces	133
Le vol des Insectes : une musculature à l'origine des forces	138
Le vol des Insectes : un mode de locomotion intégré	143
Conclusion	146
Vivre fixé à partir de l'exemple des Eumollusques	148
Introduction	148
Vivre fixé : posséder un dispositif de liaison avec le substrat	149
Vivre fixé : une adaptation des fonctions végétatives	155
Vivre fixé : une adaptation de la fonction de reproduction	160
Conclusion	163
Le complexe hypothalamo-hypophysaire des Mammifères et son fonctionnement	165
Introduction	165
L'hypothalamus et l'hypophyse : deux organes agencés en un complexe structural	166
Le complexe hypothalamo-neurohypophysaire	169
Le complexe hypothalamo-adénohypophysaire-organes cibles	172
Conclusion	178

Liste des illustrations

1. Arbre phylogénétique des Métazoaires	1
2. Morphologie du Lombric en vue dorsale	2
3. Anatomie du Lombric en vue dorsale	3
4. Anatomie du Lombric en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	4
5. Anatomie du Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	4
6. Anatomie d'un Annélide en coupe longitudinale	5
7. Anatomie d'un Annélide en coupe transversale	5
8. Anatomie de la larve trochophore (d'après André Beaumont et Pierre Cassier)	6
9. Anatomie de la larve métatrochophore (d'après André Beaumont et Pierre Cassier)	7
10. Morphologie du Criquet en vue latérale	8
11. Anatomie du Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	8
12. Anatomie d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	10
13. Métanéphridie de Lombric	11
14. Locomotion du Lombric	12
1. Anatomie du Gardon en vue ventrale	16
2. Région cardiaque du Gardon en vue ventrale	17
3. Cœur d'alevin de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	18
4. Circulation simple des Téléostéens	19
5. Anatomie de la Souris en vue ventrale	20
6. Région cardiaque de la Souris en vue ventrale	21
7. Cœur de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'Université Jean Monnet)	22
8. Circulation double des Mammifères	23
9. Anatomie de la Grenouille en vue ventrale	24
10. Région cardiaque de la Grenouille en vue ventrale	25
11. Cœur de Grenouille juvénile en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	26
12. Circulation des Lissamphibiens	27
13. Région cardiaque de l'appareil circulatoire de Dipneuste (d'après Karel Liem, Lance Grande, Warren Walker et William Bemis)	28
14. Cœur de Crocodilien (d'après Karel Liem, Lance Grande, Warren Walker et William Bemis)	29
1. Morphologie du cœur de Mouton en vue ventrale	32
2. Anatomie du cœur de Porc en vue ventrale	33
3. Place du cœur dans l'appareil circulatoire des Mammifères	33
4. Anatomie du Criquet en vue dorsale	35
5. Coupe transversale de mésothorax de Criquet (Collection de l'ENS de Lyon)	35
6. Cœur de Criquet en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	36
7. Anatomie du Crabe vert en vue dorsale	37
8. Appareil circulatoire ouvert des Euarthropodes	38
9. Cœur de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'Université Jean Monnet)	39
10. Myocarde de cœur de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	40
11. Cœur de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	41
12. Fonctionnement du cœur des Mammifères	42
13. Fonctionnement du cœur des Insectes (d'après André Beaumont et Pierre Cassier)	44
1. Appareil excréteur de Vairon en vue ventrale	48
2. Appareil excréteur de Grenouille en vue ventrale	49
3. Appareil excréteur de Souris en vue ventrale	50
4. Rein de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	51
5. Rein de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	51
6. Rein de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	52
7. Rein de Poule en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	53
8. Rein de Gardon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	53
9. Rein de Grenouille adulte en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	54
10. Rein de Grenouille adulte en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	54
11. Anatomie du têtard de Grenouille en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	55
12. Rein de têtard de Grenouille en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	55

13. Fonctionnement du néphron fermé à glomérule interne de Mammifère	57
1. Tube digestif de Criquet en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	63
2. Gésier de Criquet en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	64
3. Glande salivaire de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	65
4. Pancréas de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	66
5. Foie de Porc en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	66
6. Estomac de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	67
7. Intestin grêle de Lapin en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	68
8. Hépatopancréas de Crabe vert en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	70
9. Œsophage de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	71
10. Épithélium de l'estomac de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	72
11. Glandes de Brünner du duodénum de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	72
12. Crypte de Lieberkühn d'intestin grêle de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	73
13. Plaques de Peyer de l'intestin de Lapin en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	74
14. Bourgeons du goût de Vairon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	75
15. Crypte de Lieberkühn d'intestin grêle de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	75
1. Diversité des Euarthropodes (de gauche à droite : Criquet duettiste : <i>Chorthippus brunneus</i> , Épeire faciée : <i>Argiope bruennichi</i> , Étrille : <i>Necora puber</i> , Scutigère véloce : <i>Scutigera coleoptrata</i>)	77
2. Arbre phylogénétique des Euarthropodes	78
3. Anatomie du Crabe vert en vue dorsale	79
4. Branchie de Crabe vert en coupe transversale (Collection de l'Université Jean Monnet)	80
5. Branchie d'Écrevisse en coupe longitudinale (Collection de l'Université Jean Monnet)	80
6. Voir la vidéo "Ventilation du Crabe vert"	81
7. Morphologie de la région antérieure du Criquet en vue latérale	83
8. Morphologie de l'abdomen du Criquet en vue latérale	84
9. Anatomie du Criquet en vue dorsale	84
10. Thorax de Grillon (Collection de l'ENS de Lyon)	85
11. Morphologie d'une Araignée en vue dorsale	86
12. Poumon d'Araignée en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	87
13. Poumon d'Araignée en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	87
1. Anatomie de la région antérieure du Vairon en vue ventrale	91
2. Branchies de Truite en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	92
3. Branchies de Roussette en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)	92
4. Anatomie de la région antérieure du têtard de Grenouille en vue ventrale	93
5. Anatomie de la région antérieure de larve de Triton en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)	94
6. Lame branchiale de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	95
7. Lame branchiale de Roussette en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	95
8. Filament branchial de larve de Triton en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de	96
9. Voir la vidéo Ventilation du Vairon	98
10. Voir la vidéo Ventilation du Vairon	98
11. Courant d'eau ventilatoire, région antérieure de Vairon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	99
12. Courant d'eau ventilatoire, branchies de Roussette en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	100
13. Saturation en dioxygène du sang et de l'eau dans une circulation à contre-courant	101
14. Élimination des ions Na^+ et Cl^- par un ionocyte de Téléostéen marin	103
15. Absorption des ions Na^+ et Cl^- par un ionocyte de Téléostéen dulcicole	104
1. Branchies de Vairon en vue ventrale	107
2. Branchie de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	108
3. Branchie de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	109
4. Sécrétions et absorptions d'ions par l'épithélium branchial des Téléostéens en eau douce et en eau de mer	110

5. Œsophage de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	111
6. Absorption d'ions et d'eau par l'épithélium intestinal des Téléostéens en eau de mer	112
7. Anatomie de l'appareil urinaire du Vairon en vue ventrale	113
8. Corpuscule de Malpighi de néphron de rein de Gardon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	114
9. Rein de Gardon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	114
1. Morphologie du Crabe vert en vue dorsale	119
2. Tégument d'Écrevisse en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	120
3. Squelette de Lapin en vue latérale (Collection de l'Université Jean Monnet)	121
4. Os de crâne de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	122
5. Symphyse pubienne de jeune Grenouille en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	123
6. Paroi corporelle et muscle de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon) ...	124
7. Membrane articulaire de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	125
8. Symphyse pubienne de jeune Grenouille en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	126
9. Thorax de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	127
10. Exuvie de Grillon en vue dorsale (Collection de l'Université Jean Monnet)	128
11. Cartilage de conjugaison humain (Collection de l'ENS de Lyon)	129
1. Ailes de Criquet en vue dorsale	133
2. Thorax de Criquet en vue dorsale	134
3. Morphologie de la Mouche en vue latérale	135
4. Aile de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	136
5. Membrane articulaire de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	137
6. Anatomie du thorax de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	138
7. Apodème du thorax de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	139
8. Mécanisme du vol direct des Insectes (d'après Richard C. Brusca et Gary J. Brusca)	140
9. Mécanisme du vol indirect des Insectes (d'après Richard C. Brusca et Gary J. Brusca)	141
10. Anatomie de l'appareil respiratoire du Criquet en vue dorsale	143
11. Muscle dorsoventral de thorax de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	144
12. Sensille d'aile de Criquet en vue dorsale	145
13. Haltère de Mouche en vue latérale	146
1. Moules et Patelles sur l'estran rocheux à marée basse	149
2. Byssus de Moule	150
3. Anatomie de la Moule en vue ventrale	151
4. Glande byssogène de Moule en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	152
5. Huître en vue latérale	153
6. Patelle en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	154
7. Pied de Patelle en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	154
8. Battements ciliaires de la branchie de Moule	155
9. Coquille de Moule en vue externe et face interne	157
10. Anatomie de l'Huître en vue latérale	158
11. Homing de <i>Patella vulgata</i>	159
12. Stratégies sexuelles des Eumollusques fixés	160
13. Larve véligère d'Huître en montage <i>in toto</i> (Collection de l'Université Jean Monnet)	161
14. Cycle de vie des Eumollusques fixés	162
15. Larve glochidium de Moule d'eau douce, montage <i>in toto</i> (Collection de l'Université de Lorraine)	163
1. Encéphale et hypophyse humains en coupe sagittale (Collection de l'Université Jean Monnet)	166
2. Hypophyse de Mammifère en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)	167
3. Neurohypophyse de Mammifère en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)	168
4. Adénohypophyse de Mammifère en coupe transversale (Collection de l'université Jean Monnet)	168
5. Axes hypothalamus-neurohypophyse	171
6. Axe hypothalamus-adénohypophyse-glande corticosurrénale	173
7. Axes hypothalamus-adénohypophyse-gonade	174

8. Axes hypothalamus-adénohypophyse-glandes endocrines	175
9. Axe hypothalamus-adénohypophyse-effecteur à prolactine	177
10. Axe hypothalamus-adénohypophyse-effecteur à mélanostimuline	178

Citation

« La chance ne sourit qu'aux esprits bien préparés. »

Louis Pasteur

La métamérie des animaux

Sullyvan Andrade

<sullyvan.andrade@etu.univ-st-etienne.fr>

Clément Bastin <clement.bastin@etu.univ-st-etienne.fr>

Valentine Bonnel

<valentine.bonnel@etu.univ-st-etienne.fr>

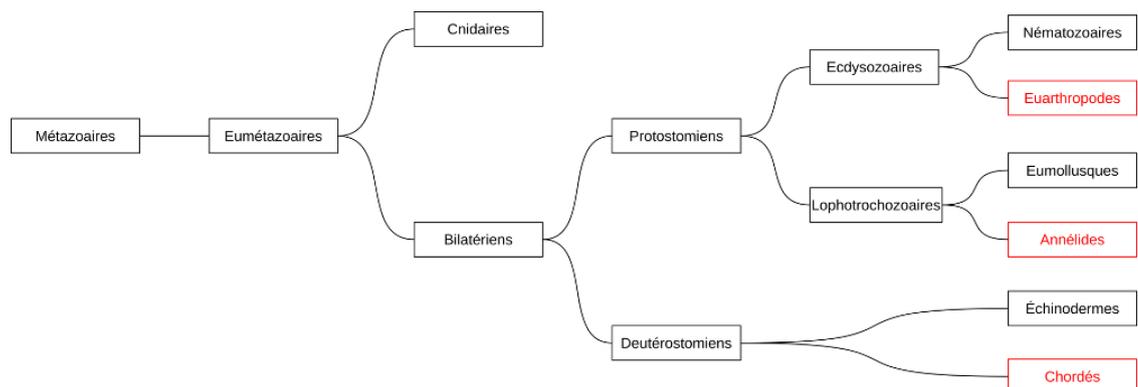
Camille Juge <camille.juge@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Le monde vivant est représenté par de multiples organismes, unicellulaires comme pluricellulaires. Leurs cellules contiennent un noyau dans le cas des Eucaryotes ou n'en contiennent pas dans le cas des Procaryotes.

Parmi les organismes eucaryotes pluricellulaires, eux-mêmes très diversifiés, figurent les Métazoaires, hétérotrophes pour le carbone et généralement mobiles, correspondant aux animaux.

Figure 1. Arbre phylogénétique des Métazoaires



Le groupe des Métazoaires comporte des organismes aussi variés que les Méduses (Cnidaires), les Vers ronds (Nématozoaires), les Criquets (Euarthropodes), les Moules (Eumollusques), les Vers de terre (Annélides), les Oursins (Échinodermes) et les Rats (Chordés). Ils diffèrent par leurs milieux et modes de vie ainsi que par leurs organisations corporelles.

Cependant Euarthropodes, Annélides et Chordés, bien qu'appartenant à des sous-groupes distincts, partagent un caractère morphologique : leur corps est constitué de segments se succédant de l'avant vers l'arrière, le long de l'axe longitudinal.

En première approximation, la métamérie correspond à une telle segmentation corporelle longitudinale.

Quelles sont les caractéristiques de la métamérie ?

Comment est-elle exprimée dans les plans d'organisation des animaux ?

Quelle est sa signification physiologique ?

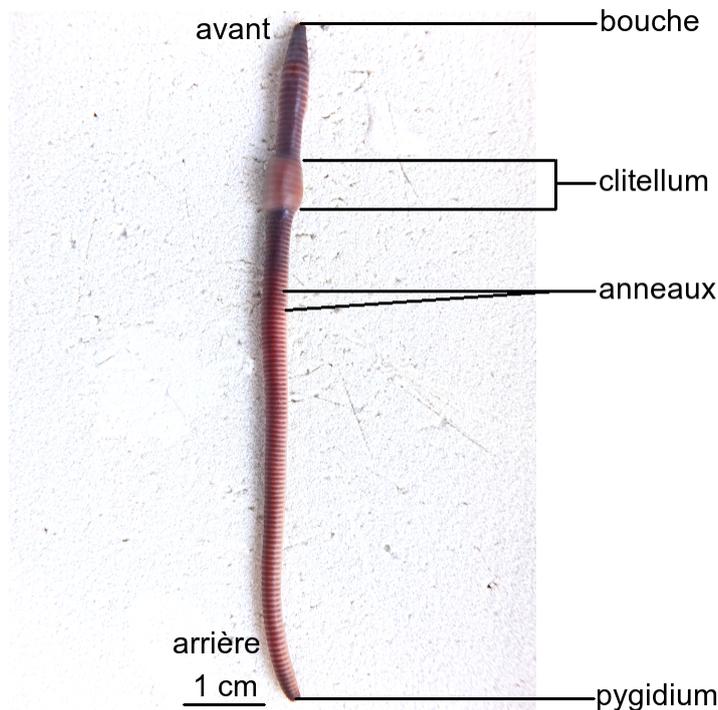
Comment a-t-elle évolué ?

La métamérie : une segmentation corporelle le long de l'axe antéropostérieur

La segmentation corporelle longitudinale peut être décrite chez les Annélides, groupe dans lequel elle est particulièrement marquée, avec l'exemple du *Lombric* également appelé Ver de terre.

La métamérie : des unités corporelles répétées le long de l'axe antéropostérieur, les métamères

Figure 2. Morphologie du *Lombric* en vue dorsale



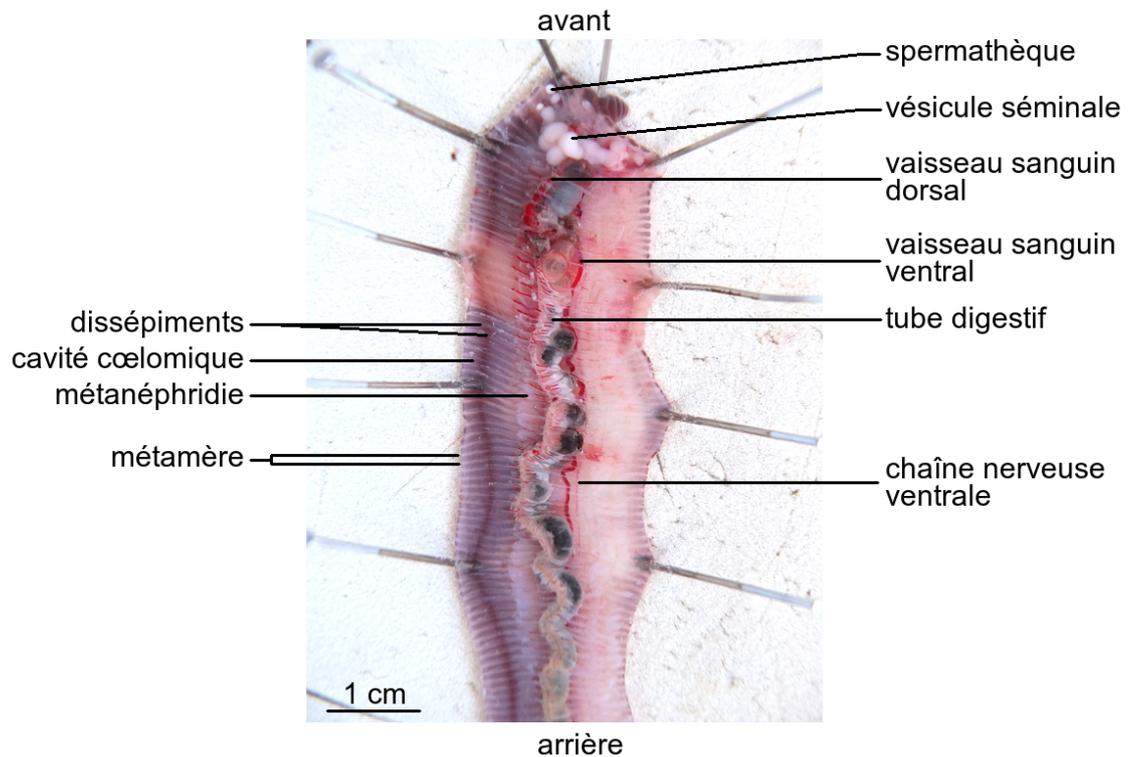
Le corps du *Lombric* est vermiforme. Il est constitué d'anneaux accolés, délimités par des constrictions et distribués le long de l'axe longitudinal.

Le premier anneau, le péristomium, porte l'orifice buccal et le dernier, le pygidium, porte l'orifice anal. Un lobe riche en cellules sensorielles est présent à l'avant de la bouche, le prostomium. Entre péristomium et pygidium, le tronc est formé de 100 à 150 anneaux très semblables les uns aux autres, à l'exception des segments 32 à 37 renflés et dont le tégument est glandulaire, constituant le clitellum, et 9 à 15 portant les orifices génitaux en face ventrale.

Le groupe des Annélides est subdivisé en trois sous-groupes :

- les Oligochètes, dont le *Lombric* fait partie, dont les segments corporels portent un nombre réduit de soies ;
- les Polychètes comme la *Néréis*, possédant une segmentation marquée, chaque segment portant une paire de parapodes latéraux munis de nombreuses soies ;
- les Achètes comme la *Sangsue*, dont les anneaux sont dépourvus de soies.

Figure 3. Anatomie du Lombric en vue dorsale



L'annélation corporelle est la manifestation morphologique d'une segmentation anatomique. À l'intérieur du corps, chaque anneau est délimité par deux parois, antérieure et postérieure, appelées dissépiments. Il contient deux cavités remplies de liquide, les cavités coelomiques.

Un tel agencement définit un métamère : il s'agit d'un segment corporel organisé autour d'une paire de cavités coelomiques. À cet égard, le prostomium et le pygidium, dépourvus de cavité coelomique, ne sont pas des métamères à la différence de tous les segments troncaux.

Chaque métamère présente une paire d'organes excréteurs, les métanéphridies qui, se répétant de segment en segment, sont qualifiées de métamérisées.

En revanche, le tube digestif ainsi que les vaisseaux sanguins dorsal et ventral courent sur toute la longueur de l'organisme et ne sont pas métamérisés. Il en va de même pour l'appareil reproducteur représenté notamment par les vésicules séminales et les spermathèques, qui ont une localisation ponctuelle.

Des vaisseaux sanguins latéraux relient les vaisseaux dorsal et ventral, dans les métamères 7 à 11 de la région antérieure, et constituent des cœurs latéraux. Ils peuvent être qualifiés de métamérisés.

En relation avec la métamérie, comment sont précisément distribués les organes ?

La métamérie : une répétition d'organes le long de l'axe antéropostérieur

Figure 4. Anatomie du Lombric en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

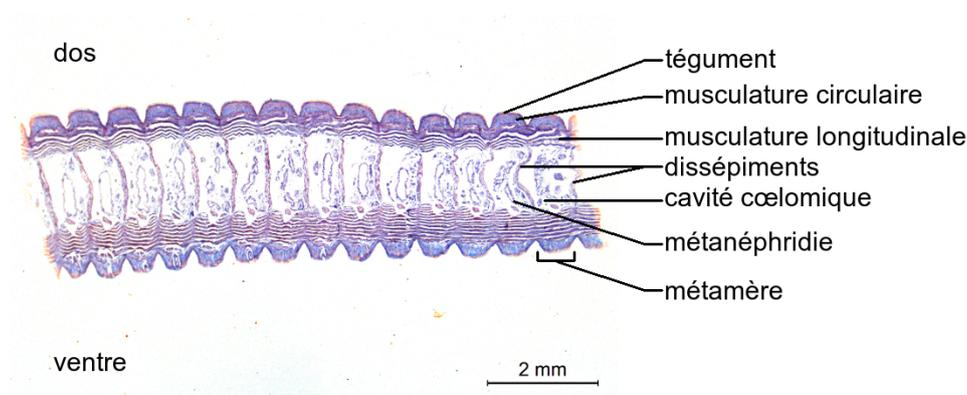
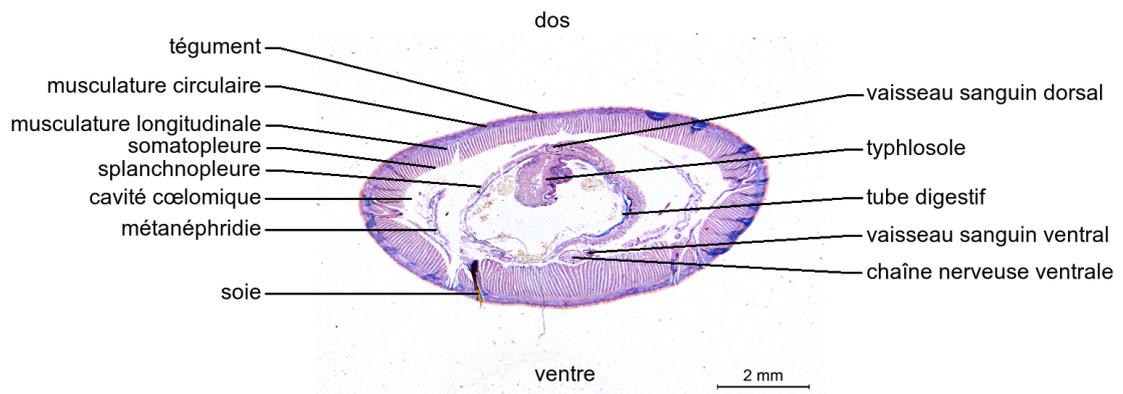


Figure 5. Anatomie du Lombric en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



En coupe longitudinale, les métamères apparaissent bordés des dissépiments et organisés autour de cavités liquidiennes dans lesquelles les métanéphridies tubuleuses sont présentes. La musculature pariétale localisée sous le tégument comporte deux tuniques, circulaire externe et longitudinale interne. La tunique circulaire est répétée dans chaque métamère, elle est métamérisée.

En coupe transversale, les cavités cœlomiques apparaissent bordées d'une fine enveloppe. Au contact de la tunique musculaire longitudinale, elle correspond à la somatopleure alors qu'autour du tube digestif elle correspond à la splanchnopleure. Dorsalement et ventralement, les cavités cœlomiques droite et gauche s'affrontent. Leurs enveloppes associées constituent des mésentères dans lesquels les organes longitudinaux sont suspendus. Le mésentère dorsal disparaissant, les cavités cœlomiques droite et gauche fusionnent. Les dissépiments sont de même formés de l'association des enveloppes postérieure et antérieure des cavités cœlomiques deux métamères successifs. Le système nerveux est représenté par une chaîne nerveuse ventrale, comportant une paire de ganglions par métamère, reliés entre eux par une commissure, et avec ceux des métamères antérieur et postérieur par des connectifs.

Finalement la métamérie est accompagnée d'une distribution régulière des organes le long de l'axe antéropostérieur. Elle concerne :

- les organes excréteurs, les métanéphridies, et porte le nom de néphromérie ;
- les vaisseaux sanguins et correspond à l'angiomérie ;

- la musculature pariétale et est appelée myométrie ;
- le système nerveux avec une paire de ganglions par métamère, déterminant la neuromérie.

Figure 6. Anatomie d'un Annélide en coupe longitudinale

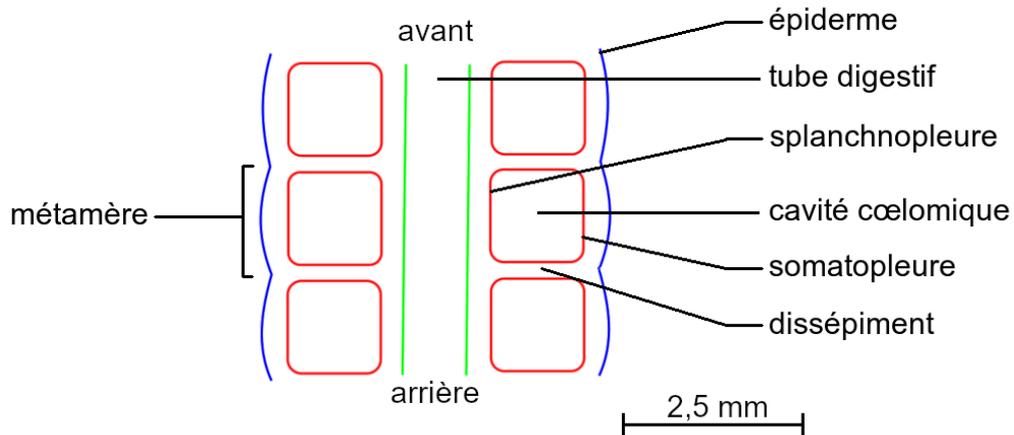
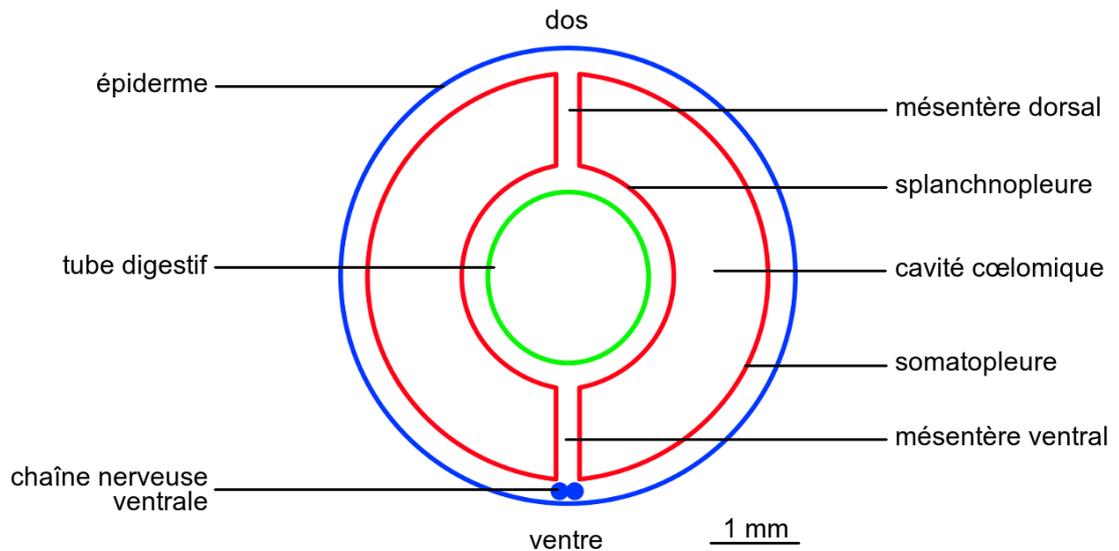


Figure 7. Anatomie d'un Annélide en coupe transversale



L'exemple des Annélides permet de définir la métamérie comme la répétition d'unités corporelles le long de l'axe antéro-postérieur, organisées autour de cavités liquidiennes coelomiques. Elle se manifeste morphologiquement et anatomiquement. Elle est accompagnée de la répétition d'organes déterminant une néphromérie, une angiométrie, une myométrie et une neuromérie. Chez les Polychètes, les gonades sont également métamérisées, il y a gonométrie.

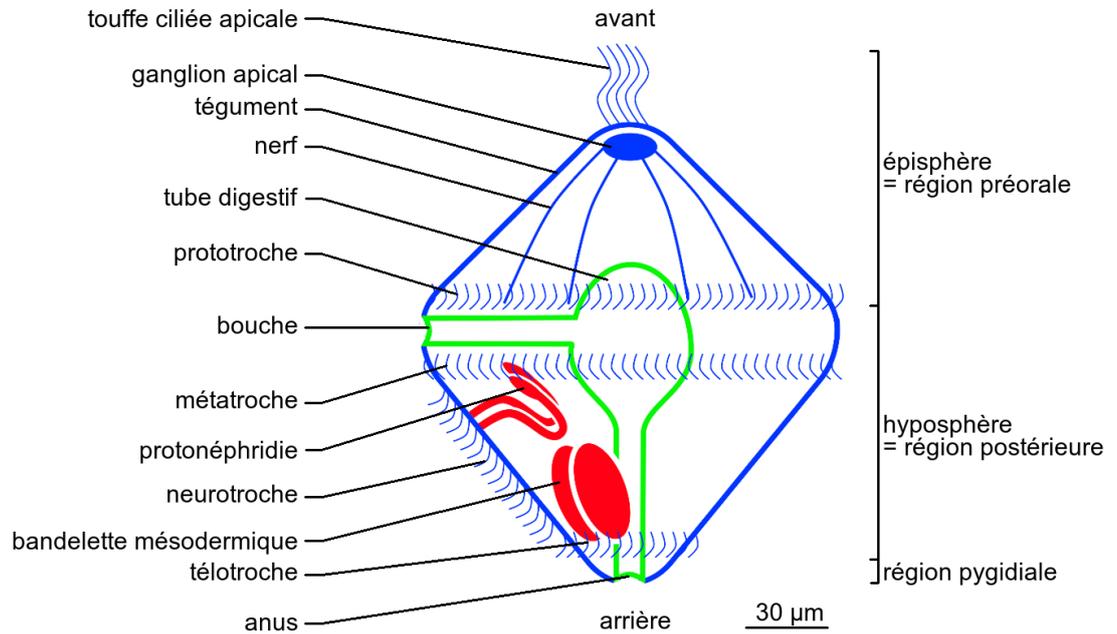
L'organisation corporelle des Annélides achètes est originale à cet égard, leurs métamères correspondant à plusieurs anneaux.

Quelle est l'origine de la métamérie des Annélides ?

La métamérie : une segmentation et un creusement du mésoderme

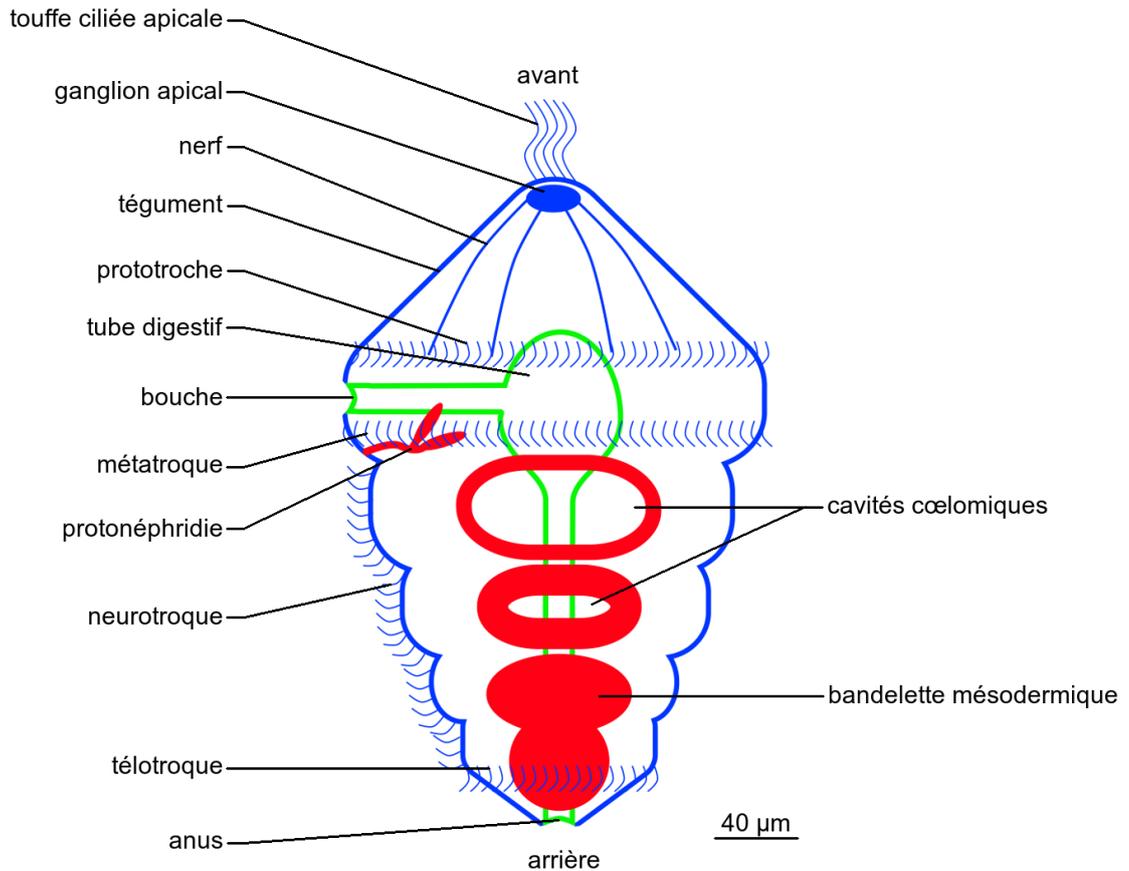
Le plan d'organisation d'un organisme est mis en place au cours du développement. Il en va de même pour la métamérie, en tant que caractéristique du plan d'organisation.

Figure 8. Anatomie de la larve trochophore (d'après André Beaumont et Pierre Cassier)



Le développement embryonnaire des Annélides polychètes donne naissance à un type larvaire qualifié de trochophore. En forme de toupie, la larve trochophore mène une vie planctonique. Elle possède une ciliature organisée en couronnes, rangées et touffe apicale, un tube digestif renflé ainsi que des organes excréteurs, les protonéphridies. De part et d'autre du tube digestif sont situés deux massifs de mésoderme pleins.

Figure 9. Anatomie de la larve métatrochophore (d'après André Beaumont et Pierre Cassier)



Le développement et la croissance de la larve trochophore conduisent à une larve métatrochophore plus longue et dont le corps est formé de segments. Chacun contient deux massifs de mésoderme creux, ébauches de cavités cœlomiques.

Ils proviennent du bourgeonnement des massifs mésodermiques pleins de la larve trochophore, à l'origine de bandelettes mésodermiques. À l'avant des bandelettes se détachent des paires de massifs de mésoderme, au sein desquels des cavités sont progressivement creusées. L'enveloppe des cavités cœlomiques a ainsi une origine mésodermique.

La métamérie est donc une division du corps en segments semblables les uns aux autres dans le cas des Annélides, le long de l'axe antéropostérieur. Elle est qualifiée d'homonome. Les métamères sont organisés autour de cavités cœlomiques d'origine mésodermique et contiennent des organes métamérisés.

Comment la métamérie ainsi décrite est-elle exprimée dans les autres groupes animaux ?

La métamérie : une organisation corporelle modifiée par la tagmatisation et la régression

Les Euarthropodes et les Chordés partagent avec les Annélides une organisation corporelle segmentée.

Quelles sont les caractéristiques de leurs segmentations ?

La métamérie : des unités corporelles fusionnées en tagmes

Le Criquet et le Grillon sont des exemples d'Insectes. Ils permettent de décrire la segmentation corporelle dans le groupe des Euarthropodes.

Figure 10. Morphologie du Criquet en vue latérale

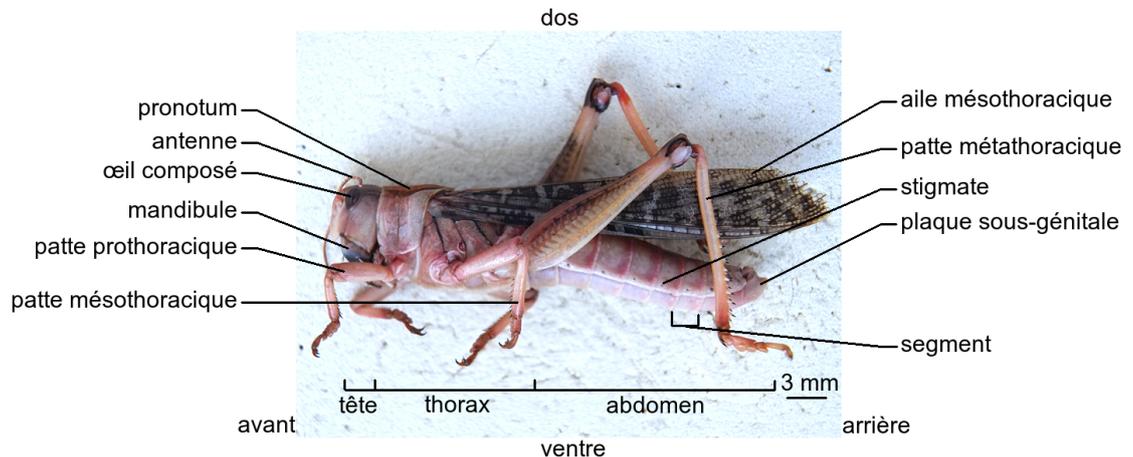
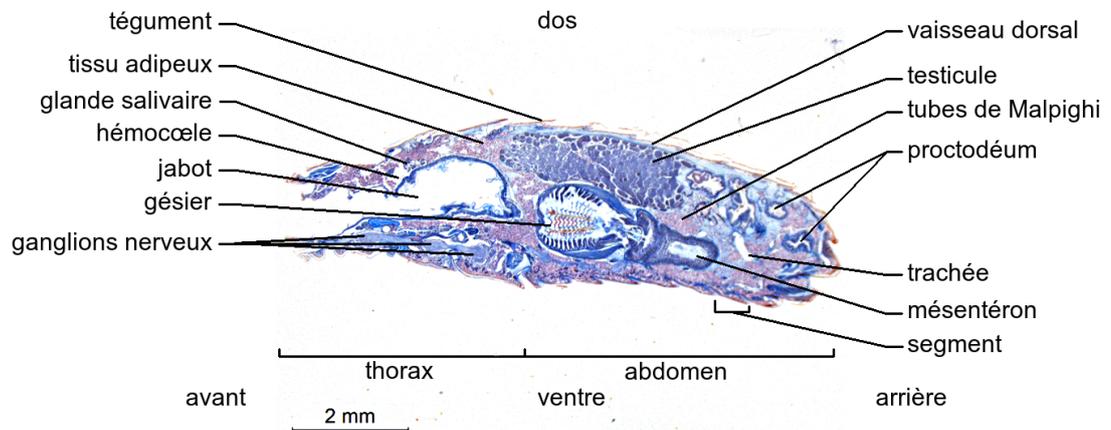


Figure 11. Anatomie du Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le corps du Criquet est recouvert d'une cuticule rigide, agencée en plaques articulées. Il apparaît formé de trois régions corporelles. La tête, située à l'avant, est caractérisée par la présence de la bouche en position ventrale, associée à des pièces buccales comme les mandibules. Le thorax, médian, comporte trois segments portant chacun une paire de pattes ventrales, appendices locomoteurs. Les deuxième et troisième segments présentent une paire d'ailes dorsales ainsi que des orifices respiratoires latéraux, les stigmates. L'abdomen postérieur est constitué de onze segments ne portant pas d'appendices, mais possédant chacun une paire de stigmates latéraux. L'anus, orifice postérieur du tube digestif, est localisé à son extrémité. Les segments thoraciques et abdominaux sont matérialisés par des discontinuités de la cuticule recouvrant le corps : chaque segment est entouré d'une plaque dorsale, le tergite, d'une plaque ventrale, le sternite, et de deux plaques latérales, les pleurites. Les plaques des segments successifs sont reliées par des régions souples, les membranes articulaires.

Ainsi, le corps du Criquet est organisé en régions se succédant le long de l'axe antéropostérieur. Appelées tagmes, elles sont segmentées comme le thorax et l'abdomen, ou non comme la tête.

L'anatomie du Grillon révèle que les segments matérialisés par les discontinuités de la cuticule ne sont pas délimités à l'intérieur du corps. Les organes baignent dans une vaste cavité générale continue et remplie de liquide, l'hémocœle. Elle n'est pas divisée en cavités segmentaires comme chez les Annélides. Le tube digestif, comportant un jabot, un gésier, un mésentéron et un proctodéum, ainsi que l'appareil circulatoire courent sur toute la longueur de l'organisme. Le système locomoteur a une localisation thoracique, et l'appareil reproducteur ainsi que l'appareil excréteur sont abdominaux. En revanche, le système nerveux possède une distribution partiellement segmentaire de même que la cuticule.

Finalement, les tagmes apparaissent comme des régions corporelles spécialisées. Schématiquement, la tête est impliquée dans la perception de l'environnement, l'intégration des informations et la prise alimentaire, le thorax dans la locomotion et l'abdomen dans les fonctions de nutrition et de reproduction. Le thorax et l'abdomen sont segmentés extérieurement mais pas la tête et seul le système nerveux a une distribution segmentaire.

L'examen du développement des Insectes révèle que des cavités cœlomiques fugaces sont formées chez l'embryon. Leurs enveloppes sont rapidement dissociées et elles fusionnent avec la cavité embryonnaire en une cavité générale, l'hémocœle. En conséquence, l'organisation corporelle des Insectes relève de la métamérie. La tête non segmentée résulte vraisemblablement de la fusion des métamères antérieurs, le thorax et l'abdomen segmentés de l'association de métamères. La métamérie est masquée par la tagmatisation, formation de régions corporelles spécialisées associant plusieurs métamères.

Les Euarthropodes sont divisés en sous-groupes présentant des divisions corporelles différentes :

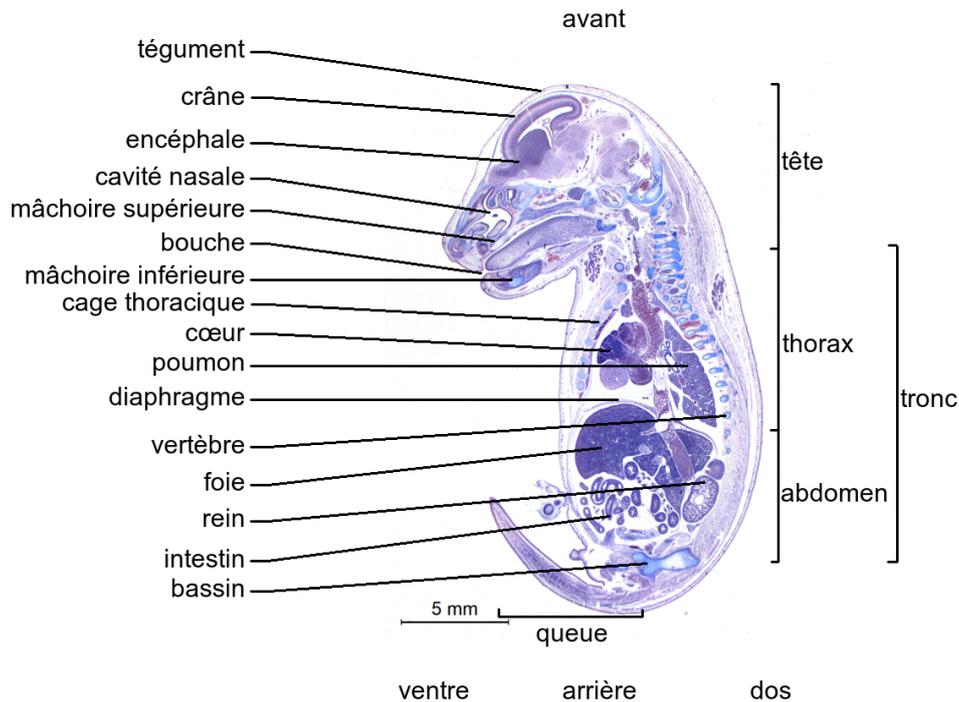
- les Arachnides comme les Araignées possèdent deux tagmes non segmentés, un prosome antérieur portant les yeux et les appendices (chélicères, pédipalpes, pattes ambulatoires) et un opisthosome postérieur parfois divisé en mésosome et métasome ;
- les Myriapodes comme les Lithobies ont un corps formé d'une tête et d'un tronc segmenté, chaque segment portant une paire d'appendices locomoteurs ;
- les Malacostracés présentent un céphalon antérieur (tête), un péréion moyen (thorax) et un pléon postérieur (abdomen) suivi d'un telson, tous munis d'appendices, une expansion cuticulaire dorsale continue recouvre parfois céphalon et péréion, définissant un céphalothorax.

Les Euarthropodes possèdent donc une métamérie dans laquelle les métamères ne sont pas tous identiques, et sont associés en tagmes, régions corporelles spécialisées. Elle est dite métamérie hétéronome, par opposition à la métamérie homonome des Annélides. Quelques organes comme les ganglions nerveux conservent une distribution partiellement segmentaire, généralement accompagnée d'une régionalisation en l'occurrence le regroupement en centres nerveux céphaliques.

La métamérie : des unités corporelles masquées

Les Chordés sont représentés en particulier par les Vertébrés comme les Mammifères. Leur corps est recouvert d'un tégument continu masquant une éventuelle segmentation.

Figure 12. Anatomie d'embryon de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'anatomie de l'embryon de Rat révèle que le corps est formé de trois régions. La tête antérieure porte la bouche en position ventrale, les organes sensoriels et contient les centres nerveux constituant l'encéphale. Le tronc moyen est divisé en un thorax et un abdomen séparés par un diaphragme. Il contient les appareils des fonctions de nutrition et de reproduction, et porte deux paires de membres locomoteurs ainsi que l'anus. La région corporelle postérieure correspond à la queue. Le corps est soutenu par un squelette interne agencé en :

- un squelette céphalique correspondant au crâne ;
- un squelette axial représenté par la colonne vertébrale et les côtes ;
- un squelette zonal formé des ceintures pectorale et pelvienne ;
- un squelette appendiculaire soutenant les membres.

La colonne vertébrale est formée d'une succession de vertèbres le long de l'axe antéropostérieur. Elle possède une distribution segmentaire. Il en va de même de la musculature associée.

Les vertèbres résultent de l'évolution de structures embryonnaires. Au terme de l'étape du développement nommée gastrulation, l'embryon est formé de trois feuillettes : l'ectoderme, l'endoderme et le mésoderme. Après la neurulation, il est recouvert d'un épiderme et possède un tube nerveux dorsal surmontant un axe squelettique, la chorde, elle-même située au-dessus du tube digestif ventral. De part et d'autre du tube nerveux, des massifs mésodermiques creusés d'une cavité et segmentés le long de l'axe antéropostérieur sont présents, les somites. Ils sont métamérisés. Dessous sont situées les pièces intermédiaires et autour du tube digestif les lames latérales mésodermiques, creusées d'une cavité cœlomique continue le long de l'axe antéropostérieur.

Les cellules des somites sont organisées en deux zones, le sclérotome et le dermamyotome. Les cellules du sclérotome, en association avec la chorde, sont à l'origine des vertèbres. Chaque vertèbre est formée à partir des cellules postérieures d'un sclérotome et des cellules antérieures du suivant. La segmentation de la colonne vertébrale résulte d'une resegmentation de la métamérie initiale.

Le développement du système nerveux implique la formation de trois vésicules antérieures, le proencéphale, le mésencéphale et le rhombencéphale. Le rhombencéphale présente une segmentation fugace correspondant également à une métamérie, masquée par l'évolution ultérieure de l'encéphale.

Chez les Vertébrés, la métamérie est présente dans le système nerveux antérieur ainsi qu'au niveau de la colonne vertébrale et de la musculature associée, il y a neuromérie et myométrie. Si elle est relativement marquée au cours du développement embryonnaire, elle est souvent masquée au stade adulte.

La métamérie, partagée par plusieurs groupes animaux, est donc exprimée de manière variable. Elle est particulièrement marquée chez les Annélides avec des métamères organisés autour de cavités coelomiques et semblables les uns aux autres. Elle est altérée chez les Euarthropodes par la tagmatisation et a régressé chez les Vertébrés.

Une telle disposition répétée des unités corporelles a vraisemblablement une incidence sur le fonctionnement de l'organisme, les unités pouvant fonctionner indépendamment ou de manière coordonnée.

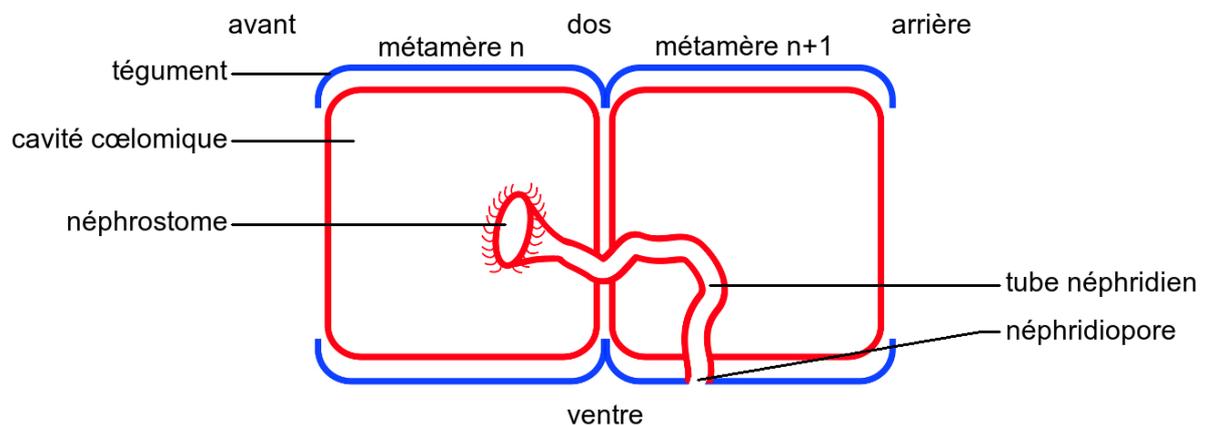
La métamérie : un fonctionnement segmentaire et coordonné de l'organisme

La métamérie : des fonctions de nutrition segmentaires

Les fonctions de nutrition regroupent l'alimentation, les échanges gazeux respiratoires et l'excrétion.

Les organes excréteurs ayant une disposition métamérique chez les Annélides comme le Lombric, il est vraisemblable que la fonction excrétrice est réalisée au niveau de chaque métamère.

Figure 13. Métanéphridie de Lombric



Les métanéphridies, organes excréteurs, sont constituées d'un pavillon cilié, le néphrostome, ouvert sur la cavité coelomique du métamère n, d'un tube néphridien contourné traversant le dissépiment, et débouchent sur l'extérieur par un néphridiopore situé dans le métamère n+1.

Les déchets du métabolisme sont pris en charge par le sang circulant dans l'appareil circulatoire. Ils sont transférés au liquide coelomique par filtration à travers la paroi des vaisseaux sanguins et l'enveloppe des cavités coelomiques. Le liquide coelomique contenant les déchets pénètre dans les métanéphridies par le néphrostome, déplacé par les battements de sa ciliature. Il forme l'urine primitive. Sa composition est modifiée par des réabsorptions et sécrétions intervenant le long du tube néphridien. Elle est ainsi transformée en urine définitive, évacuée dans le milieu par le néphridiopore.

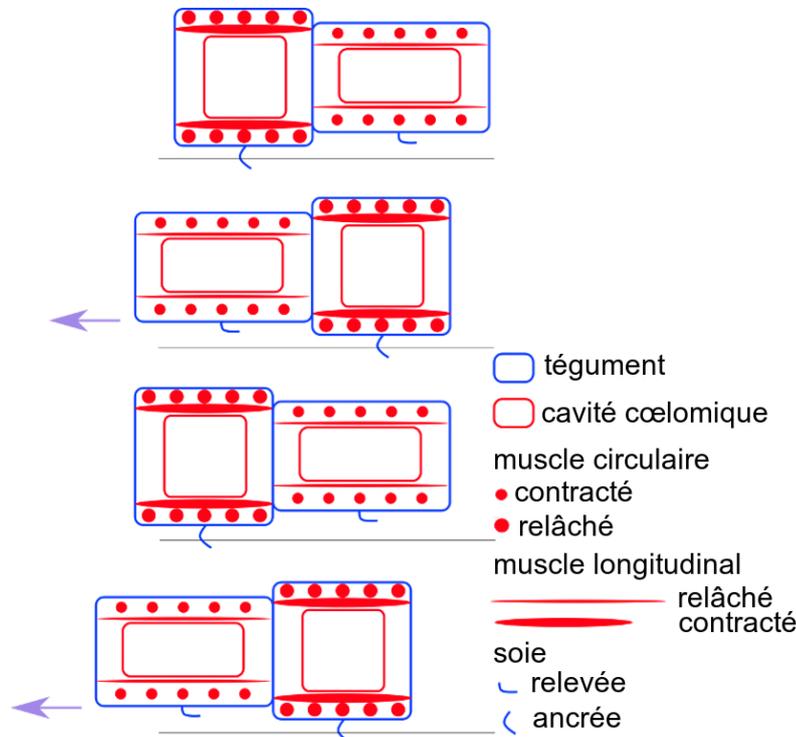
En l'occurrence, l'excrétion est réalisée par chaque métamère, indépendamment.

La métamérie : des fonctions de relation segmentaires

Les fonctions de relation regroupent la protection, la mobilité et la sensibilité.

Le déplacement du Lombric est réalisé par reptation.

Figure 14. Locomotion du Lombric



La reptation implique une alternance :

- de raccourcissement des métamères accompagné d'une augmentation de leur diamètre et de l'ancrage de leurs soies ;
- d'allongement des métamères accompagné d'une réduction de leur diamètre et de la rétraction de leurs soies.

Les raccourcissements sont la conséquence d'une contraction des muscles longitudinaux et d'un relâchement des muscles circulaires, les allongements résultent du relâchement des muscles longitudinaux et de la contraction des muscles circulaires.

Le déplacement implique une coordination des actions des muscles longitudinaux et circulaires ainsi que des soies au niveau de chaque métamère. Elle révèle l'existence d'un contrôle nerveux local de l'activité musculaire, réalisé par les ganglions et les nerfs segmentaires associés.

De la même manière, chez les Vertébrés, les unités corporelles musculaires et squelettiques de l'axe vertébral peuvent être à l'origine de mouvements locaux.

Cependant, la mobilité de l'organisme résulte d'une coordination générale des activités des différents segments.

La métamérie : des fonctions segmentaires intégrées

Les fonctions d'intégration regroupent la coordination et la distribution.

Le système nerveux assure, avec le système endocrinien, la coordination dans l'organisme. Chez les Annélides, il est formé d'une chaîne nerveuse ventrale comportant une paire de ganglions par métamère, reliés entre eux par une commissure. Les ganglions des métamères successifs sont également reliés entre eux par des connectifs.

S'il existe des neurones strictement localisés dans un métamère, d'autres s'étendent sur plusieurs métamères. Ils font synapse entre eux et avec les neurones locaux. Un tel agencement permet la coordination des activités des différents métamères, en particulier dans le cas de la locomotion.

De la même manière chez les Vertébrés, la moelle épinière est le support de réflexes locaux et de l'acheminement d'informations en direction et provenant de l'encéphale.

L'appareil circulatoire est un dispositif anatomique assurant la distribution dans l'organisme. Chez les Annélides, il comporte deux vaisseaux sanguins longitudinaux, dorsal et ventral, assurant la circulation de sang d'arrière en avant et d'avant en arrière respectivement. Ils sont responsables de la distribution sur toute la longueur de l'organisme. Des vaisseaux sanguins transverses sont également présents, irriguant individuellement les métamères.

Conclusion

La métamérie est une caractéristique du plan d'organisation rencontrée dans divers groupes animaux.

Elle consiste en une division du corps en unités répétées le long de l'axe antéro-postérieur, les métamères. Chaque métamère comporte une paire de cavités liquidiennes d'origine mésodermique, les cavités coelomiques. Certains organes sont présents dans chaque métamère, comme les organes excréteurs, les muscles, les ganglions nerveux, les vaisseaux sanguins voire les gonades.

Une telle organisation permet un fonctionnement autonome des métamères, mais implique une coordination de leurs activités à l'échelle de l'organisme.

Les exemples des Annélides, des Euarthropodes et des Chordés montrent que la métamérie présente une relative diversité. Elle est bien marquée chez les premiers, altérée par la régionalisation corporelle chez les deuxièmes et peu manifeste chez les derniers.

Pour autant, l'existence de la métamérie dans ces trois groupes appartenant à deux branches différentes des Bilatériens, les Protostomiens et les Deutérostomiens, pose le problème de son origine. Deux hypothèses sont possibles : soit la métamérie est apparue plusieurs fois au cours de l'évolution des Bilatériens, soit elle est apparue chez l'ancêtre commun des Bilatériens. Cet ancêtre métamérisé hypothétique a été baptisé *Urbilateria*.

Bibliographie et sitographie

Cours

Alain Blanc. *Plans d'organisation et phylogénie des Métazoaires*. Faculté des Sciences et Techniques, Université Jean-Monnet de Saint-Étienne. Semestre 3 de l'année 2018-2019, Licence 2 sciences de la vie. UE S3SV01 : *Les Métazoaires : plans d'organisation et phylogénie*.

Livres

André Beaumont et Pierre Cassier. *Biologie animale tome 1, des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens*. Dunod. 1981. 479 p.. *Sciences sup.* [2-04-011432-7]

Claude Chapron. *Principes de zoologie : structure-fonction et évolution*. 2ème édition. Dunod. 2004. 203 p.. [2-10-007008-8]

Bibliographie

Sites internet

Michel Delarue. *Cours de biologie du développement de licence. In Unisciel [en ligne]*. Unisciel. [date de consultation : 01 mars 2019]. Disponible sur : http://ressources.unisciel.fr/biodudev/co/module_LV304_Univ_PMCurie.html .

Roland Legendre et Max Vachon. *Arthropodes. In Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 01 mars 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/arthropodes/> .

Métamérie. In Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]. Fondation Wikimédia. 2018 [date de consultation : 01 mars 2019]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Métamérie> .

Somite. In Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]. Fondation Wikimédia. 2018 [date de consultation : 01 mars 2019]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Somite> .

Les circulations sanguines simple et double chez les Vertébrés

Prescillia Barlet

<prescillia.barlet@etu.univ-st-etienne.fr>

Pierre Bouchet de Fabrique

<pierre.bouchet.de.fabrique@etu.univ-st-etienne.fr>

Alexis Do'o <alexis.doo@etu.univ-st-etienne.fr>

Marc Second <marc.second@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les animaux sont des organismes pluricellulaires généralement mobiles. Ils réalisent des échanges de matière et d'énergie avec leur milieu de vie, dans lequel ils puisent des molécules organiques et du dioxygène et rejettent des déchets comme le dioxyde de carbone. Molécules organiques et dioxygène sont utilisés dans le métabolisme cellulaire, qui est à l'origine des déchets. De manière générale, les échanges entre l'animal et son milieu de vie sont effectués par des surfaces corporelles spécialisées. Les molécules absorbées sont transférées aux cellules profondes et les déchets drainés par un mécanisme de diffusion dans les liquides corporels extracellulaires. Les animaux de grande taille possèdent le plus souvent un dispositif assurant la mise en mouvement des liquides extracellulaires, prenant en charge des substances à transférer et assurant ainsi la distribution dans l'organisme. Portant le nom d'appareil circulatoire, il est formé d'un ensemble de conduits, les vaisseaux, dans lesquels un liquide circule, et comporte fréquemment un organe de propulsion, le cœur.

Parmi les animaux figurent les Vertébrés. Métazoaires à symétrie bilatérale et deutérostomiens, ils appartiennent au groupe des Chordés. Ils possèdent notamment un squelette interne cartilagineux ou osseux comportant un axe longitudinal, la colonne vertébrale, formé de vertèbres.

Les Vertébrés présentent un appareil circulatoire constitué de vaisseaux et d'un cœur. Le liquide circulant est endigué sur tout son parcours, il s'agit de sang et l'appareil circulatoire est qualifié de clos. Schématiquement, le sang est propulsé par le cœur dans des vaisseaux appelés artères, transite ensuite dans des artérioles, des vaisseaux capillaires, des veinules puis des veines qui le ramènent au cœur. Le sang transporte ainsi les nutriments, les gaz respiratoires et les déchets du métabolisme entre les surfaces d'échanges de l'organisme avec son milieu de vie et les cellules profondes. Il contribue également au transfert d'informations par le transport des hormones ainsi qu'à la défense de l'organisme, par l'immunité vis-à-vis de microorganismes pathogènes notamment et par la coagulation. La régulation de ses caractéristiques comme le pH et la température, appelée homéostasie, assure aux cellules profondes des conditions de vie stables.

Comment est organisé l'appareil circulatoire des Vertébrés ?

Quelles sont les conséquences de son organisation sur la circulation ?

Existe-t-il des différences entre les groupes de Vertébrés ? Quelle est leur origine ?

La circulation sanguine simple : une distribution du sang dans un circuit unique

Les Vertébrés sont présents en milieu aquatique comme en milieu aérien.

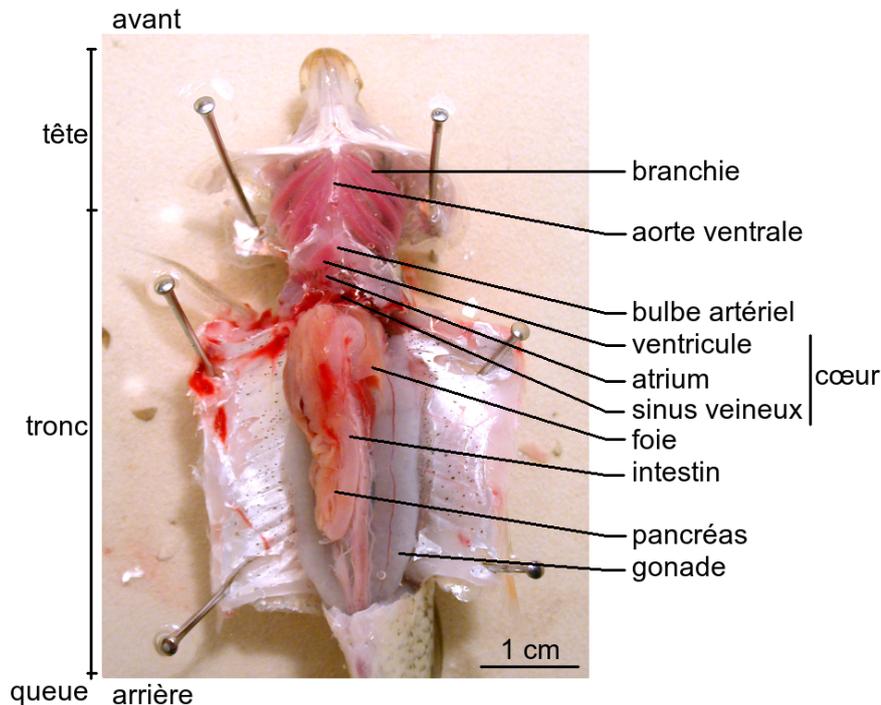
Le milieu aquatique offre aux organismes qui y évoluent un environnement stable, notamment du point de vue de la température. Sa densité élevée, proche de celle des organismes vivants dont les tissus sont riches en eau, est à l'origine d'une poussée d'Archimède importante assurant le soutien et autorisant la flottaison.

Les Vertébrés aquatiques sont représentés en particulier par les Sélaciens comme les Requins et les Téléostéens comme le Gardon, animaux primitivement aquatiques. Ils réalisent leurs échanges gazeux respiratoires avec l'eau par l'intermédiaire d'appareils respiratoires branchiaux. Des Mammifères comme les Dauphins et des Oiseaux comme les Manchots évoluent également en milieu aquatique. À la différence des précédents, ils effectuent leurs échanges gazeux respiratoires avec l'air, grâce à des poumons. Ils sont retournés secondairement au milieu aquatique après avoir colonisé le milieu aérien.

La circulation sanguine simple : un circuit unique

L'exemple des Téléostéens permet de décrire la circulation sanguine simple.

Figure 1. Anatomie du Gardon en vue ventrale



Chez le Gardon, exemple de Téléostéen, le cœur est situé en position ventrale et antérieure. Il est relié à l'avant à un vaisseau artériel ventral, l'aorte ventrale. Elle se ramifie de chaque côté en quatre artères irriguant chacune une branchie. Appelées artères branchiales afférentes, elles se subdivisent en vaisseaux capillaires dans les branchies. Les vaisseaux capillaires d'une branchie convergent pour former une artère branchiale efférente dorsale. De chaque côté du corps les quatre artères branchiales efférentes convergent en une racine aortique dorsale. En relation avec l'évolution des appareils respiratoire et circulatoire, les artères branchiales afférentes et efférentes des Téléostéens sont numérotées de 6 à 3, des plus postérieures aux plus antérieures. Vers l'avant, les racines aortiques donnent naissance aux artères carotides irriguant la tête et vers l'arrière, elles se rejoignent en une aorte dorsale alimentant les organes postérieurs. Le sang est ramené au cœur par des canaux de Cuvier recevant les veines cardinales et hépatiques.

Dans les capillaires branchiaux, le dioxygène du milieu diffuse vers le sang et le dioxyde de carbone suit le chemin inverse. Le sang circulant dans les artères branchiales efférentes, les racines aortiques, les artères carotides et l'aorte dorsale est hématosé, riche en dioxygène et pauvre en dioxyde de carbone. Dans les capillaires des autres organes, le dioxygène diffuse du sang aux cellules et le dioxyde de

carbone des cellules au sang. Le sang circulant dans les veines, le cœur et les artères branchiales afférentes est non hématosé, pauvre en dioxygène et riche en dioxyde de carbone.

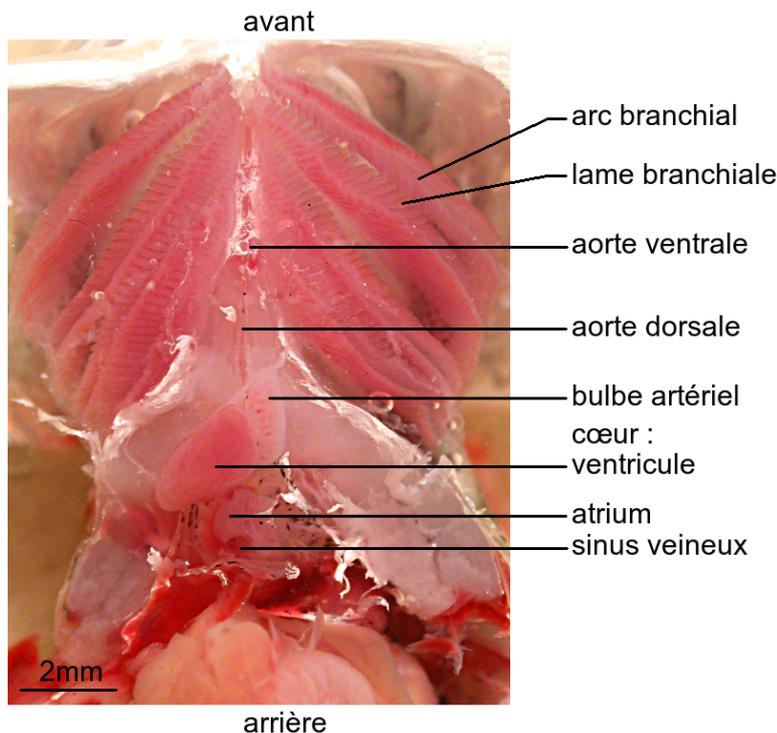
Le sang transite donc par le cœur une unique fois en parcourant ce circuit. En conséquence, la circulation est dite simple. Le sang traversant le cœur a la particularité d'être non hématosé.

Par ailleurs sur son parcours, le sang traverse deux réseaux de vaisseaux capillaires successifs respectivement localisés dans les branchies et dans les autres organes. Les capillaires respiratoires et les capillaires systémiques sont disposés en série. Or la résistance vasculaire augmente lorsque le diamètre des vaisseaux sanguins diminue et en conséquence à débit constant, la pression interne diminue également. Il apparaît que chez les Téléostéens, la résistance vasculaire de l'appareil respiratoire est inférieure à celle des autres organes, ce qui permet le maintien d'une pression relativement élevée dans les vaisseaux branchiaux efférents et une irrigation efficace des organes situés en aval. Les réseaux capillaires systémiques disposés en parallèle y contribuent également.

Quelles sont les caractéristiques du cœur en relation avec une telle circulation simple ?

La circulation sanguine simple : une propulsion du sang par un cœur simple

Figure 2. Région cardiaque du Gardon en vue ventrale

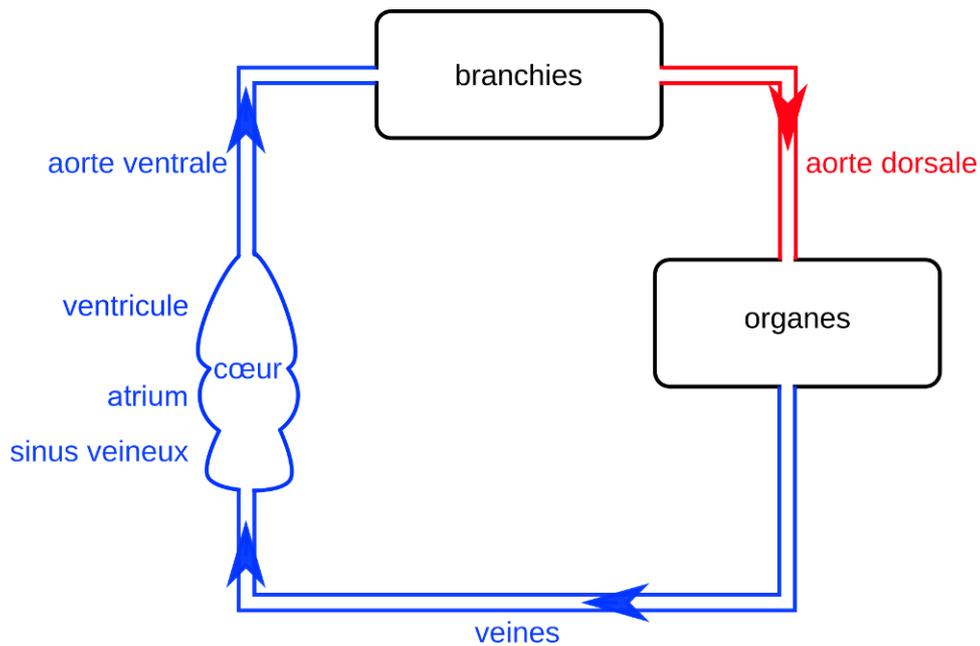


Le cœur du Gardon est constitué de trois chambres. De l'arrière vers l'avant, ce sont :

- un sinus veineux dorsal recevant le sang des canaux de Cuvier ;
- un atrium dans lequel le sinus veineux déverse le sang ;
- un ventricule ventral assurant la propulsion du sang dans les artères.

À l'avant, un renflement est intercalé entre le ventricule et l'aorte ventrale, appelé bulbe artériel.

Figure 4. Circulation simple des Téléostéens



La circulation des Téléostéens est donc réalisée dans un circuit simple. Le sang irrigue successivement l'appareil respiratoire et les autres appareils, leurs réseaux capillaires étant disposés en série. Le cœur est simple et traversé par du sang non hématosé.

Les Vertébrés aériens possèdent un appareil respiratoire comportant des poumons, organes respiratoires, ainsi que des voies aériennes. Appareil circulatoire et appareil respiratoire étant étroitement liés, comment est réalisée la circulation chez les Vertébrés aériens ?

La circulation sanguine double : une distribution du sang dans un double circuit

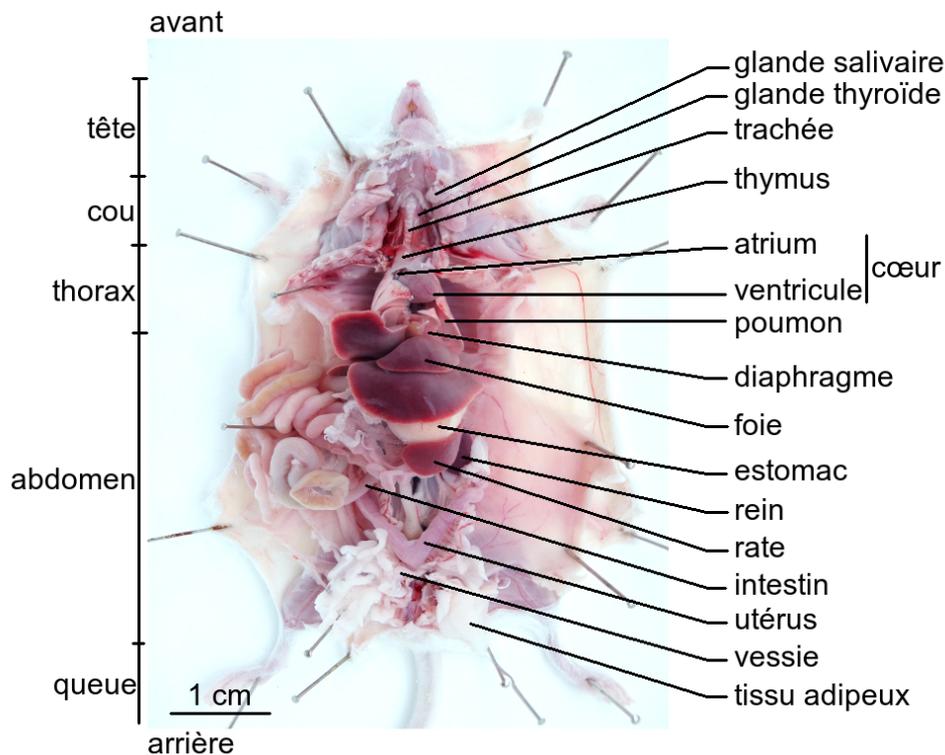
À la différence du milieu aquatique, le milieu aérien est peu porteur. En raison de sa faible densité, la poussée d'Archimède y est faible et les effets de la gravité plus sensibles.

Les Vertébrés aériens sont représentés en particulier par les Mammifères comme la Souris et les Oiseaux comme la Mésange.

La circulation sanguine double : deux circuits disposés en série

L'exemple de la Souris permet de décrire les modalités de la circulation chez les Vertébrés aériens.

Figure 5. Anatomie de la Souris en vue ventrale



Chez la Souris, exemple de Mammifère, le cœur est situé en position centrale et ventrale, dans le thorax.

À l'avant, il est relié à deux vaisseaux artériels principaux :

- le tronc pulmonaire, à l'origine d'une artère pulmonaire droite et d'une artère pulmonaire gauche, acheminant le sang aux poumons ;
- l'artère aorte courbée en une crosse, dorsale et courant sur la gauche du cœur, d'où émanent des artères irriguant les autres organes comme les artères carotides alimentant la région céphalique, les artères sous-clavières les membres antérieurs, l'artère mésentérique l'intestin, les artères rénales les reins et les artères iliaques les membre postérieurs.

Dorsalement des veines ramènent le sang au cœur. Les veines pulmonaires drainent le sang des poumons et débouchent sur la gauche du cœur, les veines caves acheminent le sang des autres organes et s'ouvrent sur la droite du cœur.

Dans un tel appareil, le sang pauvre en dioxygène et riche en dioxyde de carbone est propulsé par le cœur dans le tronc pulmonaire. Dans les vaisseaux capillaires pulmonaires, il se charge en dioxygène et perd son dioxyde de carbone avant de retourner au cœur par l'intermédiaire des veines pulmonaires. Le sang hématosé est alors propulsé dans l'artère aorte et distribué aux autres organes. Dans leurs vaisseaux capillaires, il est perd son dioxygène et se charge en dioxyde de carbone. Il est épuré dans les reins par un processus de filtration et enrichi par les nutriments absorbés par l'intestin, acheminés au foie par le système porte hépatique et traités avant que le sang retourne au cœur. Il est ensuite ramené au cœur par les veines caves.

Dans un tel appareil, le sang emprunte deux circuits disposés en série : le circuit pulmonaire et le circuit systémique. Il traverse le cœur deux fois avant d'avoir accompli la totalité de son parcours.

La circulation est en conséquence qualifiée de double.

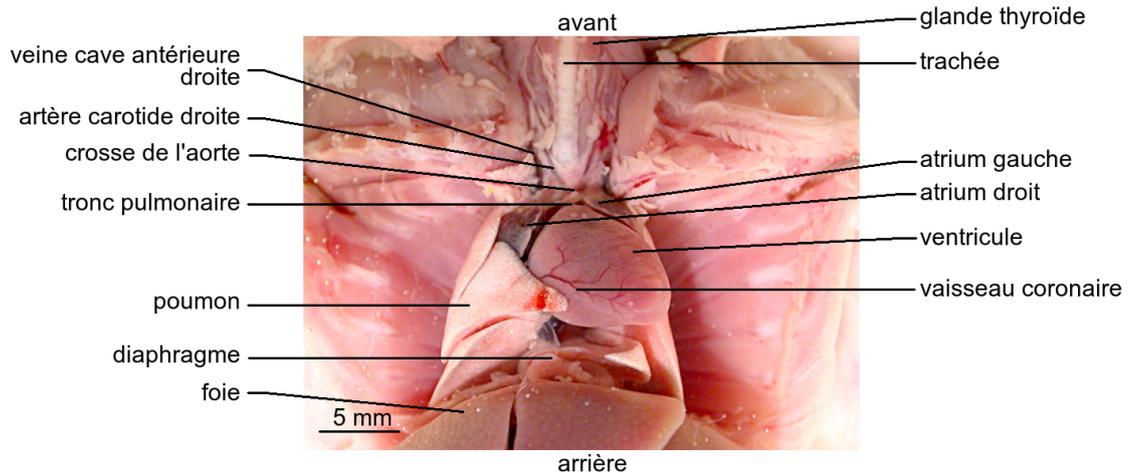
Le Oiseaux partagent avec les Mammifères une double circulation. Le sang provenant du cœur est hématosé dans les poumons avant de retourner au cœur et d'irriguer les autres organes. Quelques

différences distinguent les appareils circulatoires des Oiseaux et des Mammifères : chez les Oiseaux, la crosse de l'artère aorte court dorsalement du côté droit du cœur. Elle irrigue en particulier les ailes *via* les artères brachiales et les muscles du vol *via* les artères pectorales.

Comment la double circulation est-elle rendue possible ?

La circulation sanguine double : une propulsion du sang par un cœur cloisonné

Figure 6. Région cardiaque de la Souris en vue ventrale

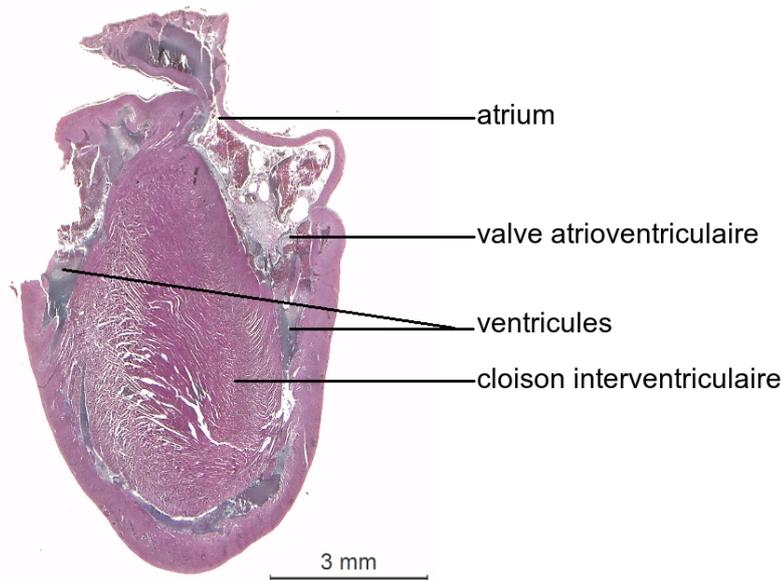


Le cœur de la Souris apparaît constitué, du point de vue anatomique et en première approximation, de trois ensembles :

- une poche antérieure gauche, rouge sombre, appelée atrium gauche ;
- une poche similaire située à droite, dite atrium droit ;
- une masse pyramidale postérieure divisée en deux parties distinctes par leurs couleurs, claire à gauche et foncée à droite.

Figure 7. Cœur de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'Université Jean Monnet)

avant



arrière

L'organisation du cœur peut être précisée grâce à une coupe longitudinale. Il est formé de quatre cavités communiquant deux à deux : atrium et ventricule gauches, atrium et ventricule droits. Les compartiments gauche et droit sont isolés par une cloison interatriale et interventriculaire. Les atriums correspondent aux poches antérieures et les ventricules aux deux régions de la pyramide, distinctes anatomiquement par leurs couleurs.

L'atrium gauche reçoit les veines pulmonaires et le ventricule gauche propulse le sang dans l'artère aorte. L'atrium droit reçoit le sang des veines caves et le ventricule droit le propulse dans le tronc pulmonaire. Le flux sanguin est orienté par des valves atrioventriculaires situées entre atriums et ventricules et des valves ventriculoartérielles localisées entre ventricules et artères.

Ainsi la double circulation des Mammifères est accompagnée d'un cloisonnement du cœur en une moitié gauche, parcourue par du sang hématosé, et une moitié droite dans laquelle circule du sang non hématosé. Une telle organisation empêche le mélange du sang hématosé avec le sang non hématosé. Il en va de même chez les Oiseaux.

La paroi des atriums et des ventricules est formée de muscle strié et possède des propriétés contractiles.

De la même manière que chez les Téléostéens, le cycle cardiaque est constitué d'une alternance de phases de diastole et de systole, affectant simultanément les moitiés gauche et droite du cœur. La diastole correspond à un relâchement de la musculature engendrant une augmentation du volume de la cavité cardiaque et la systole à une contraction générant une diminution de son volume.

La diastole atriale coïncide avec le remplissage des atriums. Le sang accumulé dans les atriums exerce une pression sur les valves atrioventriculaires et provoque leur ouverture. Le sang est alors déversé dans les ventricules, en phase de diastole également. La systole des atriums intervient ensuite, accentuant le remplissage des ventricules. Alors que les ventricules débutent leur contraction, les atriums retrouvent un état relâché. La systole ventriculaire est à l'origine d'une augmentation de la pression interne. Exercée sur les valves atrioventriculaires, elle provoque leur fermeture. Inversement, elle provoque l'ouverture des valves ventriculoartérielles. Le sang est alors propulsé dans les artères puis les ventricules se relâchent et les valves ventriculoartérielles se ferment.

Du fait de l'élasticité de leur paroi, les troncs artériels contribuent à régulariser le flux sanguin.

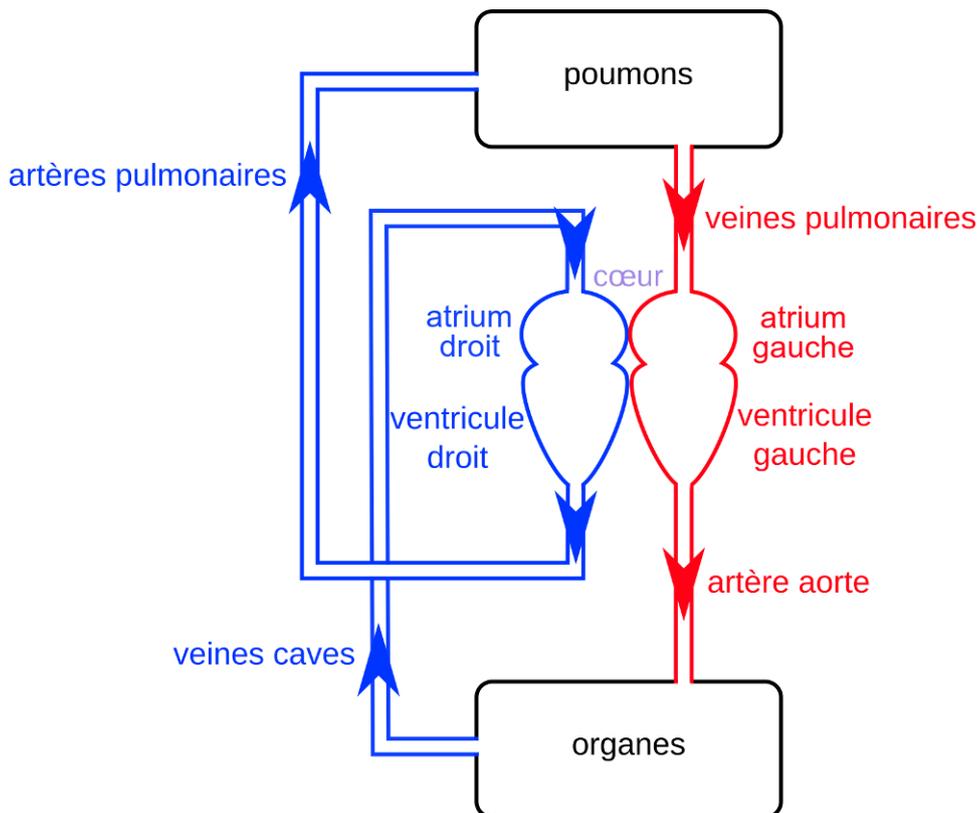
Ainsi, la circulation est double dans le cas des Mammifères, comme dans le cas des Oiseaux. Les réseaux capillaires de l'appareil respiratoire et des autres appareils sont disposés en série, mais chaque circuit est muni de son propre dispositif de propulsion en raison du cloisonnement du cœur. Si la pression dans le circuit pulmonaire est relativement faible en relation avec une résistance vasculaire peu importante, autorisant des échanges gazeux respiratoires efficaces, elle est plus élevée dans le circuit systémique, permettant de contrecarrer les effets de la gravité et de contrôler le débit dans les organes.

Une telle circulation peut être mise en perspective du métabolisme important des Mammifères et des Oiseaux, lié en particulier à leur homéothermie.

La fréquence cardiaque au sein de ces groupes est très variable d'une espèce à l'autre. Dans l'espèce humaine elle est par exemple de 70 battements par minute environ, contre 970 battements par minute chez les Chauves-Souris (Chiroptères). De même elle est de 140 battements par minute chez l'Autruche et de 700 à 1000 battements par minute chez la Mésange. La fréquence cardiaque est généralement plus élevée chez les animaux de petite taille que chez les animaux de grande taille. Elle dépend également de l'activité et de la dépense métabolique correspondante. Le vol des Oiseaux est par exemple un mode de déplacement requérant une importante quantité d'énergie. La fréquence cardiaque de ces animaux est de manière générale supérieure à celle des Mammifères, leur cœur plus volumineux et la pression sanguine plus élevée.

La circulation double des Mammifères peut être représentée comme ci-dessous.

Figure 8. Circulation double des Mammifères



La circulation chez les Mammifères et les Oiseaux est donc réalisée selon deux circuits, pulmonaire et systémique, chacun disposant de son propre dispositif de propulsion grâce au cloisonnement du cœur. Les propriétés des vaisseaux constituant les deux circuits déterminent des pressions différentes, relativement faible dans le circuit pulmonaire et élevée dans le circuit systémique. Elles contribuent à améliorer les échanges entre le sang et le milieu ou les organes pour une dépense énergétique réduite. Un métabolisme élevé est ainsi rendu possible.

La double circulation apparaît comme une adaptation à la vie en milieu aérien. Or, le groupe des Vertébrés a pris naissance en milieu aquatique et ses premiers représentants possédaient vraisemblablement une circulation simple.

Comment la double circulation a-t-elle été mise en place à partir de la circulation simple ?

De la circulation sanguine simple à la circulation sanguine double : une distribution du sang dans un circuit partiellement dédoublé

Parmi les Vertébrés, outre les groupes strictement aquatiques ou aériens, existent des groupes occupant à la fois les milieux aquatique et aérien.

Ce sont par exemple les Lissamphibiens comme les Grenouilles, mais aussi certains Vertébrés aquatiques comme les Dipneustes capables de réaliser leurs échanges gazeux respiratoires avec l'eau par des branchies ou avec l'air par des poumons.

De la circulation sanguine simple à la circulation sanguine double : un circuit double et un cœur partiellement cloisonné

L'exemple de la Grenouille permet de décrire le cas des Lissamphibiens.

Figure 9. Anatomie de la Grenouille en vue ventrale

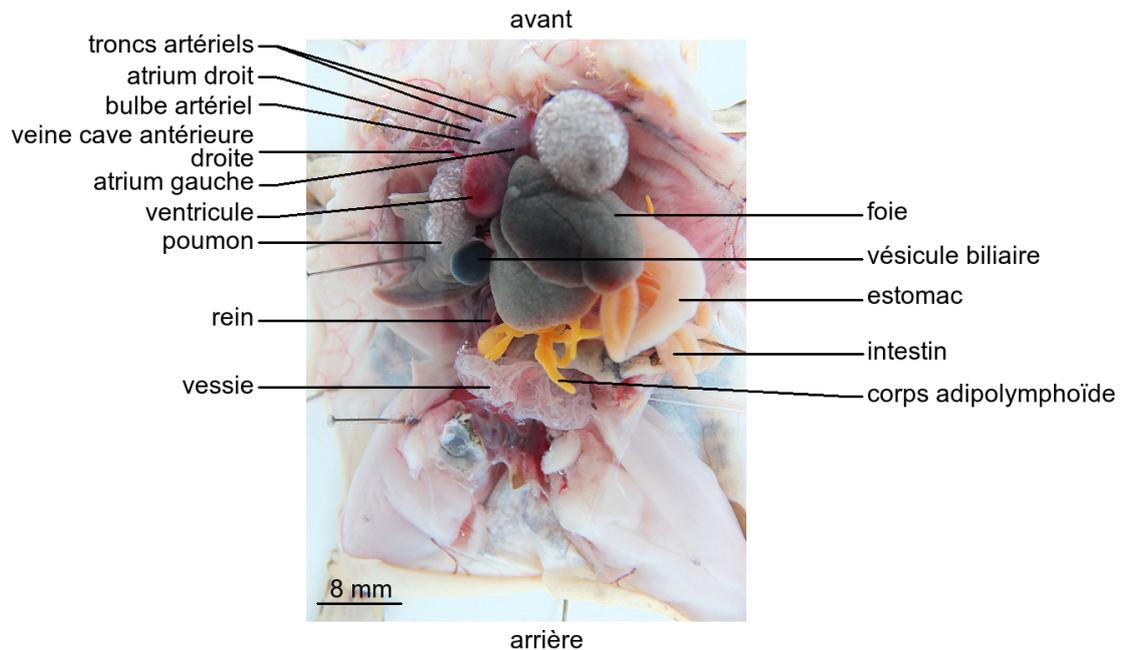
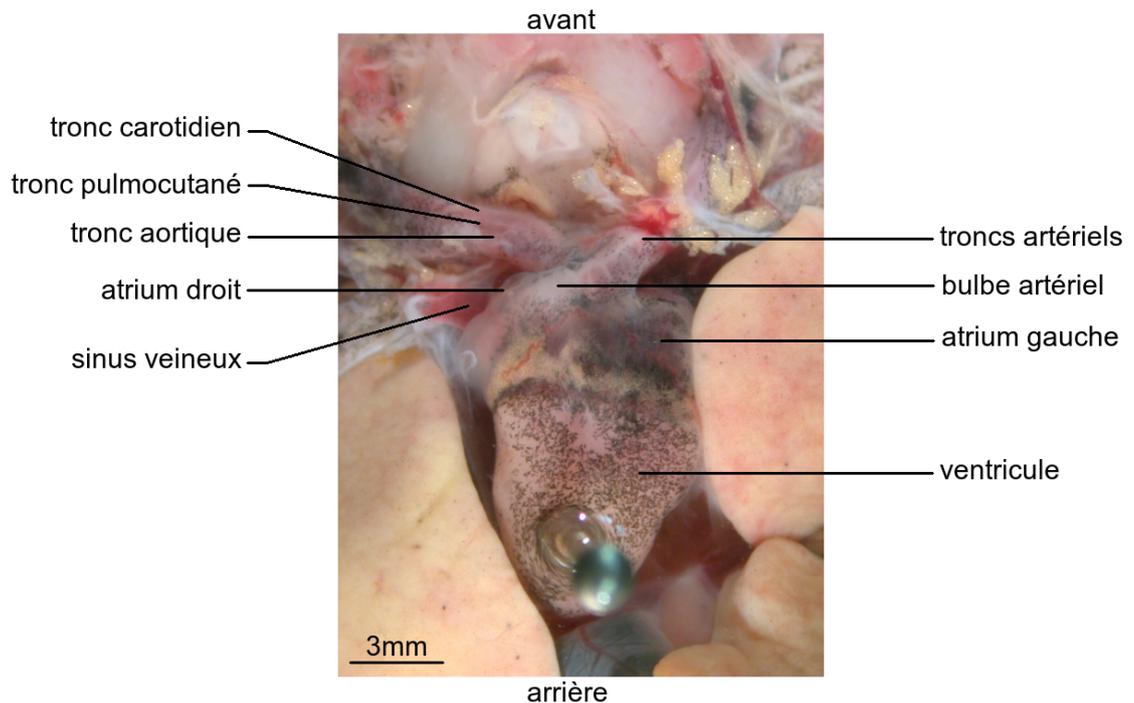


Figure 10. Région cardiaque de la Grenouille en vue ventrale



L'appareil circulatoire de la Grenouille adulte comporte un cœur situé en position antérieure et ventrale. Anatomiquement, il apparaît formé d'un atrium droit communiquant avec un sinus veineux dorsal, d'un atrium gauche et d'un ventricule. Un bulbe artériel ventral est en continuité avec le ventricule.

Le bulbe artériel reçoit le sang du ventricule. De chaque côté, il se ramifie en trois vaisseaux ou troncs artériels :

- un tronc carotidien se dirigeant vers l'avant et irriguant la tête ;
- un tronc aortique courbé vers l'arrière, formant une crosse aortique, et acheminant le sang vers les organes de la région postérieure ;
- un tronc pulmocutané latéral apportant le sang aux poumons d'une part et à la peau d'autre part.

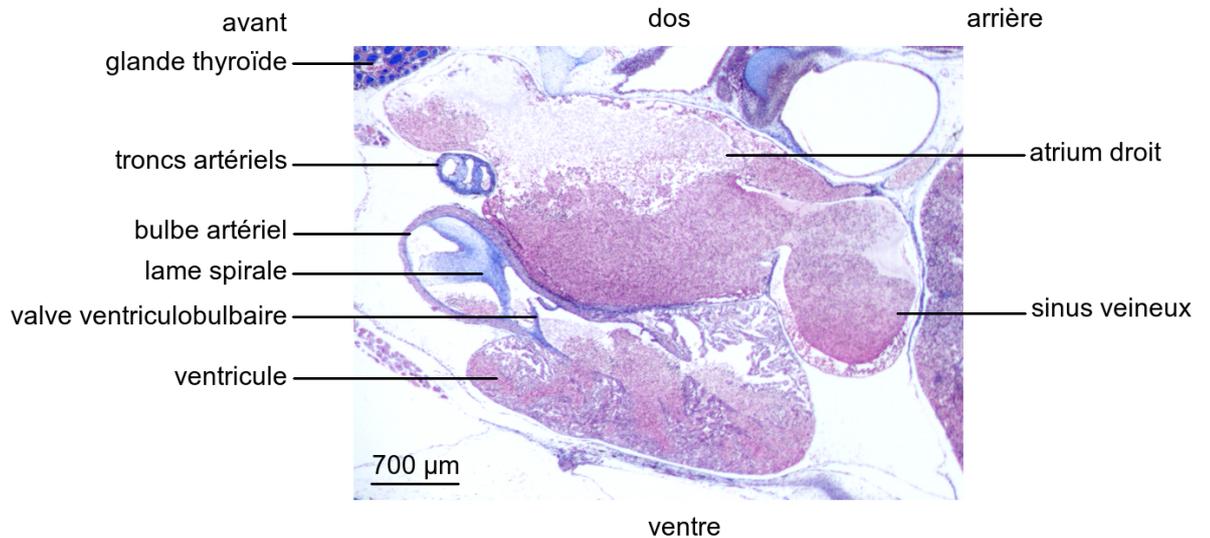
Dorsalement, les deux artères aortes convergent en une artère aorte unique émettant une artère coeliacomésentérique en direction de l'appareil digestif, des artères rénales alimentant les reins et des artères iliaques irriguant les membres postérieurs.

Le sang des poumons est ramené à l'atrium gauche par deux veines pulmonaires, alors que le sang issu des autres organes est drainé par des veines caves antérieures et postérieure débouchant dans le sinus veineux.

Dans les poumons et la peau, le sang est enrichi en dioxygène et le dioxyde de carbone qu'il contient est libéré dans le milieu. Dans les autres organes, il est appauvri en dioxygène et enrichi en dioxyde de carbone.

Finalement, l'atrium gauche reçoit du sang hématosé et le sinus veineux un mélange de sang hématosé provenant de la peau et de sang non hématosé provenant des autres organes.

Figure 11. Cœur de Grenouille juvénile en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



En coupe longitudinale, il apparaît que le sinus veineux est en continuité avec l'atrium droit et que les atrioms droit et gauche communiquent avec le ventricule qui demeure indivis. Le bulbe artériel pour sa part est divisé en une rampe dorsale et une rampe ventrale par une lame spirale de nature conjonctive.

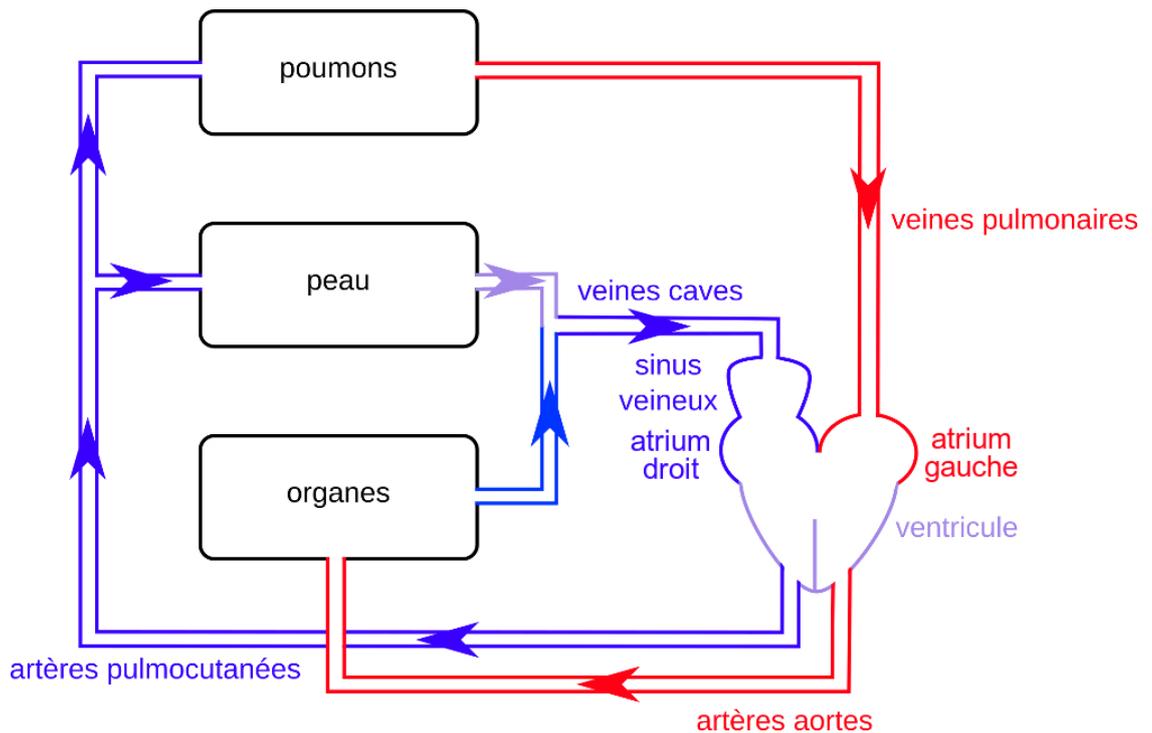
Ainsi le cœur de la Grenouille est incomplètement cloisonné, avec deux atrioms distincts et un ventricule commun. Une telle organisation rend possible le mélange des sangs hématosé et non hématosés dans le ventricule. Cependant, le sang hématosé provenant des poumons et transitant par l'atrium gauche est principalement dirigé vers la rampe ventrale du bulbe artériel, à l'origine des troncs carotidien et aortiques. Le sang résultant du mélange de sang hématosé cutané et de sang non hématosé systémique transite par le sinus veineux et l'atrium droit avant d'être propulsé dans la rampe dorsale du bulbe artériel, à l'origine du tronc pulmonocutané. Il existe un cloisonnement fonctionnel du ventricule résultant notamment d'un léger décalage dans le remplissage des atrioms gauche et droit, ainsi que d'une orientation des flux sanguins dans le ventricule du fait de la présence de replis dans sa paroi.

Avec une telle organisation, les réseaux capillaires de l'appareil respiratoire et des autres appareils sont disposés en parallèle. Les débits sont contrôlés par le jeu des résistances vasculaires et il est possible de distribuer des volumes de sang différents dans les circuits pulmonaire et systémique.

Ainsi, en hiver alors qu'ils sont en vie ralentie, les Lissamphibiens réalisent leurs échanges gazeux respiratoires exclusivement par la peau. L'irrigation pulmonaire est alors réduite par une augmentation de la résistance vasculaire et le sang principalement orienté vers la peau et les autres appareils. Le sang hématosé au niveau de la peau parvient à l'atrium droit, est mélangé au sang non hématosé puis redistribué entre la peau et la circulation systémique.

La circulation des Lissamphibiens peut être représentée comme ci-dessous.

Figure 12. Circulation des Lissamphibiens



L'étude du développement de l'appareil circulatoire des Lissamphibiens révèle que les troncs pulmocutané, aortique et carotidien sont homologues des artères branchiales 6, 4 et 3 des Téléostéens, les réseaux capillaires présents sur leurs trajets ayant disparu.

De la même manière chez les Mammifères et les Oiseaux, les artères pulmonaires sont une évolution des artères branchiales 6, l'artère aorte de l'une des crosses aortiques issue des artères branchiales 4 (gauche chez les Mammifères et droite chez les Oiseaux) et les artères carotides des artères branchiales 3.

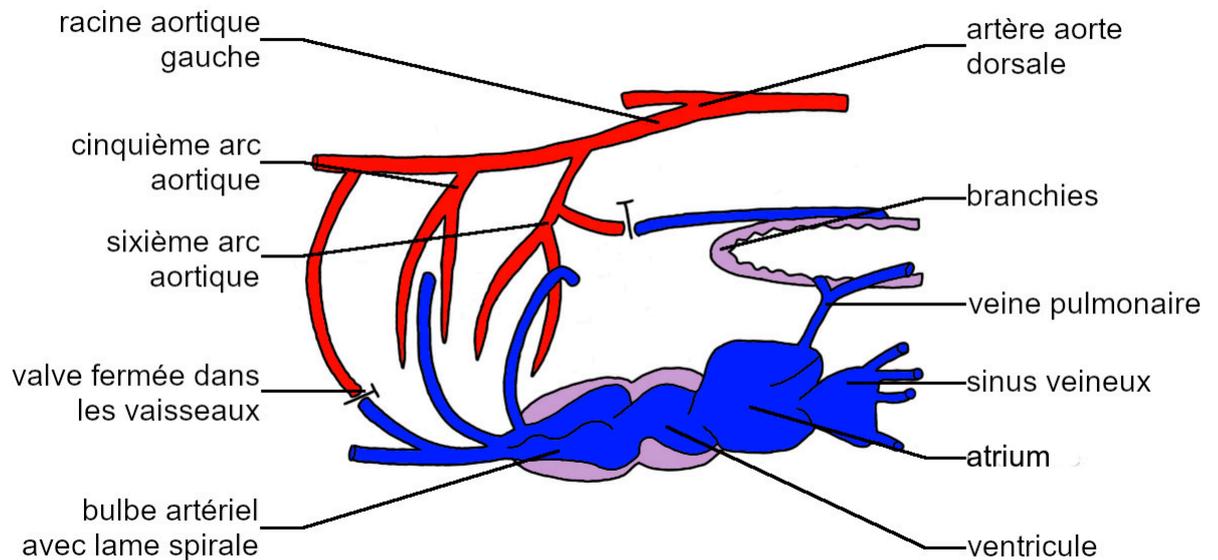
Il est vraisemblable qu'il existe des états intermédiaires entre ceux observés chez les Téléostéens et les Lissamphibiens d'une part, entre les Lissamphibiens et les Mammifères et Oiseaux d'autre part. Quelles sont leurs caractéristiques ?

De la circulation sanguine simple à la circulation sanguine double : vers un circuit dédoublé et un cœur cloisonné

Les Téléostéens appartiennent au sous-groupe de Vertébrés des Actinoptérygiens.

Le sous-groupe des Sarcoptérygiens est principalement représenté par des animaux évoluant en milieu aérien dont les Mammifères, les Oiseaux et les Lissamphibiens. Il comporte également des animaux aquatiques, les Dipneustes, qui ont la particularité de posséder un double appareil respiratoire, branchial et pulmonaire.

Figure 13. Région cardiaque de l'appareil circulatoire de Dipneuste (d'après Karel Liem, Lance Grande, Warren Walker et William Bemis)



À l'instar de celui des Téléostéens, l'appareil circulatoire des Dipneustes est représenté par cinq paires d'artères antérieures, correspondant aux artères branchiales embryonnaires 2 à 5. Seules les artères 2, 5 et 6 sont associées à des branchies, les artères 3 et 4 sont continues. La sixième artère branchiale efférente émet une ramification en direction des poumons, qualifiée d'artère pulmonaire. Le sang du poumon retourne au cœur par une veine pulmonaire.

Parallèlement le cœur, formé de quatre chambres semblables à celles du cœur des Téléostéens, comporte une cloison atriale et une cloison ventriculaire incomplètes. Elles déterminent des régions cardiaques droite et gauche. Le bulbe artériel est cloisonné de même par une lame spirale.

Lorsque le milieu aquatique est riche en dioxygène, les échanges gazeux respiratoires et la circulation sont semblables à ceux décrits chez les Téléostéens : le sang pauvre en dioxygène est propulsé dans les artères branchiales afférentes, il est hématosé dans les branchies, repris par les artères branchiales efférentes puis distribué aux autres organes. Appauvri en dioxygène, il retourne au cœur. Dans cette situation, le passage du sang dans les poumons est empêché par la fermeture de la valve située au niveau des artères pulmonaires. Lorsque le milieu aquatique est pauvre en dioxygène, les Dipneustes réalisent leurs échanges gazeux respiratoires avec l'air grâce à leurs poumons. Les valves des artères branchiales 2 et 3 sont fermées et le sang propulsé par le cœur est orienté vers l'artère branchiale afférente 6 puis les poumons. Le sang hématosé est alors ramené au sinus veineux par les veines pulmonaires. Il circule dans la moitié gauche du cœur et est propulsé dans les artères 3 et 4 qui le distribuent vers la tête et la région postérieure. Le sang non hématosé retourne au cœur par des veines systémiques et circule dans la région droite avant d'être à nouveau propulsé dans l'artère 6 et pris en charge par l'artère pulmonaire.

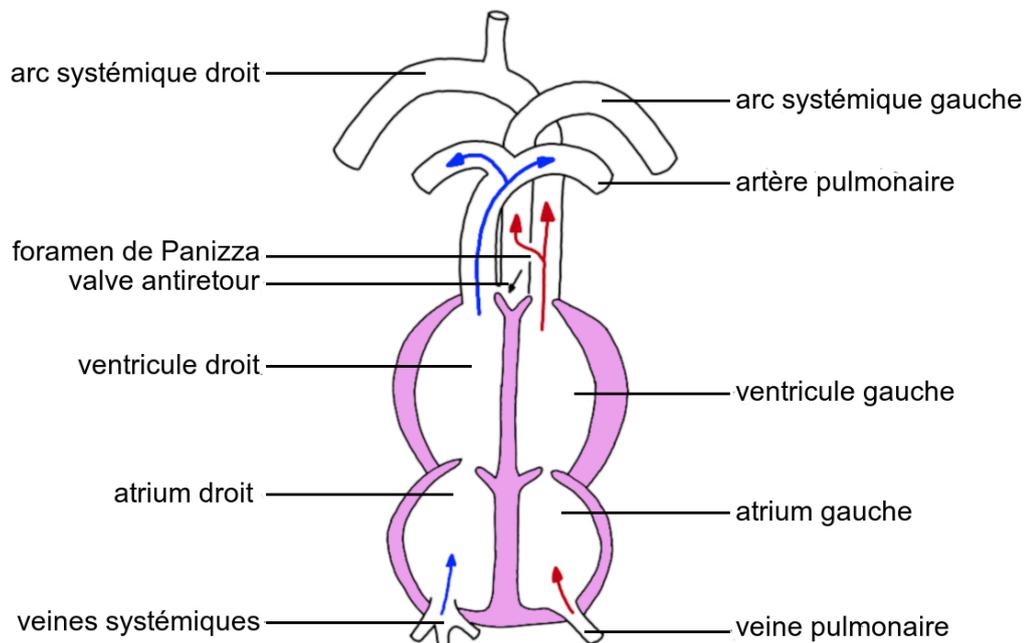
La circulation ainsi décrite est modulable : selon les conditions environnementales, elle est simple ou double. Deux circuits coexistent grâce à la présence de valves vasculaires et de cloisons cardiaques incomplètes. La circulation simple rappelle celle des Vertébrés aquatiques et la circulation double celle des Lissamphibiens, suggérant une préadaptation des Dipneustes à la vie en milieu aérien. La coexistence des deux types de circulation révèle les relations étroites entre l'organisation de l'appareil circulatoire et celle de l'appareil respiratoire.

Parmi les Vertébrés évoluant en milieu aérien figurent les Crocodiliens comme les Crocodiles, les Chéloniens ou Tortues et les Lépidosauriens avec les Lézards par exemple.

L'appareil circulatoire des Chéloniens et des Lépidosauriens est semblable à celui des Lissamphibiens, exception faite de la dérivation cutanée de l'artère pulmonaire. La peau est dans ces groupes irriguée par le circuit systémique. Le sinus veineux est réduit et le ventricule partiellement cloisonné.

Un tel agencement permet de distribuer le sang différemment selon les conditions, notamment chez les Chéloniens évoluant en milieu aquatique. Ainsi, lorsque l'animal est en surface et que les poumons sont ventilés, la résistance vasculaire pulmonaire est réduite et le volume de sang dans la circulation pulmonaire plus élevé que dans la circulation systémique. Le sang est alors très enrichi en dioxygène, étant partiellement recyclé dans la circulation pulmonaire. Inversement en plongée, lorsque les poumons ne sont pas ventilés, la résistance vasculaire pulmonaire augmente et le volume de sang dans la circulation pulmonaire est plus faible que dans la circulation systémique. Un mélange de sang non hématosé et de sang hématosé intervient, le sang étant partiellement recyclé au sein de la circulation systémique. Ce fonctionnement assure un approvisionnement stable des organes en dioxygène.

Figure 14. Cœur de Crocodilien (d'après Karel Liem, Lance Grande, Warren Walker et William Bemis)



Le cœur des Crocodiliens présente en revanche une cloison interventriculaire continue, comme ceux des Mammifères et des Oiseaux. Cependant, si l'artère systémique droite communique avec le ventricule gauche, l'artère systémique gauche communique avec le ventricule droit. Les deux artères systémiques sont reliées par un conduit appelé foramen de Panizza. Lors de la systole des ventricules, le ventricule gauche propulse le sang hématosé dans l'artère systémique droite, et du fait de la pression, une partie du sang hématosé passe dans l'artère systémique gauche en empruntant le foramen de Panizza. Parallèlement, la valve située à la base de l'artère systémique gauche est fermée, et le ventricule droit propulse le sang non hématosé dans les seules artères pulmonaires. Une double circulation est ainsi établie, avec la séparation anatomique complète des circuits pulmonaire et systémique.

Conclusion

Les Vertébrés actuels sont présents dans les milieux aquatique et aérien. Leurs caractéristiques sont très différentes en termes de densité et de richesse en dioxygène notamment. En conséquence, les contraintes subies par les animaux y évoluant diffèrent.

La diversité des appareils circulatoires et respiratoires rencontrés chez les Vertébrés est interprétée comme le résultat d'adaptations aux contraintes exercées par le milieu de vie. Des modifications de l'organisation du cœur et de la disposition des vaisseaux, ainsi que des résistances vasculaires, des débits et fréquences cardiaques, sont à l'origine de la transition entre une circulation simple et une circulation double.

La conquête du milieu aérien par les Vertébrés a ainsi été accompagnée de profondes modifications de l'appareil respiratoire et de l'appareil circulatoire. La transition entre les appareils respiratoires branchial et pulmonaire a été combinée à une transition d'une circulation simple à une circulation double.

Les modes de circulation et les caractéristiques du milieu de vie sont également liés à la taille et au métabolisme des animaux.

Bibliographie et sitographie

Livres

Karel Liem, Lance Grande, Warren Walker, et William Bemis. *Functional anatomy of the vertebrates, an evolutionary perspective*.. 3ème édition. Brooks/Cole. 2001. 701 p.. [978-0-03-022369-3]

Knut Schmidt-Nielsen. *Physiologie animale, adaptation et milieux de vie*.. Dunod. 1998. 611 p.. [2-10-003700-8]

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

Serge Jodra. *Les poissons*. In *Imago Mundi, l'encyclopédie gratuite en ligne [en ligne]*. Serge Jodra. 2004 [date de consultation : 03 avril 2019]. Disponible sur : <http://www.cosmovisions.com/poissons.htm> .

Susan Orosz. *Anatomy of the avian heart*. In *Lafeber Company [en ligne]*. Lafeber Compagny. 2009 [date de consultation : 03 avril 2019]. Disponible sur : <https://lafeber.com/pet-birds/anatomy-of-the-avian-heart/> .

Jean-Paul Truchot. *Les systèmes circulatoires des animaux*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 03 avril 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/circulatoires-systemes-les-systemes-circulatoires-des-animaux/> .

Aorte. In *Wikipédia l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. 2004 [date de consultation : 03 avril 2019]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Aorte> .

Cetacea. *Wikipédia l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. 2008 [date de consultation : 03 avril 2019]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Cetacea> .

Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes

Loanne Amoros <loanne.amoros@etu.univ-st-etienne.fr>

Clothilde Gagne

<clothilde.gagne@etu.univ-st-etienne.fr>

Loriane Mérand <loriane.merand@etu.univ-st-etienne.fr>

Lucie Peillon <lucie.peillon@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les animaux sont des êtres vivants pluricellulaires, hétérotrophes pour le carbone et généralement mobiles. Ils sont classés dans divers groupes, sur la base de leurs caractères communs et distinctifs.

Les Vertébrés regroupent ainsi des animaux dont le corps est formé de trois régions, la tête antérieure, le tronc moyen portant deux paires de membres et la queue postérieure. Ils possèdent un squelette interne, organisé en squelette céphalique situé dans la tête, squelette axial longitudinal constitué d'os courts, les vertèbres, squelette zonal représenté par les ceintures pectorale et pelvienne et squelette appendiculaire soutenant les membres. La succession des vertèbres du squelette axial forme la colonne vertébrale à l'origine du nom du groupe. Les Vertébrés sont représentés par des animaux aquatiques comme les Téléostéens (Gardon par exemple) et les Chondrichthyens (Roussette par exemple) ainsi que des animaux aériens comme les Lissamphibiens (Grenouille par exemple), les Mammifères (Mouton par exemple) et les Sauropsidés (Poule par exemple).

Les Euarthropodes regroupent pour leur part des animaux dont le corps est recouvert d'une cuticule rigide organisée en plaques, articulées par des membranes souples. Leur corps est formé de segments associés en régions corporelles distribuées le long de l'axe antéropostérieur. Les segments corporels portent généralement une paire d'appendices articulés à l'origine du nom du groupe. Le groupe des Euarthropodes comporte plus d'un million et demi d'espèces actuelles, chacune représentée par de nombreux individus. Elles sont classées en deux sous-groupes, les Chélicérates (Araignée par exemple) et les Mandibulates (Criquet par exemple).

Les plans d'organisation des Vertébrés et des Euarthropodes comportent notamment un appareil digestif assurant l'alimentation, un appareil respiratoire réalisant les échanges gazeux respiratoires et un appareil excréteur responsable de l'élimination des déchets du métabolisme. Ces appareils sont le siège d'échanges entre l'organisme et le milieu grâce à la présence de surfaces d'échanges. Ainsi les substances nutritives sont absorbées par le tube digestif, le dioxygène est absorbé et le dioxyde de carbone rejeté par les organes respiratoires, les déchets métaboliques sont éliminés par les organes excréteurs. Les cellules profondes consomment les nutriments et le dioxygène, et produisent le dioxyde de carbone et les déchets métaboliques. Elles sont reliées aux surfaces d'échanges périphériques par un liquide extracellulaire circulant dans un réseau de conduits, les vaisseaux. Il assure la distribution et le drainage de la matière dans l'organisme. Le dispositif anatomique formé des vaisseaux est un appareil circulatoire.

La mise en mouvement du liquide dans les vaisseaux est généralement le fait de portions musculaires et contractiles du réseau. Elles constituent des organes appelés cœurs.

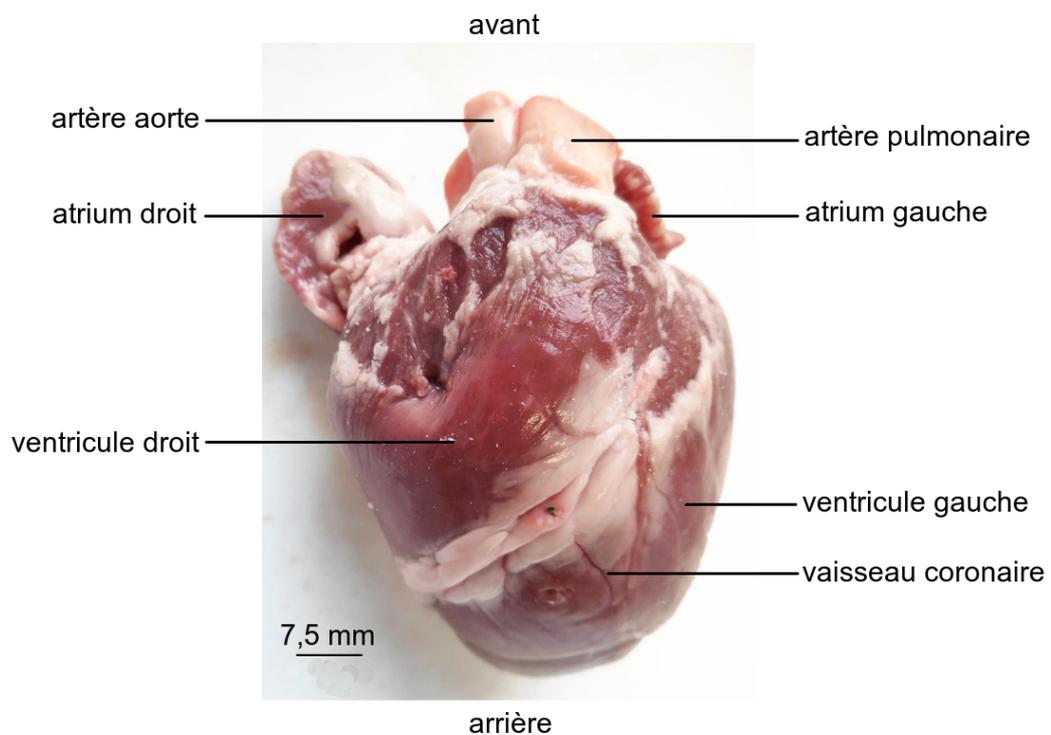
Quelles sont les caractéristiques structurales et fonctionnelles des cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes ?

Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes : des organes des appareils circulatoires

Le cœur des Vertébrés : un organe d'appareil circulatoire clos

Le cœur de Mouton et le cœur de Porc, deux Mammifères, permettent de décrire l'organisation du cœur des Vertébrés et sa place dans l'appareil circulatoire.

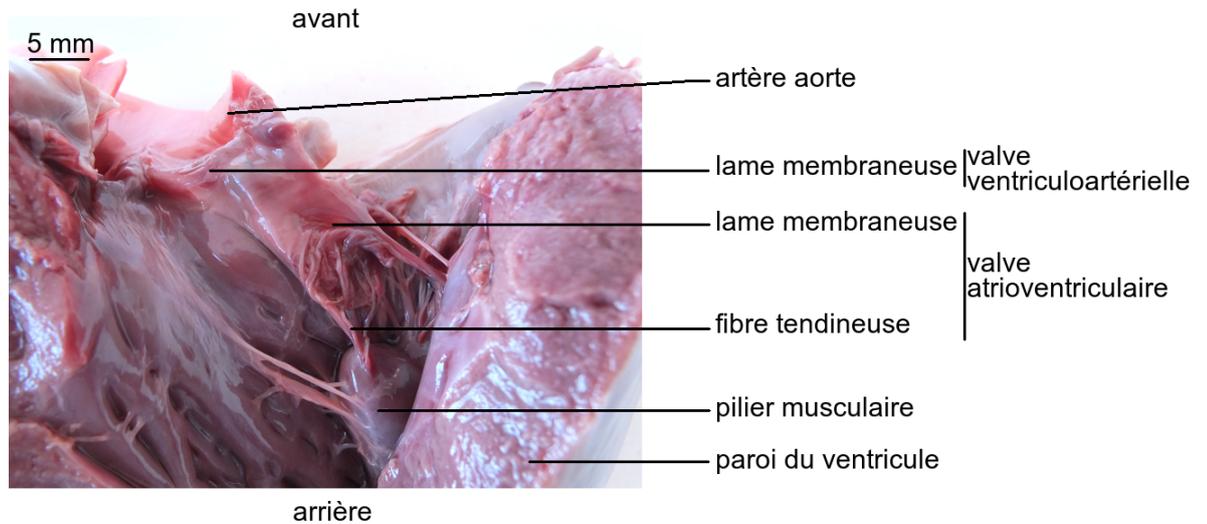
Figure 1. Morphologie du cœur de Mouton en vue ventrale



Le cœur des Mammifères apparaît constitué de deux chambres antérieures nettement séparées morphologiquement et de deux chambres postérieures entourées d'une enveloppe continue. Il s'agit respectivement des atriums droit et gauche et des ventricules droit et gauche.

Des vaisseaux communiquent avec les chambres cardiaques. Ce sont les veines en relation avec les atriums et les artères en relation avec les ventricules.

Figure 2. Anatomie du cœur de Porc en vue ventrale

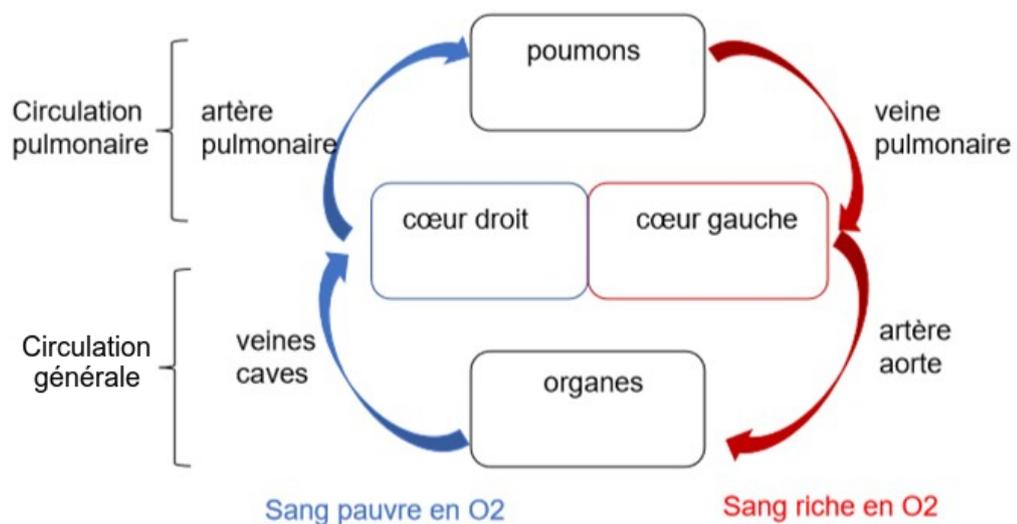


Anatomiquement, les deux chambres cardiaques d'un même côté communiquent entre elles et les chambres droites et gauches sont isolées par une cloison. Ainsi atrium droit et ventricule droit sont en continuité, de même qu'atrium gauche et ventricule gauche. L'atrium est séparé du ventricule par une valve atrioventriculaire formée de lames membraneuses reliées par des fibres tendineuses à des piliers charnus.

Les veines débouchent dans les atriums et les artères émanent des ventricules dont elles sont séparées par des valves ventriculoartérielles également qualifiées de sigmoïdes.

La place du cœur dans l'appareil circulatoire des Mammifères est représentée ci-dessous.

Figure 3. Place du cœur dans l'appareil circulatoire des Mammifères



Le sang pauvre en dioxygène et riche en dioxyde de carbone provenant des organes est amené à l'atrium droit par les veines caves. Il passe dans le ventricule droit puis dans le tronc pulmonaire donnant naissance aux artères pulmonaires. Dans les poumons, le sang se charge en dioxygène et libère le dioxyde de carbone. Il est acheminé vers l'atrium gauche par les veines pulmonaires. Il passe ensuite dans le ventricule gauche puis dans l'artère aorte.

Ainsi, la moitié droite du cœur traite le sang pauvre en dioxygène et riche en dioxyde de carbone alors que la moitié gauche traite le sang riche en dioxygène et pauvre en dioxyde de carbone, sans qu'il y ait mélange. Une telle organisation détermine une double circulation, le sang empruntant deux circuits, pulmonaire (petite circulation) et systémique (grande circulation), et traversant le cœur deux fois sur son parcours.

Dans les organes un réseau de vaisseaux très fins, qualifiés de capillaires, est situé en aval des ramifications ultimes des artères et en amont des veines les plus fines. Les vaisseaux capillaires sont le siège des échanges entre les cellules profondes et le sang, ou entre le sang et le milieu extérieur. Les réseaux capillaires des circuits pulmonaire et systémique sont disposés en série, ceux des organes du circuit systémique en parallèle.

Finalement dans l'appareil circulatoire des Mammifères et plus généralement des Vertébrés, le sang est endigué sur la totalité de son parcours. Il transite du cœur aux artères puis aux vaisseaux capillaires avant de circuler dans les veines et de revenir au cœur. En conséquence l'appareil circulatoire des Vertébrés est dit clos.

Chez les Téléostéens le cœur est formé de trois chambres, le sinus veineux, l'atrium et le ventricule. Le sinus veineux reçoit le sang pauvre en dioxygène et riche en dioxyde de carbone provenant des organes. Le sang transite ensuite dans l'atrium puis dans le ventricule. Il est transféré au bulbe artériel, à l'origine de l'aorte ventrale. Elle irrigue l'appareil respiratoire branchial dans lequel le sang est enrichi en dioxygène et appauvri en dioxyde de carbone. Le sang riche en dioxygène et pauvre en dioxyde de carbone est alors distribué dans les organes par des artères issues de la convergence des vaisseaux capillaires branchiaux. La circulation est dans ce cas simple et le cœur ne traite que du sang pauvre en dioxygène et riche en dioxyde de carbone.

L'organisation de l'appareil circulatoire varie donc selon le groupe de Vertébrés mais ses caractéristiques fondamentales sont partagées.

Qu'en est-il de la place du cœur dans l'appareil circulatoire des Euarthropodes ?

Le cœur des Euarthropodes : un organe d'appareil circulatoire ouvert

Les exemples du Criquet, appartenant au groupe des Insectes (Mandibulates), et du Crabe vert, appartenant au groupe des Malacostracés (Mandibulates), permettent de décrire la place du cœur dans l'appareil circulatoire des Euarthropodes.

Figure 4. Anatomie du Criquet en vue dorsale

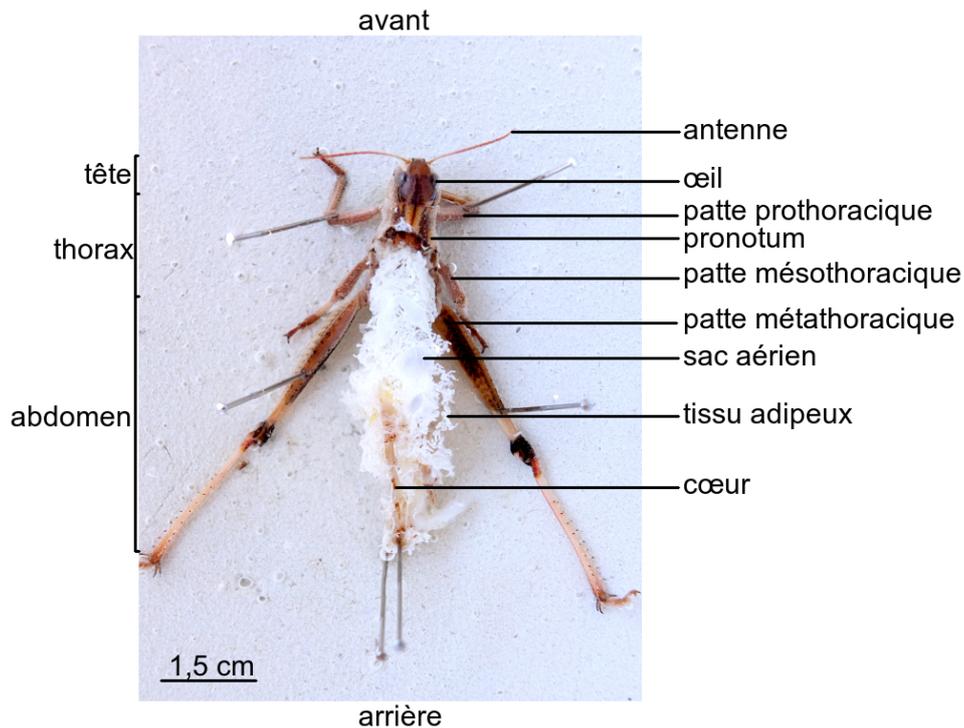
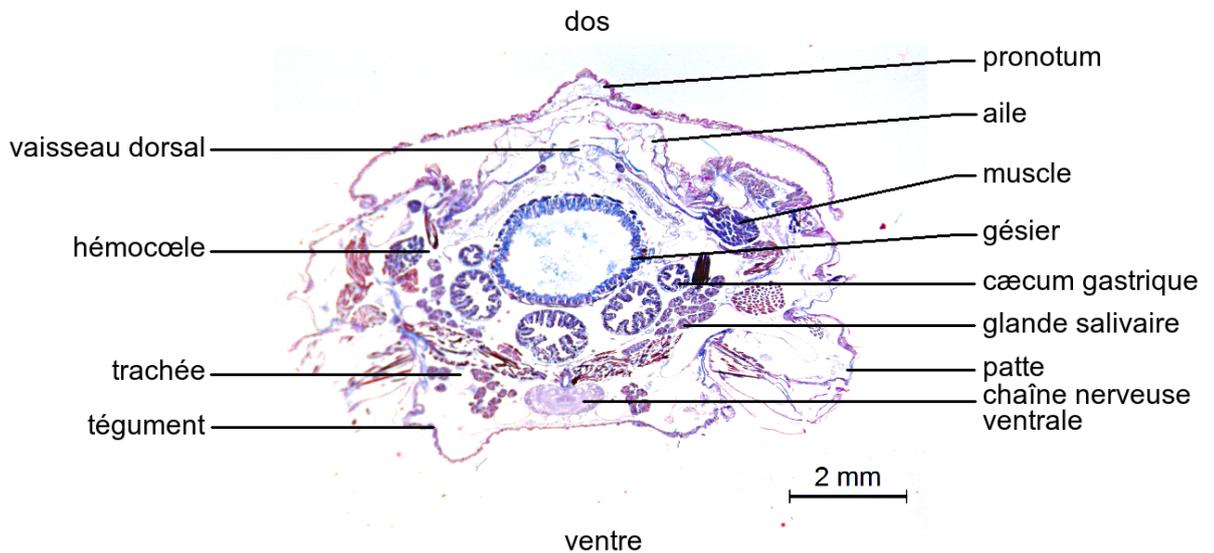


Figure 5. Coupe transversale de mésothorax de Criquet (Collection de l'ENS de Lyon)



Le cœur du Criquet est situé dans l'abdomen au niveau des segments 1 à 8, en position dorsale et médiane. Il se présente comme une structure tubuleuse formée par sept chambres renflées successives. Obturé à l'arrière, il est à l'avant en continuité avec un vaisseau dorsal, l'aorte, irriguant la tête et émettant des expansions dans le thorax. Elles s'ouvrent finalement sur la cavité générale appelée hémocœle. Le cœur et l'aorte sont situés entre une structure membraneuse dorsale, le diaphragme dorsal sur lequel ils reposent, et les pièces du tégument, les tergites. Ils adhèrent au diaphragme et sont suspendus par des fibres conjonctives aux tergites.

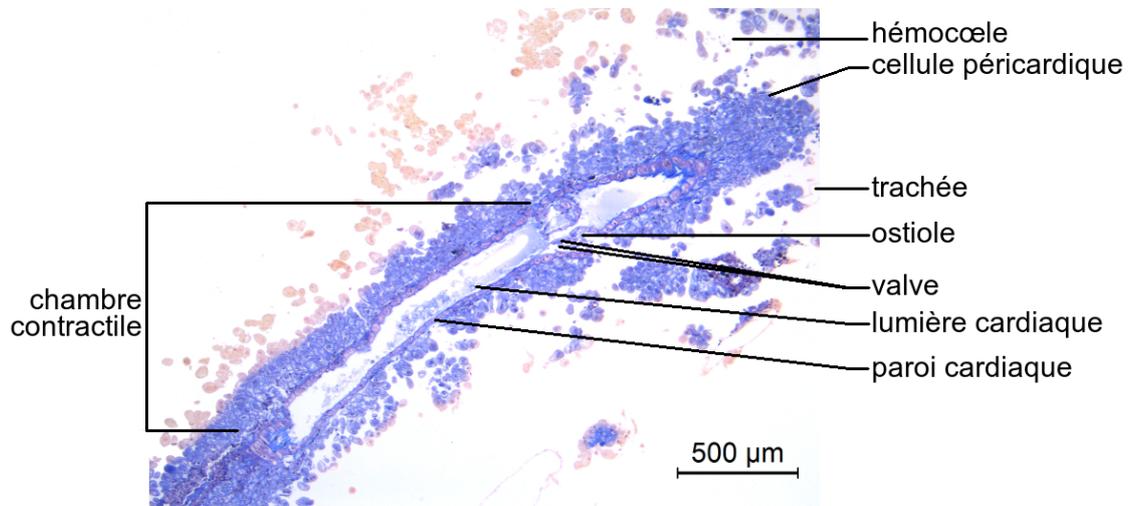
L'hémocœle est partiellement cloisonné en :

- un sinus ventral localisé autour de la chaîne nerveuse ventrale et délimité par les pièces du tégument ventral, les sternites et une structure membraneuse ventrale, le diaphragme ventral ;
- un sinus périviscéral situé entre les diaphragmes ventral et dorsal.

L'hémolymphe circule de l'avant vers l'arrière dans le sinus ventral et du ventre vers le dos dans le sinus périviscéral.

Dans un tel dispositif, le liquide circulant n'est pas endigué sur la totalité de son trajet : il transite par le cœur puis par l'artère aorte avant de s'épancher dans la cavité générale. L'appareil circulatoire est en conséquence qualifié d'ouvert et le liquide circulant est nommé hémolymphe. En raison du circuit parcouru par l'hémolymphe, la circulation s'apparente à une circulation simple.

Figure 6. Cœur de Criquet en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

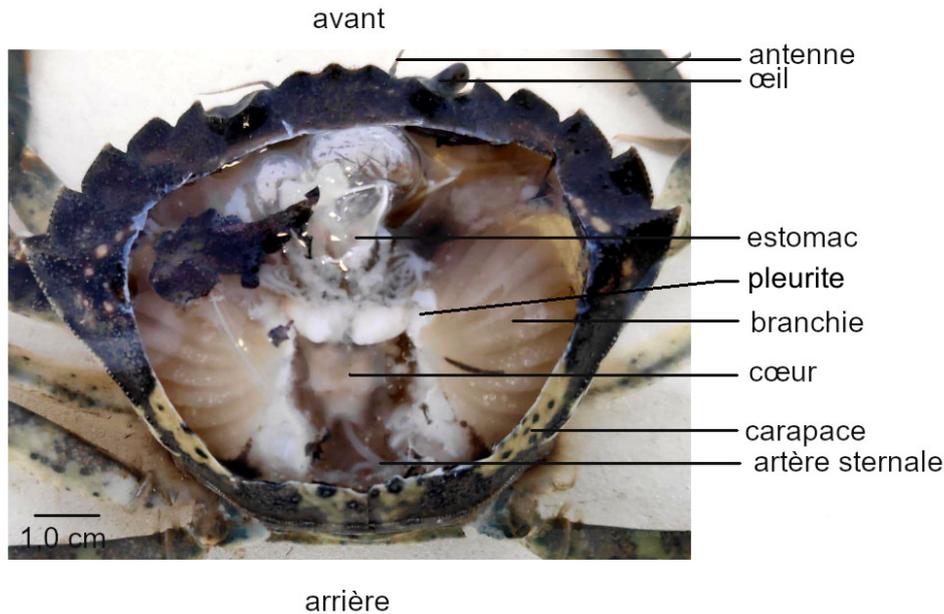


En coupe longitudinale, la paroi cardiaque apparaît perforée par des ostioles situés au niveau des constriction délimitant les chambres cardiaques. Ils permettent le retour dans le cœur de l'hémolymphe déversée dans l'hémocœle.

Des valves sont également présentes au niveau des ostioles et entre les chambres cardiaques. Ouvertes, elles autorisent le passage de l'hémolymphe et fermées, elles l'empêchent.

De même que celui des Vertébrés, l'appareil circulatoire des Euarthropodes présente une relative diversité.

Figure 7. Anatomie du Crabe vert en vue dorsale



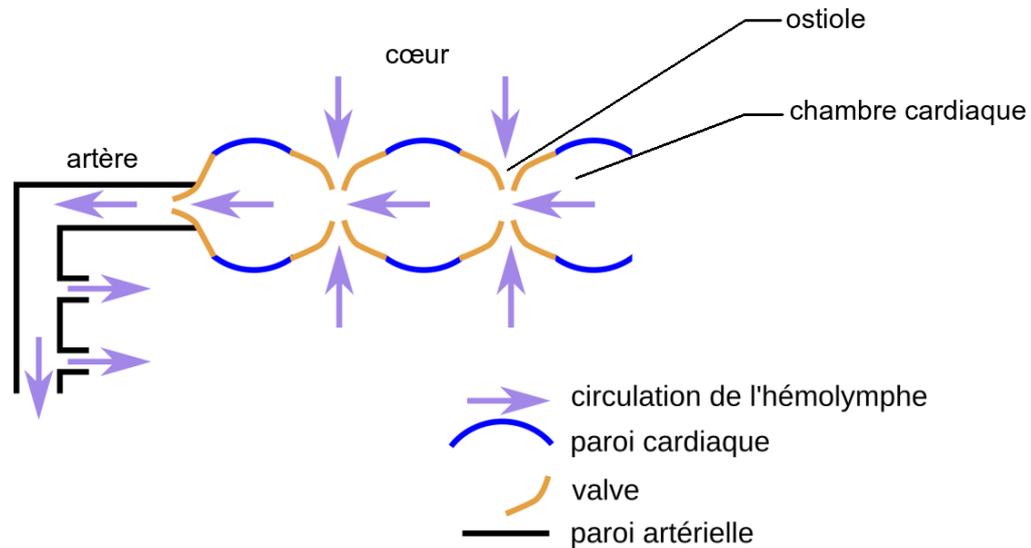
Chez le Crabe vert le cœur est situé dans la partie postérieure du thorax en position dorsale. Logé dans un fin péricarde et de forme grossièrement pentagonale, il est constitué d'une unique chambre percée de trois paires d'ostioles.

Dorsalement et à l'avant il communique avec une artère ophtalmique irriguant le rostre et les yeux, une paire d'artères antennaires et une paire d'artères hépatiques. À l'arrière il est en relation avec l'artère abdominale dorsale ramifiée en deux artères latérales, une paire d'artères par paire d'appendices abdominaux, et deux artères situées au-dessus de l'intestin. Ventralement une grosse artère sternale part du cœur et se divise en artères sternales ventrale antérieure et abdominale postérieure. Des paires d'artères irriguant les différents appendices se détachent de la première.

L'hémolymphe ayant irrigué les organes est recueillie dans un sinus latéral longeant la base des branchies et à l'origine de vaisseaux branchiaux afférents. Elle est ensuite prise en charge par des vaisseaux branchiaux efférents et retourne au péricarde par des sinus veineux.

L'appareil circulatoire du Crabe vert est, à l'instar de celui du Criquet et des autres Euarthropodes, de type ouvert mais les vaisseaux artériels sont bien développés. Leur organisation peut être représentée comme ci-dessous.

Figure 8. Appareil circulatoire ouvert des Euarthropodes



Le cœur est donc un constituant des appareils circulatoires des Vertébrés comme des Euarthropodes, les premiers étant clos et les seconds ouverts.

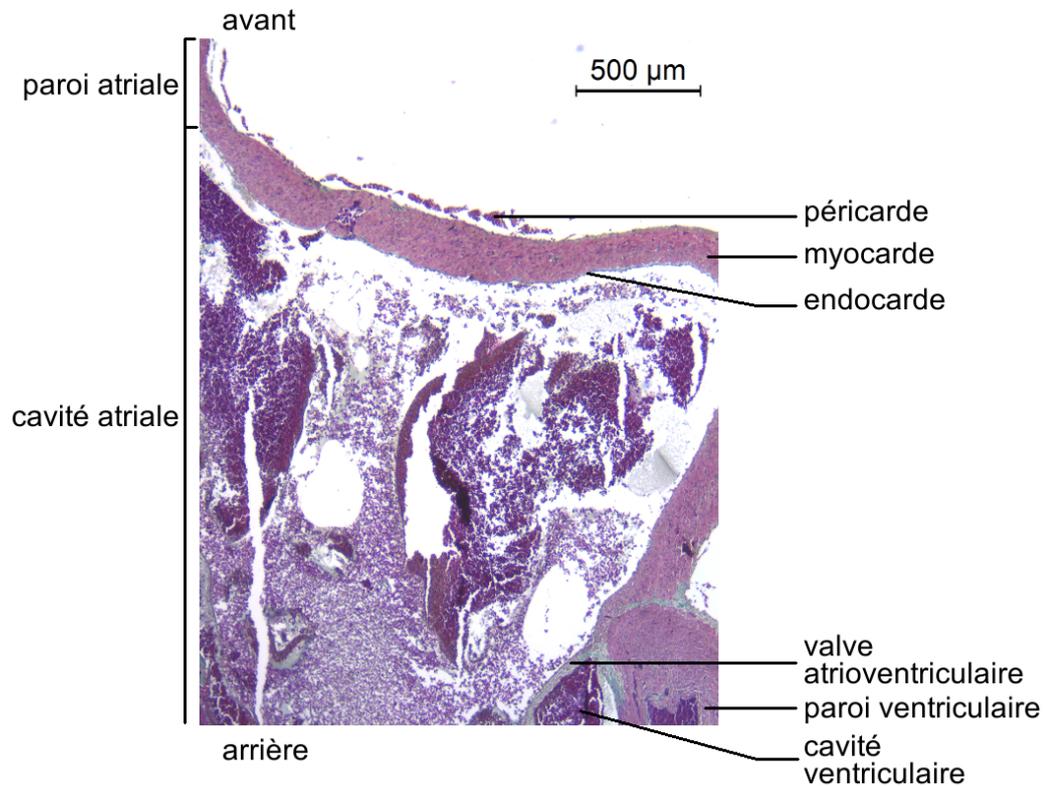
Quelle est sa fonction en relation avec sa structure ?

Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes : des organes propulsant le liquide circulant

Le cœur des Vertébrés : un organe musculueux et contractile

Le cœur de Rat, exemple de Mammifère, permet d'aborder l'organisation tissulaire de cet organe chez Vertébrés.

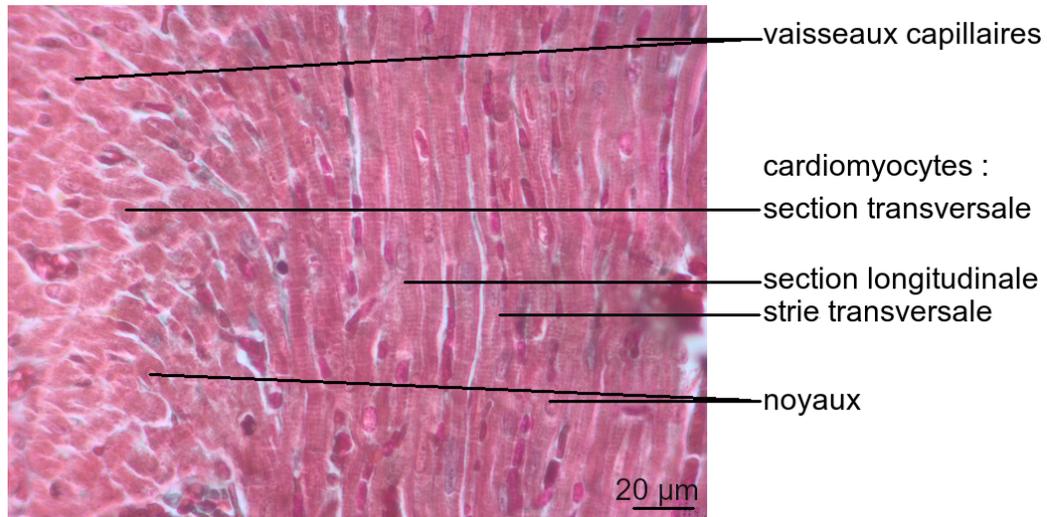
Figure 9. Cœur de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'Université Jean Monnet)



La paroi du cœur des Mammifères comporte trois tuniques. Ce sont :

- le péricarde, enveloppe externe formée de deux feuillets qualifiés de pariétal et de viscéral délimitant une étroite cavité péricardique remplie de liquide, chaque feuillet est constitué d'un épithélium simple et pavimenteux reposant sur du tissu conjonctif fibreux ;
- l'endocarde, enveloppe interne tapissant les chambres et les valves cardiaques au contact du sang, formé d'un épithélium simple pavimenteux, l'endothélium, et de tissu conjonctif fibreux, la couche sous-endothéliale ;
- le myocarde, tunique moyenne constituée de tissu musculaire richement irrigué, épaisse dans la paroi des ventricules et plus fine dans celle des atriums.

Figure 10. Myocarde de cœur de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les cellules constituant le myocarde, appelées cardiomyocytes, sont cylindriques et leurs extrémités sont ramifiées. Elles possèdent un unique noyau central et leur cytoplasme présente des stries transversales en coupe longitudinale. Il s'agit de cellules musculaires striées. Les extrémités des cellules voisines sont reliées par des disques intercalaires au niveau desquels des complexes de jonction sont présents, comportant des jonctions d'ancrage et des jonctions communicantes.

Les cardiomyocytes sont agencés en réseau dans le myocarde et ont une disposition spiralée.

Ils sont associés à du tissu conjonctif fibreux dans lequel courent de nombreux vaisseaux capillaires, intercalés entre les artères et les veines coronaires assurant l'irrigation du cœur.

Le cycle cardiaque consiste en une alternance de périodes de contraction et de relâchement du myocarde, respectivement les systoles et les diastoles. Lorsque les atriums sont en diastole, les veines y déversent le sang. La pression exercée sur les valves atrioventriculaires augmente et provoque leur ouverture. Le sang s'écoule alors dans les ventricules également en diastole, alors que les atriums entrent en systole. La systole ventriculaire intervient alors que débute la diastole atriale. Elle est responsable d'une augmentation de la pression exercée sur les valves atrioventriculaires provoquant leur fermeture et sur les valves ventriculoartérielles provoquant leur ouverture. Le sang est ainsi propulsé dans les artères. Avec la diastole ventriculaire, la pression dans les artères devient supérieure à celle des ventricules et les valves ventriculoartérielles se ferment. Les cycles des moitiés gauche et droite du cœur sont synchronisés.

Le cœur met donc le sang en mouvement dans l'appareil circulatoire grâce aux contractions du myocarde : il est à l'origine de sa mise sous pression et de son expulsion dans les vaisseaux artériels.

La disposition spiralée des cardiomyocytes, leur agencement en réseau et les jonctions d'ancrage assurant la continuité de leurs cytosquelettes, dispositifs responsables de la contraction, permettent une diminution du volume des chambres cardiaques.

Le flux sanguin entre les atriums et les ventricules et entre les ventricules et les artères est orienté par l'ouverture et la fermeture des valves, respectivement atrioventriculaires et ventriculoartérielles. Les bruits du cœur sont produits par leurs fermetures : le bruit sourd (« poum ») correspond à la fermeture des valves atrioventriculaires et le bruit sec (« pap ») à celle des valves ventriculoartérielles.

L'épaisseur du myocarde diffère d'une chambre cardiaque à l'autre. De manière générale, le myocarde des atriums est moins épais que celui des ventricules. Le myocarde du ventricule gauche est plus épais que celui du ventricule droit. Ces différences reflètent des puissances de contraction variées. Ainsi,

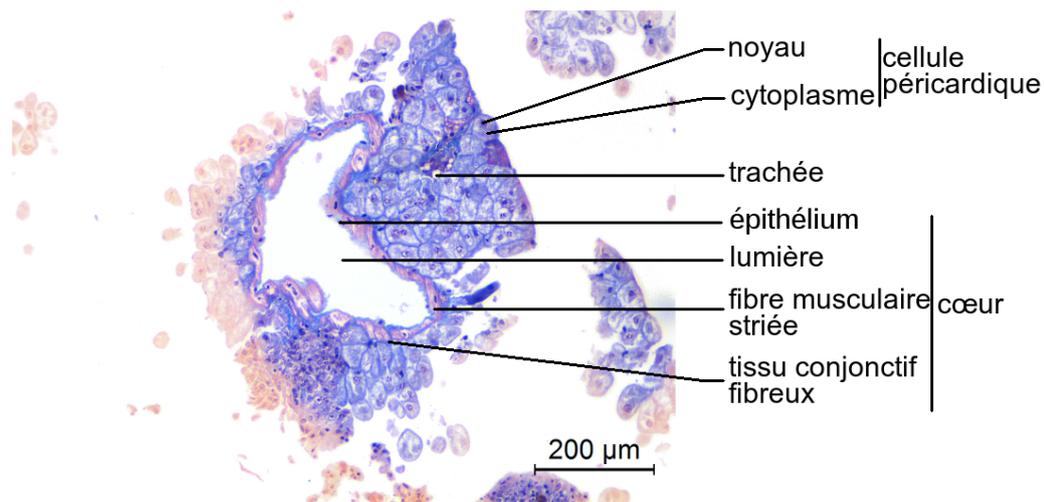
le ventricule gauche propulsant le sang dans la circulation systémique développe une puissance plus importante que le ventricule droit le propulsant dans la circulation pulmonaire.

Le cœur des Mammifères, et plus généralement des Vertébrés, est donc un organe creux et contractile responsable de la mise en mouvement du sang dans l'appareil circulatoire.

Qu'en est-il de cœur des Euarthropodes ?

Le cœur des Euarthropodes : un organe musculueux et contractile

Figure 11. Cœur de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le cœur du Criquet est délimité par une paroi formée de l'extérieur vers l'intérieur :

- d'une tunique de cellules musculaires striées allongées et à disposition principalement circulaire associées à du tissu conjonctif fibreux ;
- d'un épithélium simple pavimenteux tapissant les cavités au contact de l'hémolymphe.

Il est revêtu extérieurement de cellules péricardiques agrégées. Il s'agit d'hémocytes dont le cytoplasme contient divers pigments et inclusions, possédant des propriétés phagocytaires. De nombreuses trachées sont également présentes assurant l'approvisionnement de cœur en dioxygène.

La musculature de la paroi des chambres cardiaques est animée de contractions, à l'origine des systoles, et de relâchements déterminant les diastoles.

L'hémolymphe pénètre dans une chambre cardiaque en diastole alors que les valves des ostioles sont ouvertes. La systole provoque une diminution du volume de la chambre cardiaque et génère une augmentation de la pression interne. Elle a pour conséquence la fermeture des valves des ostioles et l'ouverture des valves la séparant de la chambre située à l'avant. L'hémolymphe est alors propulsée vers l'avant en direction de l'aorte dorsale.

Une vague de systoles affecte les chambres cardiaques depuis la région postérieure vers la région antérieure, assurant de proche en proche la progression vers l'avant de l'hémolymphe.

Chez les Libellules, les mouvements musculaires liés au vol contribuent également à la mise en mouvement de l'hémolymphe. Par ailleurs, des cœurs accessoires sont parfois présents, propulsant l'hémolymphe en complément du cœur dorsal. Ainsi, si le fonctionnement décrit chez le Criquet est partagé par la plupart des espèces, il existe des variations ponctuelles.

À l'instar du cœur des Vertébrés, le cœur des Insectes et plus généralement des Euarthropodes est donc un organe creux à paroi musculuse mettant en mouvement l'hémolymphe dans l'appareil circulatoire.

Le flux d'hémolymphe est orienté par l'ouverture et la fermeture des valves des ostioles et des valves cardiaques.

En quoi le caractère clos ou ouvert de l'appareil circulatoire impacte-t-il le fonctionnement cardiaque ?

Comment le cœur est-il intégré dans la fonctionnement de l'organisme ?

Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes : une intégration fonctionnelle dans l'organisme

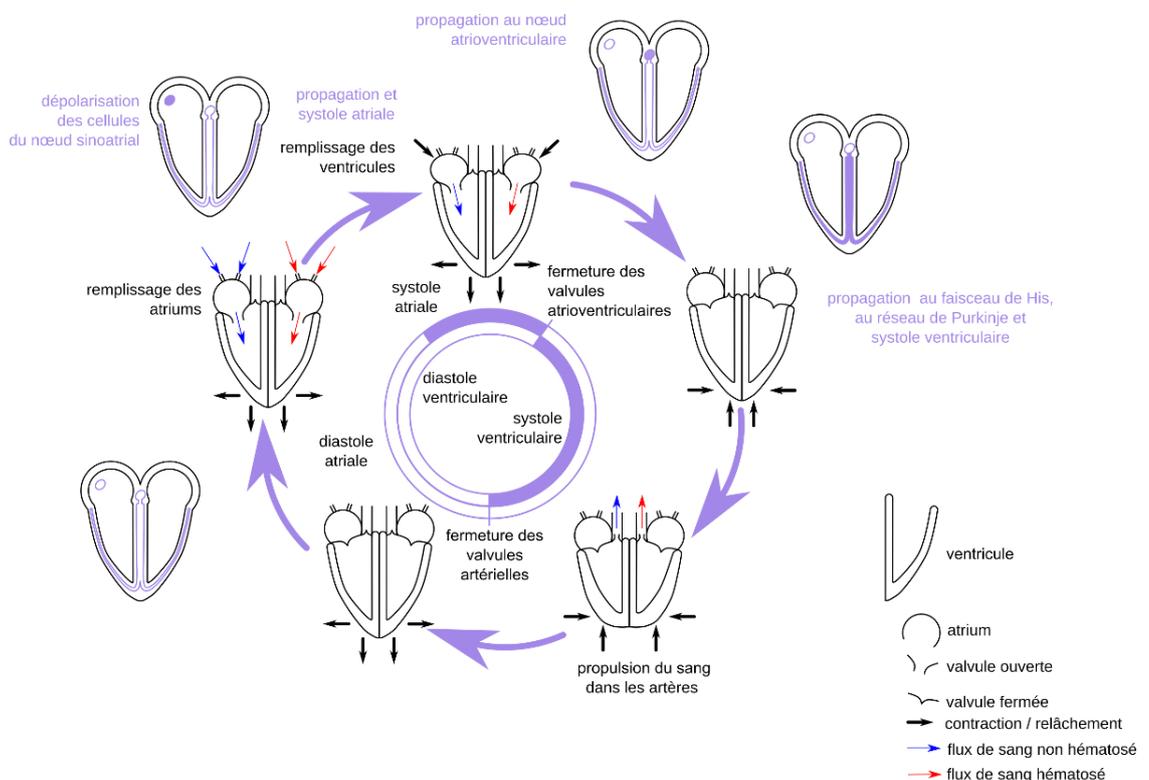
Le cœur des Vertébrés : un organe au remplissage et au rythme autonomes

Le cœur des Vertébrés est l'organe responsable de la mise en mouvement du sang dans l'appareil circulatoire clos. Les atriums et les ventricules connaissent des phases de diastoles et de systoles rythmiques et coordonnées.

Comment les contractions du myocarde sont-elles déclenchées ?

Comment la coordination des activités des atriums et des ventricules est-elle contrôlée ?

Figure 12. Fonctionnement du cœur des Mammifères



Par la contraction et le relâchement des fibres musculaires qui le constituent, le myocarde est à l'origine des phases de systole et de diastole affectant les chambres cardiaques.

Il comporte par ailleurs des cellules musculaires douées d'autorhythmicité : elles connaissent des dépolarisations spontanées, mais se contractent peu. Elles appartiennent à un ensemble qualifié de tissu nodal, agencé en nœuds, faisceau et réseau. Il comprend un nœud sinoatrial localisé dans la paroi de l'atrium droit, un nœud atrioventriculaire situé à la jonction entre atrium et ventricule droits, un faisceau de His courant dans la cloison interventriculaire et un réseau de Purkinje déployé dans les parois externes des ventricules droit et gauche. La vague de dépolarisation naît dans le nœud sinoatrial et se propage dans la paroi des atriums à la faveur des jonctions communicantes présentes entre les cardiomyocytes, assurant la continuité électrique des cellules. En conséquence, les deux atriums se contractent. La vague de dépolarisation atteint également le nœud atrioventriculaire puis se propage dans le faisceau de His et le réseau de Purkinje, à partir duquel elle parvient aux cardiomyocytes ventriculaires, provoquant leur contraction. Le délai séparant les systoles atriales des systoles ventriculaires est dû à des vitesses de propagation des vagues de dépolarisation différentes, plus importantes dans la paroi des atriums que dans celle des ventricules.

Ainsi le cœur des Mammifères et plus généralement des Vertébrés présente une rythmicité myogène.

L'appareil circulatoire des Vertébrés est formé d'artères reliées aux ventricules, qui se ramifient dans l'organisme et dont le diamètre est de plus en plus réduit. Dans les organes, elles s'ouvrent sur les réseaux de vaisseaux capillaires, très fins. Ils convergent et donnent naissance aux veines de petit diamètre, confluant en veines de diamètres croissants, débouchant dans les atriums. La diminution du diamètre des vaisseaux sur le versant artériel de l'appareil circulatoire est à l'origine d'une augmentation de la résistance vasculaire provoquant, à débit égal, une diminution de la pression sanguine. La pression sanguine sur le versant veineux de l'appareil circulatoire est relativement faible, elle suffit cependant à ramener le sang au cœur, les contractions de la musculature corporelle y contribuant et la présence de valves empêchant le reflux. Dans un réseau de conduits, le liquide s'écoule en effet du point où la pression est élevée vers le point où elle est faible.

L'activité cardiaque est caractérisée par la fréquence des battements, correspondant au rythme, et par le volume de sang éjecté lors de la contraction des ventricules, correspondant au volume d'éjection systolique. Fréquence cardiaque et volume d'éjection systolique déterminent le débit cardiaque, volume de sang éjecté par le cœur par unité de temps. Les systèmes nerveux autonomes parasympathique et orthosympathique innervent leur cœur et modulent l'activité cardiaque : le système parasympathique a une action cardiomodératrice alors que le système orthosympathique a une action cardioaccélératrice et augmente le volume d'éjection systolique. Ils contrôlent de cette façon le débit cardiaque. Le cœur est ainsi un effecteur essentiel de boucles de régulation, notamment de la pression artérielle.

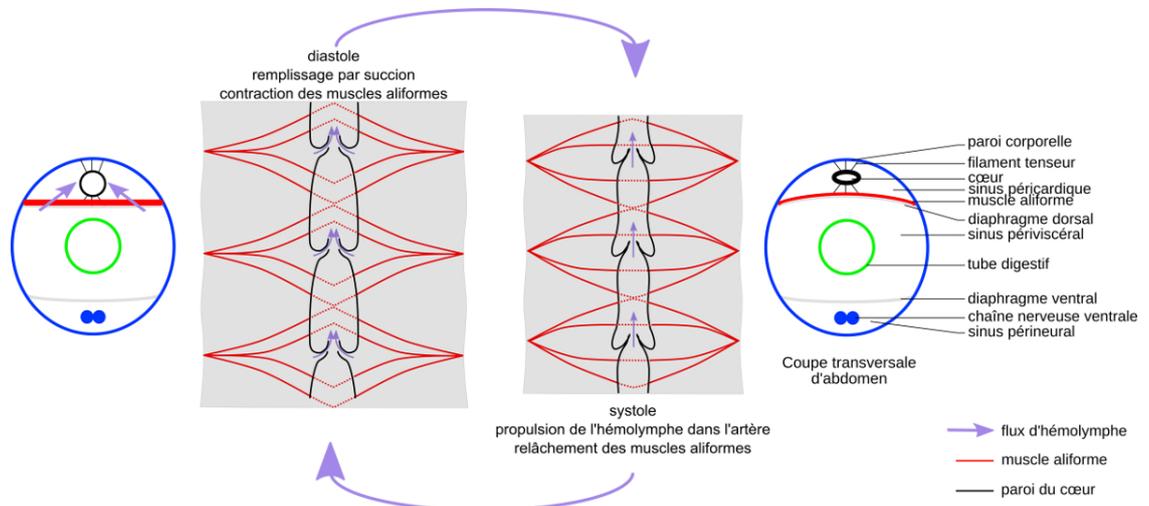
Qu'en est-il du cœur des Euarthropodes ?

Le cœur des Euarthropodes : un organe au remplissage et au rythme non autonomes

Le cœur des Euarthropodes est l'organe responsable de la mise en mouvement de l'hémolymphe dans l'appareil circulatoire ouvert. Comme les atriums et ventricules du cœur des Vertébrés, les chambres cardiaques connaissent des phases de diastoles et de systoles rythmiques et coordonnées.

Comment les contractions du myocarde sont-elles déclenchées ?

Figure 13. Fonctionnement du cœur des Insectes (d'après André Beaumont et Pierre Cassier)



La contraction et le relâchement des fibres musculaires constituant la paroi des chambres cardiaques déterminent les phases de systole et de diastole.

Le cœur de quelques Insectes comme le Criquet et la Blatte, mais également de nombreux Malacostracés comme le Homard, est associé à un ganglion nerveux contenant des cellules nerveuses douées d'autorythmicité. La suppression des connexions nerveuses entre le ganglion et le cœur provoque un arrêt des contractions cardiaques rythmiques. La rythmicité cardiaque est en conséquence qualifiée de neurogène. Cependant chez de nombreux Insectes, la rythmicité cardiaque est myogène comme chez les Vertébrés.

De même que celui des Vertébrés, le cœur des Euarthropodes est innervé par le système nerveux sympathique, responsable d'une modulation de l'activité cardiaque en fonction des conditions physiologiques notamment, comme l'activité ou la mue.

L'hémolymphe des Euarthropodes est propulsée par le cœur dans quelques vaisseaux artériels débouchant sur l'hémocœle. La résistance vasculaire est très faible et en conséquence, la pression de l'hémolymphe est très réduite. De ce fait, le retour de l'hémolymphe au cœur est difficile.

Chez les Insectes comme le Criquet le cœur est situé dans un sinus péricardique dorsal délimité par le diaphragme sur lequel il repose et le tergite. Le diaphragme dorsal est associé à des paires de muscles aliformes. La contraction des muscles aliformes intervient au moment de la diastole et provoque l'abaissement du diaphragme, l'augmentation du volume du sinus dorsal, aspirant l'hémolymphe vers le cœur. Chez les Malacostracés, le cœur est logé dans un sinus péricardique délimité par une enveloppe relativement rigide, le péricarde, à laquelle est il relié par des filaments. Des veines branchiales s'ouvrent dans le sinus péricardique. La systole conduit à une diminution du volume du cœur et une augmentation du volume du sinus péricardique, le péricarde étant peu déformable. La pression dans le sinus péricardique diminuant, l'hémolymphe est aspirée et son retour au cœur est facilité.

Ainsi en relation avec le caractère ouvert de l'appareil circulatoire, le retour de l'hémolymphe au cœur est difficile chez les Euarthropodes, mais des dispositifs générant des dépressions dans la région cardiaque compensent la faible pression périphérique.

Conclusion

Les cœurs des Vertébrés et des Euarthropodes sont des constituants de leurs appareils circulatoires. Organes musculeux et creux formés de plusieurs chambres, ils assurent la mise en mouvement du liquide circulant. Leur activité consiste en une alternance de phases de diastole pendant lesquelles ils se remplissent du liquide circulant, et de systoles pendant lesquelles ils le propulsent dans les vaisseaux.

Chez les Vertébrés, la rythmicité de l'activité cardiaque est d'origine intrinsèque, déterminée par des cellules musculaires capables de dépolarisations spontanées, alors que chez les Euarthropodes, elle est fréquemment d'origine extrinsèque, déterminée par des cellules nerveuses.

Les appareils circulatoires des Vertébrés et des Euarthropodes diffèrent par leurs organisations. Chez les premiers, l'appareil circulatoire est clos et le liquide circulant est endigué sur la totalité de son parcours, il s'agit de sang. Chez les seconds, il est ouvert et le liquide circulant est déversé dans une vaste cavité corporelle, il s'agit d'hémolymphe. Les conséquences fonctionnelles de ces organisations sont importantes, elles déterminent notamment les résistances vasculaires périphériques et les conditions du retour du liquide circulant au cœur. Ainsi, si l'essentiel de la circulation résulte de l'activité cardiaque chez les Vertébrés, des cœurs accessoires, la musculature corporelle et des dispositifs générant des dépressions y contribuent chez les Euarthropodes.

Dans tous les cas, les appareils circulatoires assurent les relations à l'intérieur de l'organisme grâce aux liquides qu'ils contiennent.

Sang et hémolymphe sont des solutions aqueuses contenant des substances dissoutes minérales et organiques. Parmi les ions minéraux figurent par exemple les ions Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , et parmi les molécules organiques des oses, des acides aminés, des protéines, des déchets azotés. Des cellules sont également présentes, érythrocytes et leucocytes chez les Vertébrés, hémocytes chez les Euarthropodes.

De manière générale, les liquides circulants sont impliqués dans les fonctions de nutrition, assurant la distribution des nutriments, prenant en charge les gaz respiratoires et les déchets. Ils contribuent à la défense, en qualité de supports de l'immunité et de la coagulation, ainsi qu'à la coordination avec le transport des hormones. Ils interviennent également dans les relations jouant parfois un rôle dans le soutien et la transmission des forces.

De même que les appareils circulatoires et les cœurs, les liquides circulants des Vertébrés et des Euarthropodes présentent des spécificités liées au fonctionnement de l'organisme et à l'appartenance systématique.

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]

André Beaumont et Pierre Cassier. *Biologie animale, des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens, tome 2*. 3ème édition. Dunod Université. 1983. 954 p.. [2-04-015573-3].

Rémy Chauvin. *Physiologie de l'insecte : les grandes fonctions, le comportement, écophysiologie*. Institut national de la recherche agronomique. 1949. 618 p..

Franck Genten, Eddy Terwinghe, et André Danguy. *Histologie illustrée du poisson*. Quæ. 2010. 505 p.. *Savoir-faire*. [978-2-7592-0863-0]

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

Sites internet

Appareil cardiovasculaire. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. 4 avril 2019 [date de consultation : 06 mars 2019]. Disponible sur : https://fr.wikipedia.org/wiki/Appareil_cardiovasculaire .

Arthropodes. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. 22 avril 2019 [date de consultation : 05 mars 2019]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Arthropodes> .

Vertébrés. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. 03 mai 2019 [date de consultation : 05 mars 2019]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Vertébrés> .

La diversité des reins des Vertébrés

Mélissa Degauque

<melissa.degauque@etu.univ-st-etienne.fr>

Laure Del Rosso

<laure.del.rosso@etu.univ-st-etienne.fr>

Driss Fassih <driss.fassih@etu.univ-st-etienne.fr>

Tomy Sagnial <tomy.sagnial@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les animaux sont des organismes eucaryotes pluricellulaires, hétérotrophes pour le carbone et généralement mobiles. Ils sont classés en groupes, les membres d'un groupe partagent des caractères communs qui sont absents dans les autres groupes.

Parmi eux, le groupe des Vertébrés rassemble des animaux dont le corps présente une symétrie bilatérale et est formé d'une tête antérieure, d'un tronc moyen portant deux paires de membres ainsi que d'une queue postérieure. Ils possèdent un squelette interne, de nature cartilagineuse ou osseuse, agencé en un squelette céphalique situé dans la tête, un squelette axial longitudinal soutenant le tronc et la queue, un squelette appendiculaire dans les membres et un squelette zonal reliant le squelette axial et le squelette appendiculaire. Le squelette axial est constitué d'une succession de pièces appelées vertèbres, formant une colonne vertébrale, à l'origine du nom du groupe.

Les Vertébrés occupent le milieu aquatique comme le milieu aérien. Les Sélaciens (Requin par exemple) et les Téléostéens (Gardon par exemple) vivent en milieu aquatique, alors que les Mammifères (Souris par exemple) et les Oiseaux (Poule par exemple) vivent en milieu aérien. Les Lissamphibiens comme la Grenouille mènent une vie pour partie aquatique et pour partie aérienne. Milieu aquatique et milieu aérien diffèrent par de multiples aspects. Schématiquement, l'eau est abondante en milieu aquatique et rare en milieu aérien, le dioxygène est rare en milieu aquatique et abondant en milieu aérien, la poussée d'Archimède est importante en milieu aquatique et faible en milieu aérien, pour ne citer que quelques caractéristiques.

Or les animaux de manière générale réalisent des échanges de matière et d'énergie avec leur milieu de vie. Ils y prélèvent des aliments, sources de matière et d'énergie ainsi que le dioxygène, gaz respiratoire. Ils y rejettent les déchets de leur métabolisme comme le dioxyde de carbone et les déchets azotés. Les échanges sont le plus souvent effectués par des appareils spécialisés comme l'appareil digestif, l'appareil respiratoire ou encore l'appareil excréteur.

L'appareil excréteur des Vertébrés a pour fonction de produire et d'éliminer un liquide, l'urine. Il s'agit d'une solution aqueuse contenant des déchets du métabolisme ainsi que les ions et l'eau excédentaire, le cas échéant. L'appareil excréteur est dans ce groupe constitué d'organes excréteurs, les reins qui produisent l'urine, et de voies excrétrices qui l'acheminent vers le milieu extérieur.

Où sont localisés les reins des Vertébrés ?

Quelle est leur structure ?

Comment produisent-ils l'urine ?

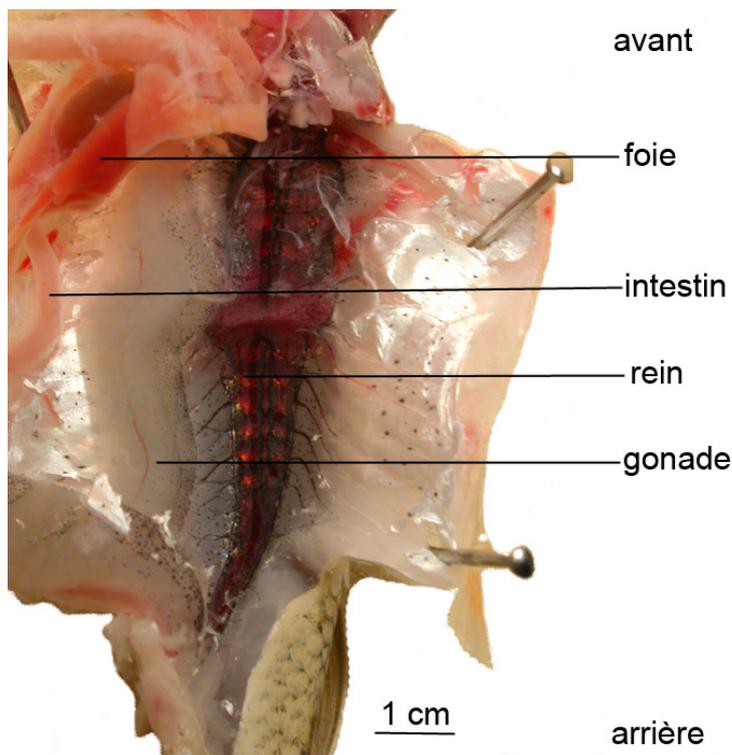
En quoi sont-ils divers ?

Les reins des Vertébrés : des organes divers par leurs formes et leurs irrigations

Les reins : des organes dorsaux recevant des sangs artériel et veineux

Les exemples du Vairon et de la Grenouille permettent de décrire les caractéristiques des reins des Téléostéens et des Lissamphibiens.

Figure 1. Appareil excréteur de Vairon en vue ventrale



Les reins de Vairon se présentent comme deux languettes de couleur rouge, accolées par leur bord interne à un tiers de leur longueur environ. Ils sont situés dans la région postérieure et dorsalement. Ensemble, ils forment une sorte de losange.

Chacun est en relation avec un conduit appelé uretère, qui débouche dans une petite vessie. De la vessie émane un court canal, l'urètre, ouvert sur l'extérieur au niveau d'une papille ano-génito-urinaire.

L'appareil excréteur est donc formé de deux reins produisant l'urine et de voies excrétrices représentées par deux uretères, une vessie et un urètre.

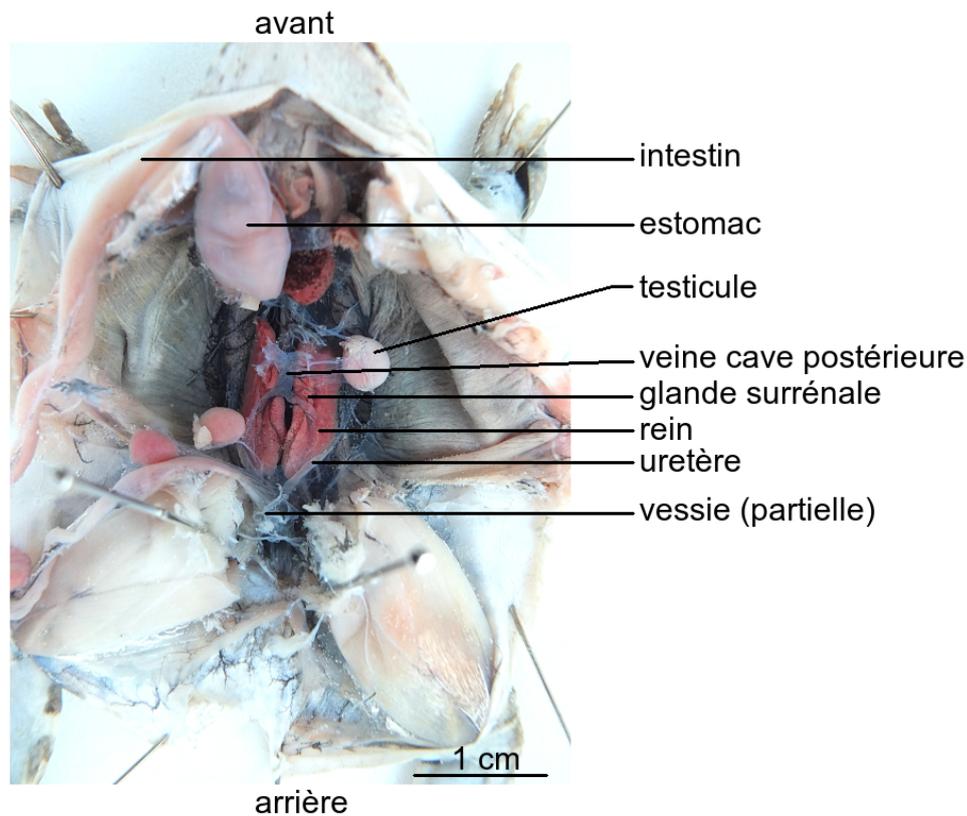
Les reins sont irrigués par des artères rénales, ramifications de l'aorte dorsale. Ils reçoivent ainsi du sang riche en dioxygène, provenant des branchies. Ils sont également irrigués par la veine caudale, drainant le sang pauvre en dioxygène de la région postérieure et se ramifiant en deux veines rénales dites afférentes.

Le sang est ensuite drainé par les veines rénales dites efférentes rejoignant la veine cardinale postérieure, qui l'achemine vers le cœur.

Les veines rénales afférentes et efférentes constituent un système porte rénal.

Qu'en est-il chez la Grenouille, exemple de Lissamphibien ?

Figure 2. Appareil excréteur de Grenouille en vue ventrale



Les reins de la Grenouille adulte se présentent comme des languettes de couleur rouge. Ils sont situés dorsalement dans la région postérieure du corps, de part et d'autre de la colonne vertébrale. Les glandes surrénales de couleur jaune, allongées et étroites, sont localisées sur leur face ventrale.

Chaque rein est en relation avec un uretère émergeant de son bord externe. Les uretères débouchent dans un chambre appelée cloaque, sur laquelle est également ouverte la vessie membraneuse.

Chez les individus mâles, les spermatozoïdes produits par les testicules sont pris en charge des conduits pénétrant dans les reins. Les uretères acheminent alors l'urine produite par les reins et les spermatozoïdes, il s'agit d'urospermiductes.

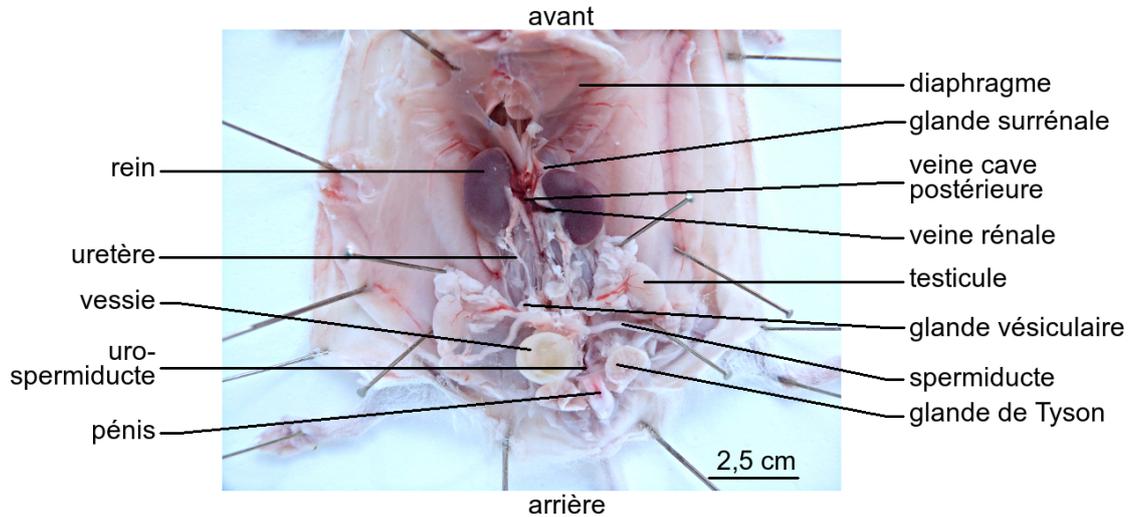
De même que celui des Téléostéens, l'appareil excréteur de la Grenouille adulte comporte deux reins responsables de la production de l'urine, ce sont les organes excréteurs. Les voies excrétrices correspondent aux deux uretères et à la vessie.

Les reins sont irrigués par quatre paires d'artères rénales, ramifications de l'artère aorte qui achemine du sang riche en dioxygène. Ils reçoivent également du sang pauvre en dioxygène provenant des membres postérieurs et de la région postérieure du corps, apporté par les veines iliaques. Elles jouent le rôle de veines rénales afférentes. Le sang est ensuite drainé par quatre paires de veines rénales efférentes qui rejoignent la veine cave postérieure, ramenant le sang au cœur.

De la même manière que chez les Téléostéens, il existe un système porte rénal chez les Lissamphibiens. Il est également présent chez la plupart des autres Vertébrés.

Les reins : des organes dorsaux recevant du sang artériel

Figure 3. Appareil excréteur de Souris en vue ventrale



Les reins de la Souris sont situés dans l'abdomen, en position dorsale. De couleur brun rougeâtre, ils ont une forme de haricot. Leur face concave, appelée hile, est orientée vers la ligne médiodorsale. Ils assurent la production de l'urine, ce sont les organes excréteurs. Les glandes surrénales, de couleur jaune et de forme pyramidale, les surmontent.

Chaque rein est associé à un uretère. Les uretères débouchent dans une vessie elle-même en relation avec un urètre ouvert sur le milieu extérieur par un orifice urinaire. Uretères, vessie et urètre prennent en charge l'urine produite par les reins et constituent les voies excrétrices.

Chez les individus mâles, l'urètre achemine l'urine d'une part et les spermatozoïdes d'autre part. Il s'agit d'un urospermiducte.

Les reins sont irrigués par les artères rénales qui naissent de l'artère aorte et acheminent du sang riche en dioxygène. Le sang appauvri en dioxygène est drainé par les veines rénales convergeant vers la veine cave postérieure qui le ramène au cœur. Chaque rein reçoit une artère et émet une veine rénales, au niveau du hile.

À la différence des autres Vertébrés la Souris, et plus généralement les Mammifères adultes, ne possèdent pas de système porte rénal.

Les reins des Mammifères ont des morphologies diverses. Chez certaines espèces comme la Souris, leur surface est lisse alors que chez d'autres comme la Vache elle est bosselée, révélant la présence de plusieurs lobes rénaux. Les Mammifères de petite taille possèdent des reins formés d'un unique lobe, qualifiés d'unilobés, et les Mammifères de grande taille des reins plurilobés.

Finalement, les reins des Vertébrés diffèrent par leurs formes et leurs irrigations.

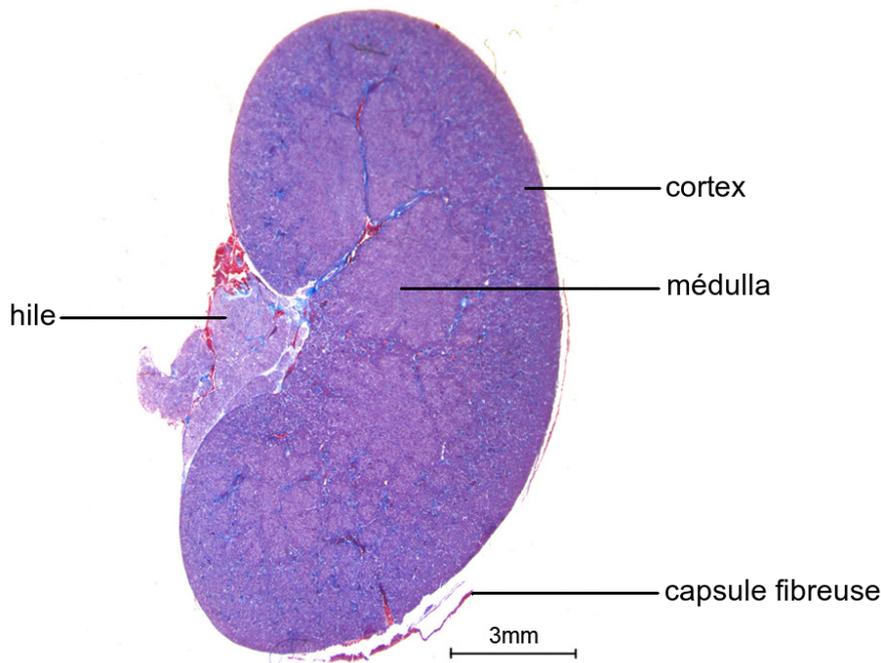
La diversité des reins réside-t-elle également dans leur organisation tissulaire ?

Les reins des Vertébrés : des unités structurales et fonctionnelles, les néphrons, d'organisations variées

L'organisation tissulaire du rein des Vertébrés peut être décrite à partir de l'exemple des Mammifères avec la Souris. Celles des reins des autres Vertébrés peuvent ensuite lui être comparées.

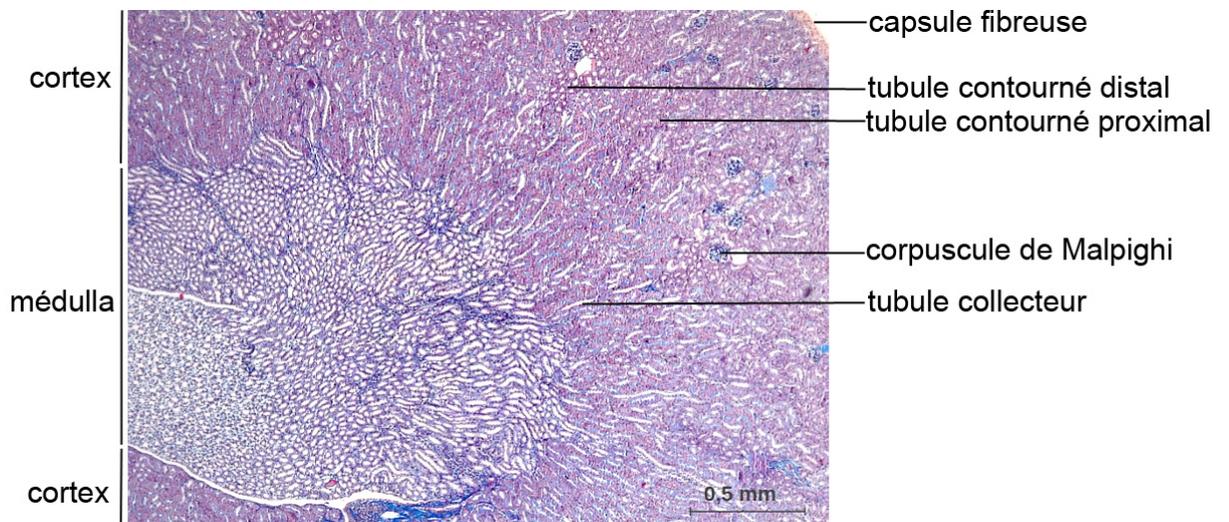
Des néphrons fermés à glomérule interne

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



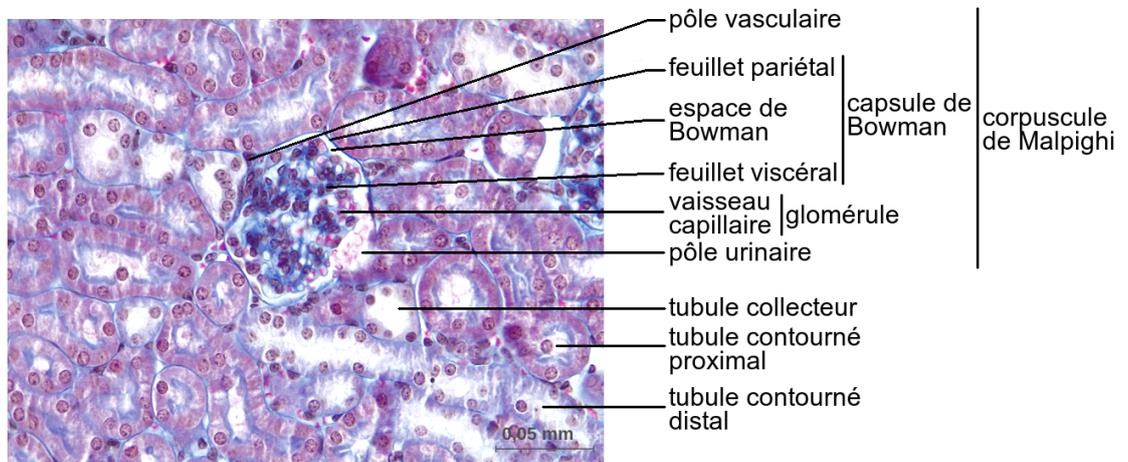
Le rein de Souris apparaît entouré d'une capsule fibreuse, de nature conjonctive. Il comporte deux régions, un cortex externe et une médulla interne, distinctes par leurs densités.

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



Le cortex du rein apparaît constitué de structures circulaires massives et de sections de tubules transversales, obliques et longitudinales. La médulla ne comporte que des sections de tubules.

Figure 6. Rein de Souris en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'unité structurale et fonctionnelle du rein de Souris est le néphron. Il est formé :

- d'une structure sphérique, la capsule de Bowman, délimitée par un feuillet pariétal externe et un feuillet viscéral interne ménageant entre eux un espace de Bowman ;
- d'une structure tubuleuse, le tubule urinaire.

La capsule de Bowman est associée à un bouquet de vaisseaux sanguins capillaires, le glomérule. L'ensemble forme le corpuscule de Malpighi, situé dans le cortex.

Le tubule urinaire comporte différentes régions, distinctes par les caractéristiques de leurs épithéliums et leurs localisations :

- le tubule contourné proximal, qui fait suite à la capsule de Bowman, est bordé d'un épithélium cubique possédant une bordure en brosse apicale et des stries basales, et a une localisation corticale ;
- l'anse de Henlé, région suivante, est délimitée par un épithélium simple et pavimenteux et est située dans la médulla dans laquelle elle forme une épingle ;
- le tubule contourné distal, dans la continuité de l'anse de Henlé, dont la paroi est formée d'un épithélium simple et cubique avec des stries basales et dont la localisation est corticale ;
- le tubule collecteur, dernière région du tubule urinaire, bordée d'un épithélium simple et cubique comprenant deux types cellulaires principaux, et également cortical.

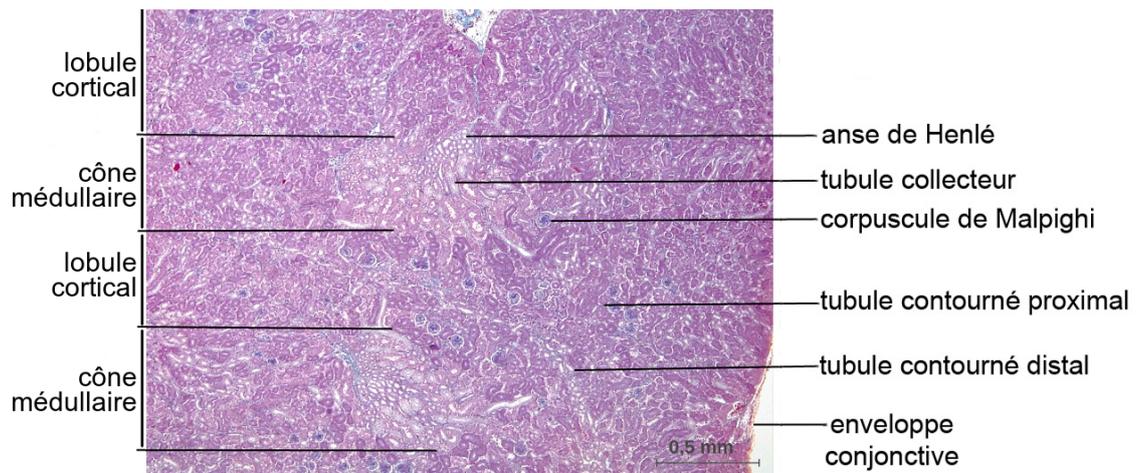
Les tubules collecteurs des néphrons débouchent dans des tubes de diamètre important, traversant le cortex et la médulla, les tubes collecteurs.

Deux types de néphrons sont distingués par la longueur de leurs anses de Henlé. Les néphrons à anse longue décrits ci-dessus possèdent une anse de Henlé développée, s'enfonçant dans la profondeur de la médulla, alors que les néphrons à anse courte possèdent une anse de Henlé peu développée, principalement située dans la profondeur du cortex.

Les néphrons de la Souris, et plus généralement des Mammifères ne communiquent pas avec les cavités corporelles d'origine cœlomique, ils sont dits fermés. Le glomérule est par ailleurs associé au néphron dans le rein, il est dit interne.

De tels néphrons, fermés et à glomérule interne, sont caractéristiques du rein appelé métanéphros.

Figure 7. Rein de Poule en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

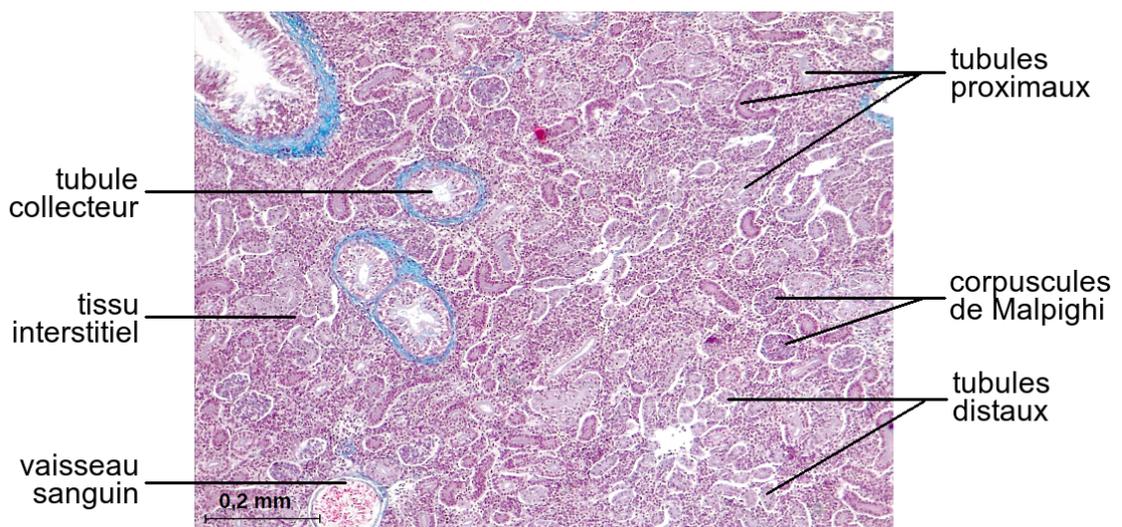


Les reins de la Poule, exemple d'Oiseau, sont agencés en lobules corticaux groupés autour de régions centrales. Lobules corticaux et régions centrales contiennent des néphrons.

Les néphrons des lobules corticaux représentent 60 à 90% des néphrons. Ils sont associés à des glomérules de petit diamètre, et possèdent des tubules proximal et distal reliés par un segment intermédiaire cilié, mais sont dépourvus d'anse de Henlé. Les 40 à 10% des néphrons restants sont situés dans les régions centrales. Ils sont associés à un volumineux glomérule et possèdent un tubule proximal, une anse de Henlé et un tubule distal. Les anses de Henlé, les vaisseaux capillaires associés et les tubes collecteurs sont parallèles et groupés en cônes médullaires.

Les néphrons des Oiseaux sont, comme ceux des Mammifères, fermés et à glomérule interne. Certains en diffèrent par la présence d'un segment intermédiaire cilié et l'absence d'anse de Henlé, caractère partagé avec les néphrons des reins des Lépidosauriens, Chéloniens et Crocodiliens.

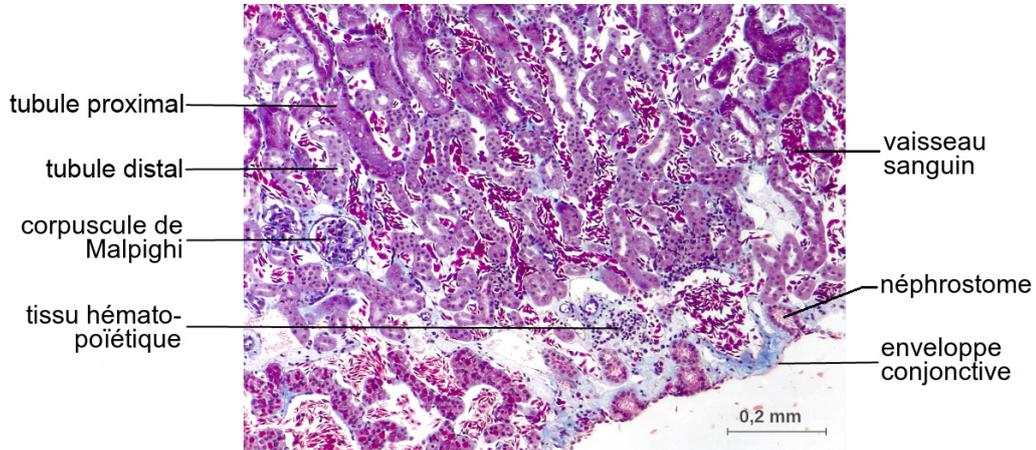
Figure 8. Rein de Gardon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les néphrons des reins de Gardon, exemple de Téléostéen, sont de même formés d'une capsule de Bowman associée à un glomérule, d'un tubule proximal, d'un segment intermédiaire cilié et d'un tubule distal. Ils sont fermés à glomérule interne.

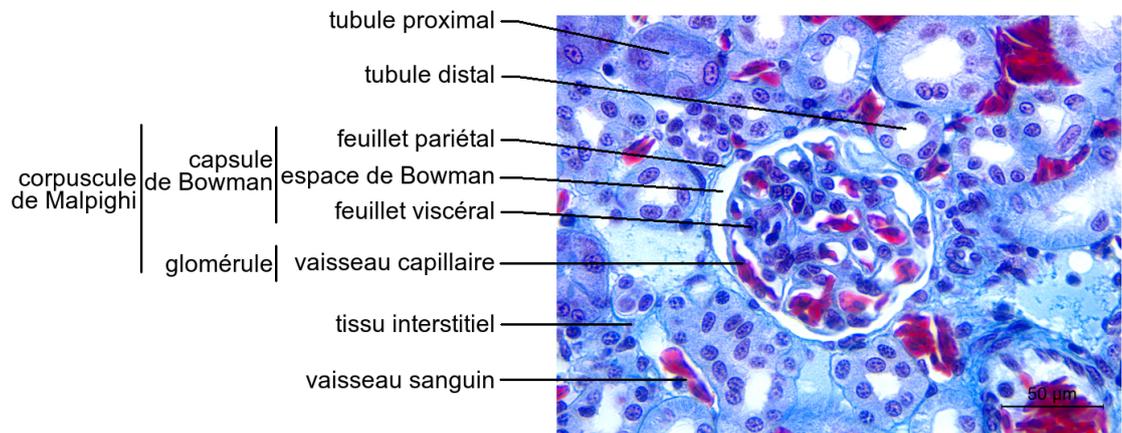
Des néphrons ouverts à glomérule interne

Figure 9. Rein de Grenouille adulte en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le rein de Grenouille apparaît entouré d'une enveloppe de nature conjonctive, interrompue ponctuellement par l'orifice de tubules ciliés, ouverts sur la cavité générale. Son organisation est relativement homogène : des sections de corpuscules de Malpighi et de tubules sont réparties dans l'ensemble du rein. Un abondant rissu interstitiel est présent, à fonction hématopoïétique.

Figure 10. Rein de Grenouille adulte en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



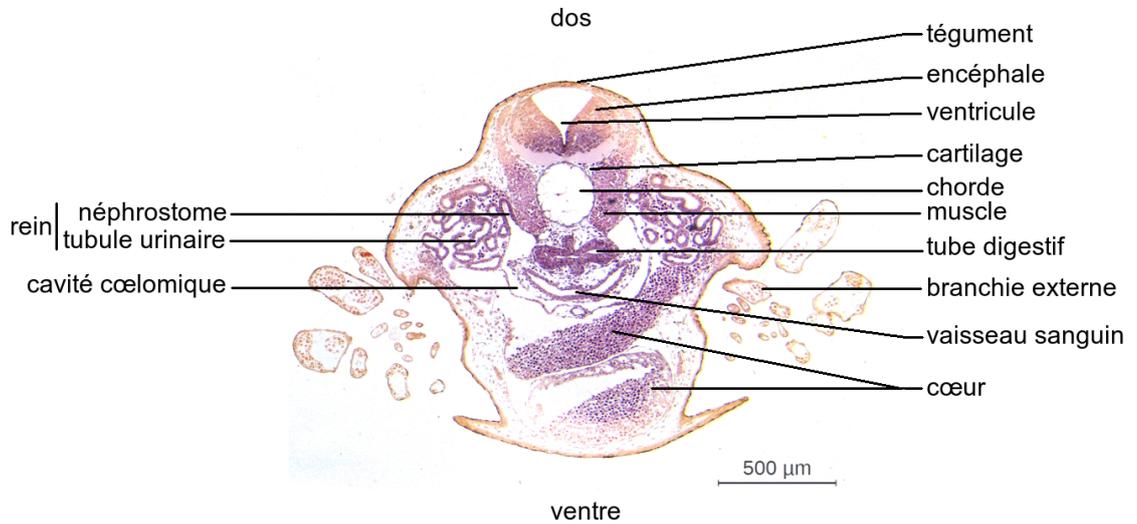
Les néphrons du rein de Grenouille adulte comportent une capsule de Bowman associée à un glomérule, l'ensemble constituant un corpuscule de Malpighi, ainsi qu'un tubule urinaire auquel il est relié par un court collet cilié. Le tubule urinaire est formé d'un tubule proximal, d'un segment intermédiaire cilié et d'un tubule distal.

Lors de leur formation, les néphrons du rein de Grenouille présentent en amont de la capsule de Bowman un canal cilié ouvert sur la cavité générale par un pavillon cilié, le néphrostome. Au terme du développement ils sont déconnectés du canal cilié et du néphrostome qui persistent.

En conséquence, les néphrons du rein de Grenouille adulte sont dits néphrons ouverts, à glomérule interne. Ils possèdent un segment intermédiaire cilié, intercalé entre les tubules proximal et distal, mais pas d'anse de Henlé.

Des néphrons ouverts à glomérule externe

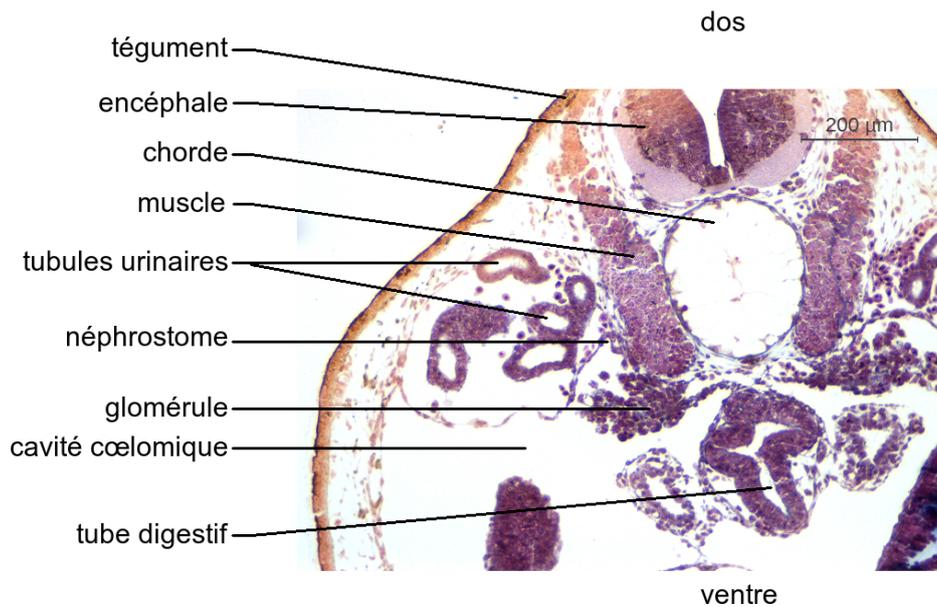
Figure 11. Anatomie du têtard de Grenouille en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le cycle de vie de la Grenouille comporte, outre la phase adulte et la phase embryonnaire, une phase larvaire aquatique représentée par le têtard.

Les reins du têtard à l'éclosion sont situés antérieurement et dorsalement. Ils comprennent un nombre réduit de néphrons constitués d'un tubule urinaire mais dépourvus de capsule de Bowman.

Figure 12. Rein de têtard de Grenouille en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les néphrons des têtards de Grenouille comprennent un pavillon cilié, le néphrostome, ouvert sur la cavité coelomique, un canal cilié puis un tubule proximal, un segment intermédiaire cilié et un tubule distal. Un glomérule, bouquet de vaisseaux capillaires, est présent à proximité du néphrostome, associé à la paroi de la cavité coelomique.

En raison de cette organisation, les néphrons des têtards de Grenouilles sont dits ouverts et à glomérule externe.

Ainsi, les reins des Vertébrés diffèrent par l'organisation des néphrons qui en sont les unités structurales et fonctionnelles. De manière générale, ils comportent un tubule urinaire formé d'un canal cilié, d'un tubule proximal, d'un segment intermédiaire et d'un tubule distal. Lorsque le canal cilié est ouvert sur la cavité coelomique, les néphrons sont ouverts. Dans le cas contraire, ils sont fermés. Le tubule urinaire présente également une relative diversité, le segment intermédiaire pouvant être transformé en anse de Henlé. Les néphrons sont étroitement associés à un bouquet de capillaires sanguins, le glomérule. Lorsque les néphrons possèdent une capsule de Bowman entourant le glomérule, ils sont à glomérule interne. Si le glomérule est situé au niveau de la cavité coelomique, ils sont à glomérule externe.

Des exceptions existent, notamment chez les Téléostéens marins. Les néphrons des Syngnathidés par exemple ne sont pas associés à un glomérule. Ils sont dits agglomérulés. Par ailleurs, les tubules intermédiaire et distal régressent fréquemment.

Le développement des reins des Vertébrés comporte plusieurs étapes. Un premier rein est formé antérieurement au cours du développement embryonnaire, appelé pronéphros. Il est fonctionnel chez les embryons et certaines formes larvaires des Vertébrés non amniotes. Une seconde génération de reins, situés plus postérieurement, se met ensuite en place, le mésonéphros. Fonctionnel chez les Vertébrés non amniotes adultes, il régresse et est remplacé par une troisième génération chez les Vertébrés amniotes adultes, le métanéphros. Schématiquement, le pronéphros est formé de néphrons ouverts à glomérule externe, le mésonéphros de néphrons ouverts à glomérule interne et le métanéphros de néphrons fermés à glomérule interne.

Les néphrons étant les unités rénales responsables de la production de l'urine, leur diversité structurale laisse à penser que leurs fonctionnements sont également variés.

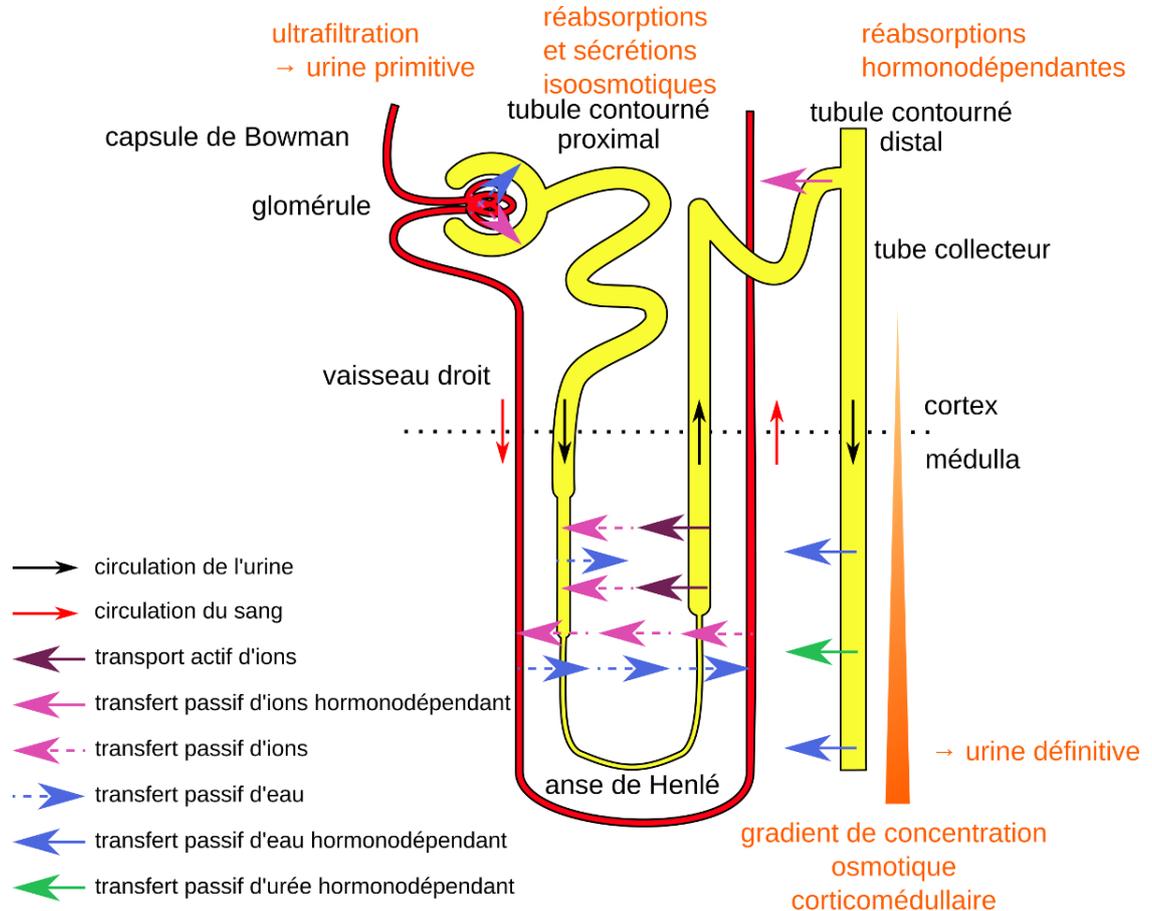
Les reins des Vertébrés : une diversité fonctionnelle sur un même thème structural

Le fonctionnement du néphron des Vertébrés peut être décrit à partir de l'exemple des Mammifères. Ceux des néphrons des autres Vertébrés peuvent ensuite lui être comparés.

De manière générale, la production de l'urine comporte deux phases : la formation d'une urine qualifiée de primitive et sa transformation en urine dite définitive, émise dans le milieu.

Une diversité de production de l'urine primitive

Figure 13. Fonctionnement du néphron fermé à glomérule interne de Mammifère



Chez les Mammifères, le corpuscule de Malpighi est une structure composite associant l'appareil circulatoire, avec le glomérule, et l'appareil excréteur, avec la capsule de Bowman du néphron.

Le glomérule est un bouquet de vaisseaux capillaires issus de la ramification d'une artériole afférente. Ils convergent en une artériole efférente irriguant les différentes régions du tubule urinaire, et formant en particulier des vaisseaux droits parallèles aux branches de l'anse de Henlé. Les vaisseaux capillaires issus de sa ramification convergent ensuite en veine rénale.

La capsule de Bowman comporte un feuillet externe, pariétal, et un feuillet interne, viscéral, enveloppant les vaisseaux capillaires du glomérule. L'espace de Bowman séparant les deux feuillets contient l'urine primitive.

Les pressions en présence au niveau du corpuscule de Malpighi sont :

- la pression sanguine, pression hydrostatique régnant dans les capillaires glomérulaires de l'ordre de 6,65 kPa ;
- la pression osmotique due notamment aux molécules protéiques présentes dans le plasma de l'ordre de 4,00 kPa ;
- la pression intracapsulaire, pression hydrostatique régnant dans l'espace de Bowman de l'ordre de 1,33 kPa.

La première tend à faire sortir le sang des vaisseaux capillaires alors que la deuxième et la troisième s'y opposent. La pression résultante est de l'ordre de 1,32 kPa. Elle provoque la sortie du sang des

vaisseaux capillaires en direction de l'espace de Bowman. Le compartiment sanguin et le compartiment urinaire sont séparés par la paroi des vaisseaux capillaires, une membrane basale et le feuillet viscéral. L'ensemble constitue un filtre traversé par le liquide sanguin. Les dimensions de ses mailles sont telles que les cellules sanguines et les molécules de grande taille comme les protéines sont retenues. Seuls l'eau et les solutés de dimensions réduites, en particulier les déchets du métabolisme, passent des vaisseaux capillaires à l'espace de Bowman à travers cette barrière de filtration. Le liquide recueilli dans l'espace de Bowman est l'urine primitive.

L'urine primitive est donc produite par une ultrafiltration du sang, due à une différence de pression entre les compartiments sanguin et urinaire, à travers la barrière de filtration que constitue la paroi des vaisseaux capillaires, la membrane basale et le feuillet viscéral de la capsule de Bowman.

La production de l'urine primitive ainsi décrite est rencontrée dans tous les néphrons à glomérule interne, présents chez les Sélaciens, les Téléostéens, les Lissamphibiens, les Sauropsidés et les Mammifères. Elle présente une relative diversité quant à la pression et au débit sanguins dans le glomérule, déterminant le débit de filtration glomérulaire (volume d'urine primitive formé par unité de temps). Il est ainsi important chez les Mammifères en raison d'une pression et d'un débit sanguin élevés, plus faible chez les Téléostéens en raison d'une pression plus basse. En revanche, quelle que soit l'irrigation du rein, le glomérule est toujours issu de la ramification de l'artère rénale.

Dans le cas du néphron à glomérule externe décrit chez les larves de Lissamphibiens, il n'existe pas d'association étroite entre glomérule et néphron. Le glomérule est associé à la paroi de la cavité coelomique. Du fait d'une différence de pression entre le sang et le liquide coelomique, le liquide sanguin tend à passer dans la cavité coelomique. Le sang est filtré à travers la paroi des vaisseaux capillaires, une membrane basale et le feuillet délimitant la cavité coelomique. Les battements des cils du néphrostome mettent en mouvement le liquide coelomique en direction du tubule urinaire. Il devient l'urine primitive, qui est donc formée par ultrafiltration et déplacement vers le néphron.

Le néphron agglomérulé est constitué du seul tubule urinaire, fermé à une extrémité et ouvert sur un tube collecteur à l'autre. La production d'urine primitive implique un transport actif d'ions, le plus souvent divalents, du milieu intérieur vers la lumière du tubule. L'accumulation des ions dans la lumière du tubule est à l'origine d'un gradient de concentration osmotique provoquant l'entrée d'eau dans le tubule. La formation de l'urine primitive n'implique pas de filtration, mais des mouvements osmotiques.

Comment l'urine primitive est-elle transformée en urine définitive ?

Une diversité de production de l'urine définitive

Les Mammifères éliminent une urine définitive dont la concentration osmotique est supérieure à celle de l'urine primitive et du plasma, et dont la composition est différente. L'urine primitive étant produite par une ultrafiltration non sélective pour les solutés de petite taille, il est vraisemblable que des processus de réabsorptions et de sécrétions interviennent dans le tubule urinaire.

Le tubule contourné proximal est le siège d'une réabsorption active de multiples molécules organiques comme le glucose, les acides aminés, le lactate, ainsi que de substances minérales comme les ions Na^+ et HCO_3^- . La réabsorption est à l'origine d'un gradient de concentration osmotique entre le compartiment urinaire et le milieu intérieur, responsable d'une réabsorption importante d'eau. Les concentrations osmotiques de l'urine à son entrée et à sa sortie du tubule contourné proximal étant similaires, les réabsorptions sont qualifiées d'isoosmotiques.

Le tubule contourné distal est également le siège d'une réabsorption d'ions Na^+ mais elle est contrôlée par une hormone, l'aldostérone. Une sécrétion d'ions K^+ intervient aussi.

Par ailleurs, des ions ammonium sont sécrétés sur toute la longueur du tubule urinaire.

L'anse de Henlé est formée d'un segment large descendant, dans la continuité du tubule contourné proximal, d'un segment grêle descendant, d'un segment grêle ascendant puis d'un segment large ascendant en continuité avec le tubule contourné distal. Le segment large descendant est perméable aux ions Na^+ et Cl^- et / ou à l'eau, le segment grêle descendant est imperméable aux solutés mais

perméable à l'eau, le segment grêle ascendant est perméable aux solutés mais imperméable à l'eau, tandis que le segment large ascendant réalise un transport actif d'ions Na^+ et Cl^- de l'urine au milieu intérieur tout en étant imperméable à l'eau.

Schématiquement, les ions Na^+ et Cl^- expulsés depuis la lumière du segment large ascendant s'accumulent dans l'interstitium et entrent passivement dans la lumière du segment descendant, ils subissent ainsi un recyclage. Les segments descendant et ascendant cheminant parallèlement, ils déterminent un dispositif à contre-courant. L'enrichissement de l'interstitium en ions Na^+ et Cl^- s'en trouve augmenté en direction de la pointe de l'anse de Henlé. Un gradient de concentration osmotique corticoméduillaire est ainsi établi.

Les tubes collecteurs acheminent l'urine dans le sens cortex-médulla en direction des uretères. Ils rencontrent un environnement dont la concentration osmotique croît progressivement. Or leur paroi est perméable à l'eau en présence de l'hormone anti-diurétique (ADH). En conséquence, l'eau est réabsorbée par les tubes collecteurs au fur et à mesure de leur parcours vers la médulla profonde et l'urine concentrée, jusqu'à devenir hyperosmotique par rapport au plasma.

Finalement, l'urine primitive est transformée en urine définitive par un ensemble de processus de réabsorptions et sécrétions, le plus souvent actives, réalisées par le tubule urinaire.

Le devenir de l'eau de l'urine primitive est très variable chez les Vertébrés.

L'anse de Henlé est responsable de l'établissement d'un gradient osmotique à l'origine de la concentration finale de l'urine par réabsorption d'eau. Les néphrons qui en sont dépourvus ne peuvent produire une urine de concentration osmotique supérieure à celle du plasma. La plupart des Vertébrés sont concernés, exception faite des Mammifères et des Oiseaux. Par ailleurs, les capacités de concentration de l'urine sont variées au sein d'un même groupe, ainsi les Mammifères déserticoles produisent une urine dont la concentration osmotique est supérieure à celle des Mammifères vivant dans un milieu riche en eau. La concentration finale de l'urine contribue à l'équilibre hydrique de l'organisme, permettant une réduction des pertes.

Inversement, les Téléostéens d'eau douce éliminent une urine abondante et diluée. Leurs néphrons réalisent une réabsorption réduite de l'eau de l'urine primitive, produite en grande quantité. Ils évacuent ainsi l'eau excédentaire entrée dans leur organisme par osmose. En revanche une réabsorption des ions, notamment monovalents, est effectuée par les tubules urinaires, proximaux en particulier. Les Téléostéens marins quant à eux éliminent une urine peu abondante et peu diluée. Les ions excédentaires, notamment divalents, sont sécrétés par les tubules proximaux des néphrons, souvent seuls présents. Chez les Sélaciens marins, l'urine éliminée est relativement concentrée et moyennement abondante. Les tubules proximaux des néphrons sécrètent des ions, divalents principalement, ainsi qu'un peu d'eau, et les tubules distaux réabsorbent l'urée composé essentiel du plasma.

Ainsi, la modification de la composition de l'urine primitive par les néphrons des Vertébrés implique généralement des processus actifs, et varie avec les contraintes hydriques et ioniques que connaissent les espèces en relation avec leurs milieux de vie. Les néphrons contribuent à éliminer les déchets azotés mais aussi au maintien de l'équilibre hydrique et ionique.

Dans cette perspective, le fonctionnement des néphrons agglomérulés peut être interprété comme un moyen de contrôler la quantité et la composition de l'urine primitive, réduisant ainsi les réabsorptions et sécrétions coûteuses en énergie.

Conclusion

Les reins constituent les organes excréteurs des Vertébrés. Ils sont formés de néphrons réalisant la production de l'urine, liquide émis dans le milieu, composé d'eau, de substances minérales et de déchets du métabolisme, notamment azotés.

La diversité des reins des Vertébrés s'exprime au cours du développement avec deux générations successives de reins chez les non amniotes, pronéphros et mésonéphros, et trois chez les Amniotes, le métanéphros s'y ajoutant.

Elle concerne également leur irrigation, le sang y étant apporté par des artères rénales et des veines postérieures ou uniquement par des artères rénales.

Enfin l'organisation des néphrons diffère selon les groupes, ils sont ouverts ou fermés, à glomérule externe ou interne voire absent, pourvus d'un segment intermédiaire ou d'une anse de Henlé.

La production de l'urine implique deux phases, la formation de l'urine primitive et sa transformation en urine définitive. En relation avec l'organisation des néphrons, des variations qualitatives et quantitatives existent dans la réalisation de ces deux phases. L'urine primitive est le plus souvent produite par ultrafiltration, parfois accompagnée de déplacement, voire remplacée par un transfert osmotique. Le débit de filtration glomérulaire est très variable. L'urine définitive est issue de modifications de la composition de l'urine primitive, par des réabsorptions et sécrétions déterminant notamment la concentration osmotique finale. La nature des substances réabsorbées et sécrétées, leurs quantités, la localisation des échanges voire leurs modalités sont également variables.

La diversité des reins des Vertébrés apparaît ainsi d'ordre structural, et liée à l'appartenance systématique, mais aussi fonctionnel, en relation avec leurs rôles dans l'épuration du liquide circulant et le maintien de l'équilibre hydroélectrolytique. Dans ce contexte, les reins sont partie prenante des fonctions d'osmorégulation et d'ionorégulation, intégrées au niveau de l'organisme.

Au-delà de leur rôle d'organes producteurs d'urine, les reins des Vertébrés sont également impliqués dans l'hématopoïèse, en particulier au stade embryonnaire.

Bibliographie et sitographie

Livres

- Neil Campbell, Jane Reece, Lisa Urry, Michael Cain, Steven Wasserman, Peter Minorvsky, et Robert Jackson. *Biologie*. 9ème édition. Pearson. 2012. 1458 p.. *Apprendre, toujours*. [978-2-7613-5065-5]
- Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale*. Dunod. 2015. 219 p.. *Sciences sup*. [978-2-10-071233-5]
- Jean-Louis Picaud, Jean-Claude Baehr, et James Maissiat. *Biologie animale : Vertébrés cours et QCM (tome 2)*. Dunod. 2000. 298 p.. *Sciences sup*. [978-2-10-004547-4]
- Daniel Richard, Patrick Chevalet, Nathalie Giraud, Fabienne Pradere, Thierry Soubaya, Peter Minorvsky, et Robert Jackson. *Biologie*. Dunod. 2011. 219 p.. *Maxi fiches de Biologie*. [978-2-10-052319-1]
- Knut Schmidt-Nielsen. *Physiologie animale : adaptation et milieux de vie*. Dunod. 1998. 611 p.. *Sciences sup*. [2-10-003700-8]
- Lauralee Sherwood, Hillar Klendorf, et Paul H. Yancey. *Physiologie animale*. Deboeck Supérieur. 2016. 904 p.. [978-2-8073-0186-0]

Sites internet

- Michel Delarue. *Le pronéphros*. In *Cours de biologie du développement de licence [en ligne]*. Unisciel. [date de consultation : 04 avril 2019]. Disponible sur : http://ressources.unisciel.fr/biodudev/co/grain_9_4_3.html .
- Guillaume. *Bio cellulaire - Chapitre 5 : le rein/appareil urinaire*. In *Biodeug [en ligne]*. Biodeug. 2012 [date de consultation : 28 mars 2019]. Disponible sur : <http://www.biodeug.com/licence-3-bio-cellulaire-chapitre-5-le-reinappareil-urinaire> .
- Antoine Morin. *Les amphibiens*. In *Animaux : structures et fonctions [en ligne]* . Université d'Ottawa. 2002 [date de consultation : 01 avril 2019]. Disponible sur : http://simulium.bio.uottawa.ca/bio2525/Notes/Les_Amphibiens.htm .

Le système urinaire des Oiseaux. In Ornithomedia [en ligne]. David Bismuth. 2018 [date de consultation : 15 mars 2019]. Disponible sur : <http://www.ornithomedia.com/pratique/debuter/systeme-urinaire-oiseaux-00401.html> .

La diversité structurale et fonctionnelle des épithéliums digestifs

Éloïse Arnaud <eloise.arnaud@etu.univ-st-etienne.fr>

Paul Bonneau <paul.bonneau@etu.univ-st-etienne.fr>

Rose-Lyne Périssé

<rose.lyne.perisse@etu.univ-st-etienne.fr>

Chloé Valade <chloe.valade@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

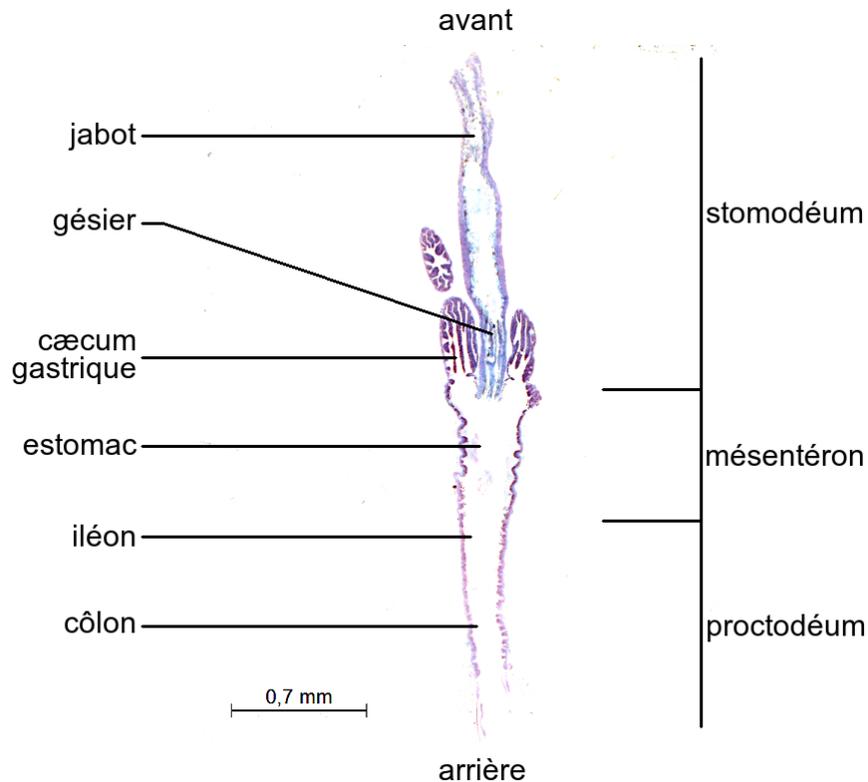
Les animaux sont des êtres vivants eucaryotes, pluricellulaires, hétérotrophes pour le carbone et généralement mobiles. Ils prélèvent dans leur milieu de vie des aliments et du dioxygène, et y rejettent du dioxyde de carbone et divers déchets. Ces échanges de matière et d'énergie avec le milieu correspondent aux fonctions d'alimentation, d'échanges de gaz respiratoires et d'excrétion, groupées en fonctions de nutrition. Elles sont le reflet à l'échelle de l'organisme du métabolisme des cellules animales : elles se procurent carbone et énergie en dégradant des molécules organiques par la voie métabolique de la respiration, consommant du dioxygène et produisant du dioxyde de carbone, ainsi que divers déchets.

La fonction d'alimentation consiste le plus souvent en :

- un prélèvement de particules alimentaires dans le milieu, la prise alimentaire ;
- un traitement mécanique et chimique des particules alimentaires conduisant respectivement à la réduction de leur taille et à la simplification des molécules qui les composent, la digestion ;
- un transfert des molécules issues de la digestion dans le milieu intérieur, l'absorption ;
- un traitement et une évacuation des substances non digérées.

Elle est généralement réalisée par un dispositif anatomique spécialisé, l'appareil digestif.

Figure 1. Tube digestif de Criquet en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Chez le Criquet, l'appareil digestif est formé d'un tube digestif développant des diverticules. Il s'agit d'un tube creux dans la lumière duquel circulent les aliments. Il est divisé en diverses régions qui sont de l'avant vers l'arrière : le stomodéum d'origine ectodermique, le mésentéron d'origine endodermique et le proctodéum également d'origine ectodermique. Toutes possèdent une paroi comportant à l'interface avec la lumière du tissu épithélial. Le tube digestif est associé à des glandes salivaires. Produisant un suc déversé dans sa lumière, elles sont dites glandes digestives.

Les appareils digestifs des animaux ont de manière générale une organisation voisine de celle décrite pour le Criquet.

Le tissu bordant la lumière digestive est donc un épithélium, formé de cellules jointives reposant sur une membrane basale.

Quelles sont les caractéristiques structurales des épithéliums des appareils digestifs des animaux ?

En relation avec leur structure, quelles fonctions réalisent-ils ?

En quoi sont-ils divers ?

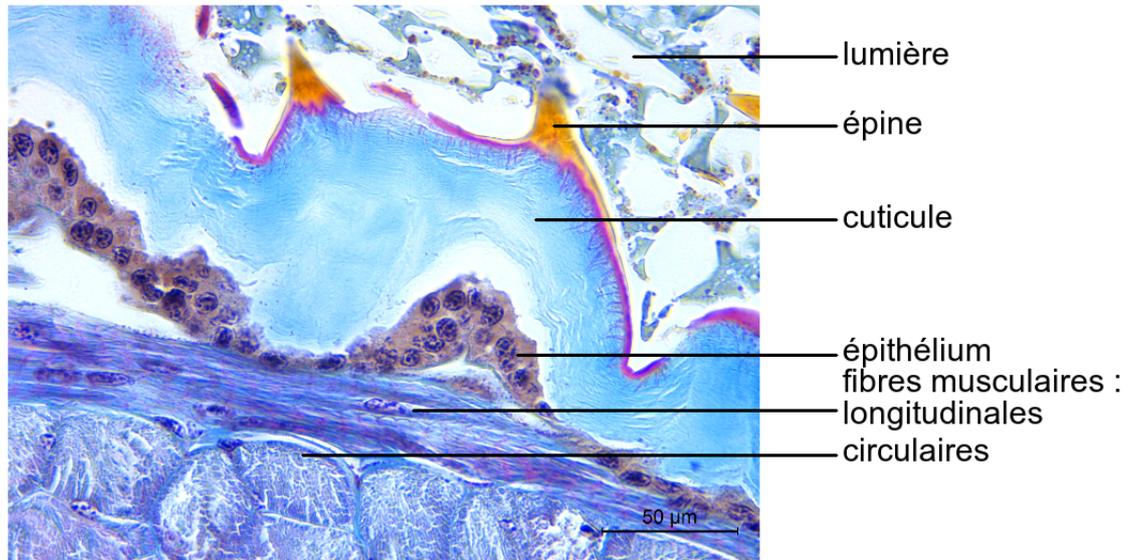
Des épithéliums digestifs responsables de la digestion

La digestion correspond :

- au traitement mécanique des aliments, qui conduit à la réduction des dimensions des particules alimentaires ;
- au traitement chimique des particules alimentaires, qui provoque la simplification de leurs molécules constitutives.

Des sécrétions épithéliales solides contribuant à la digestion mécanique

Figure 2. Gésier de Criquet en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La paroi du gésier du Criquet est formée de trois tuniques superposées. Au contact de la lumière, un épithélium simple et cubique est présent. Il repose sur un fin tissu conjonctif fibreux, entouré de deux couches de fibres musculaires striées, à distributions longitudinale et circulaire.

L'épithélium est surmonté d'une épaisse cuticule et hérissée d'épines. D'origine ectodermique, l'épithélium du gésier élabore une cuticule à l'instar de l'épiderme du tégument, par sécrétion de ses constituants.

La cuticule est formée d'une endocuticule interne et d'une exocuticule externe. Elle est composée de chitine, polymère de N-acétylglucosamine, et de protéines, les arthropodines. Dans l'exocuticule, elles sont tannées en sclérotines et agencées en réseau. Si la chitine confère une relative souplesse à la cuticule, les sclérotines la durcissent, la rendant rigide.

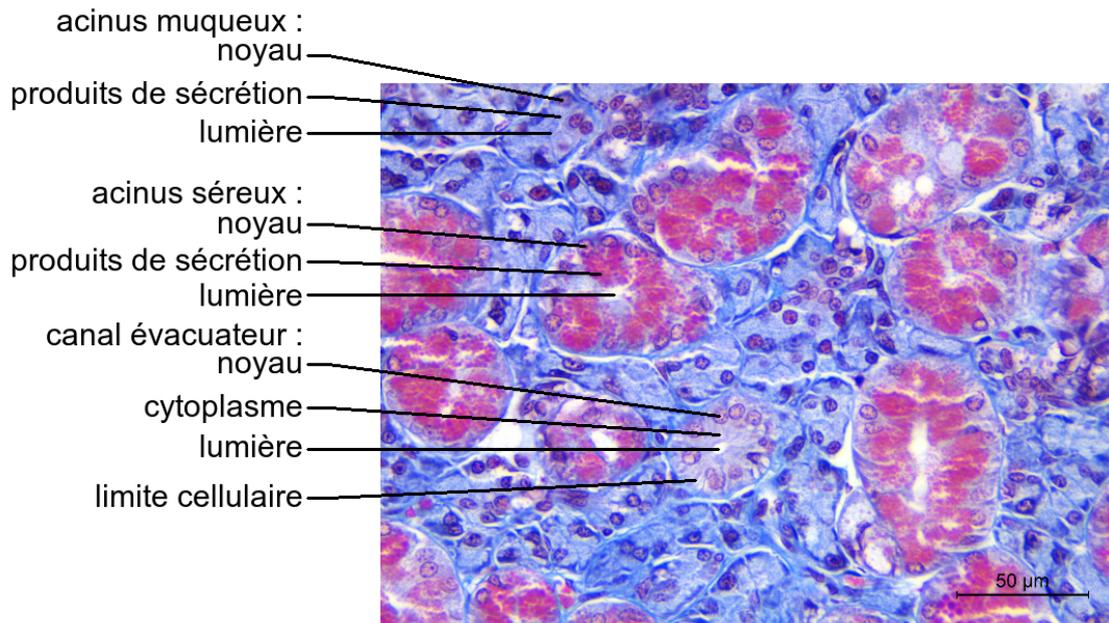
Les contractions et relâchements des fibres musculaires de la paroi du gésier sont responsables de réductions et d'augmentations du diamètre de l'organe. La surface au contact des aliments étant dure et irrégulière, elles contribuent à un broyage des particules alimentaires réduisant leurs dimensions.

Des sécrétions épithéliales liquides contribuant à la digestion chimique...

... produites par des glandes anatomiquement individualisées

Parmi les glandes digestives figurent les glandes salivaires généralement antérieures. Elles peuvent être décrites chez les Mammifères.

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



Situées dans la région du cou, les glandes salivaires du Rat au nombre de trois paires. Elles sont reliées à la cavité buccale par des canaux salivaires.

Les glandes salivaires sont constituées d'unités sécrétrices (ou glandulaires) en forme de goutte, appelées acinus. Les acinus présentent une lumière bordée de volumineuses cellules jointives de forme pyramidale, agencées en une unique couche. Elles contiennent à leur apex des grains ou des amas correspondant à des produits accumulés. Il s'agit de cellules sécrétrices, synthétisant diverses molécules et les libérant dans la lumière.

La lumière de certains acinus est étroite et l'apex de leurs cellules est envahi de grains fins intensément colorés. Ces unités sécrétrices synthétisent des protéines, en l'occurrence des enzymes comme l'amylase, et sont qualifiées de séreuses. D'autres possèdent une lumière large, l'apex de leurs cellules semble vacuolisé et est faiblement coloré. Ces unités sécrétrices produisent des glycosaminoglycanes, et sont qualifiées de muqueuses. Les glandes salivaires du Rat comportent des acinus séreux, muqueux et séromuqueux.

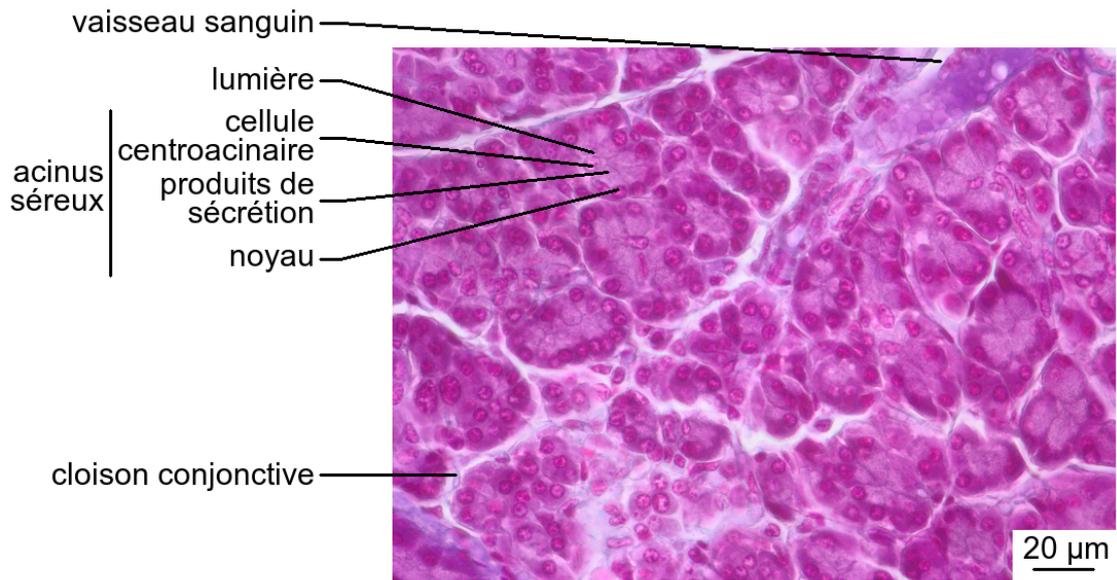
La lumière des acinus est en continuité avec la lumière de petits canaux qui convergent et forment des canaux dont le diamètre est de plus en plus important. Leur paroi est constituée d'un épithélium cubique, simple puis pluristratifié, entouré de tissu conjonctif fibreux. Ils émergent des glandes salivaires, prenant le nom de canaux salivaires, et débouchent dans la cavité buccale. En raison de la ramification des canaux et de l'existence d'un canal pour chaque unité sécrétrice, les glandes salivaires sont dites composées.

Les produits synthétisés et libérés par les unités sécrétrices sont mélangés et composent la salive, déversée par les canaux dans la cavité buccale. Elle imprègne les aliments, les humidifie et les lubrifie, tout en réalisant un début de dégradation chimique par les enzymes qu'elle contient.

Les glandes salivaires des Mammifères sont donc des glandes exocrines composées et acineuses. Le suc qu'elles produisent est une solution aqueuse contenant des enzymes et du mucus, la salive, qui contribue à la digestion chimique des molécules alimentaires. De nombreux autres Eumétazoaires comme les Insectes et les Eumollusques possèdent des glandes salivaires sécrétant une salive déversée dans la cavité buccale, imprégnant les aliments et initiant la digestion.

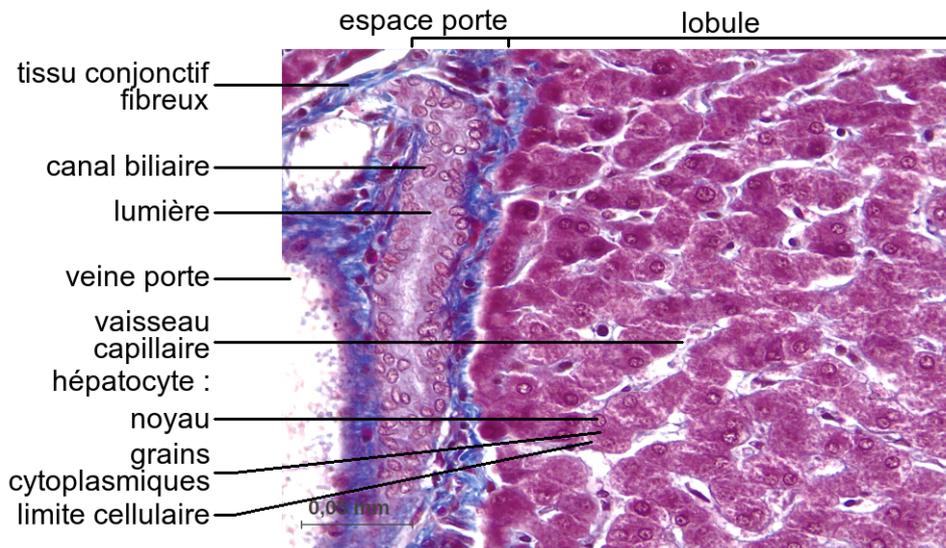
Chez les Mammifères, et plus généralement les Vertébrés, d'autres glandes digestives sont associées au tube digestif, le pancréas et le foie.

Figure 4. Pancréas de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le pancréas est une glande exocrine divisée en lobules délimités par des cloisons conjonctives. Composée, elle est formée d'unités sécrétrices acineuses et séreuses. Elles sécrètent un suc basique, composé de diverses enzymes digestives glycolytiques, protéolytiques, lipolytiques, nucléolytiques. Le suc pancréatique est déversé dans le duodénum, première partie de l'intestin grêle, par le canal pancréatique.

Figure 5. Foie de Porc en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le foie est une glande exocrine divisée de même en lobules isolés par des cloisons conjonctives. Les cellules sécrétrices, appelées hépatocytes, sont agencées en lames. Elles sont relativement volumineuses et contiennent de nombreux grains cytoplasmiques. Elles ménagent entre elles des canalicules dépourvus de paroi. Ils convergent et forment des canaux de diamètres croissants, possédant une paroi constituée par un épithélium cubique, simple puis pluristratifié, reposant sur du tissu conjonctif fibreux. Ils sont réunis en un canal unique émergeant de l'organe et débouchant dans le duodénum, le canal cholédoque.

Les cellules hépatiques produisent les constituants de la bile, liquide basique contenant notamment des sels biliaires et du cholestérol. Déversée dans le duodénum, elle contribue à l'émulsification des lipides alimentaires, et facilite ainsi leur dégradation par les enzymes lipolytiques.

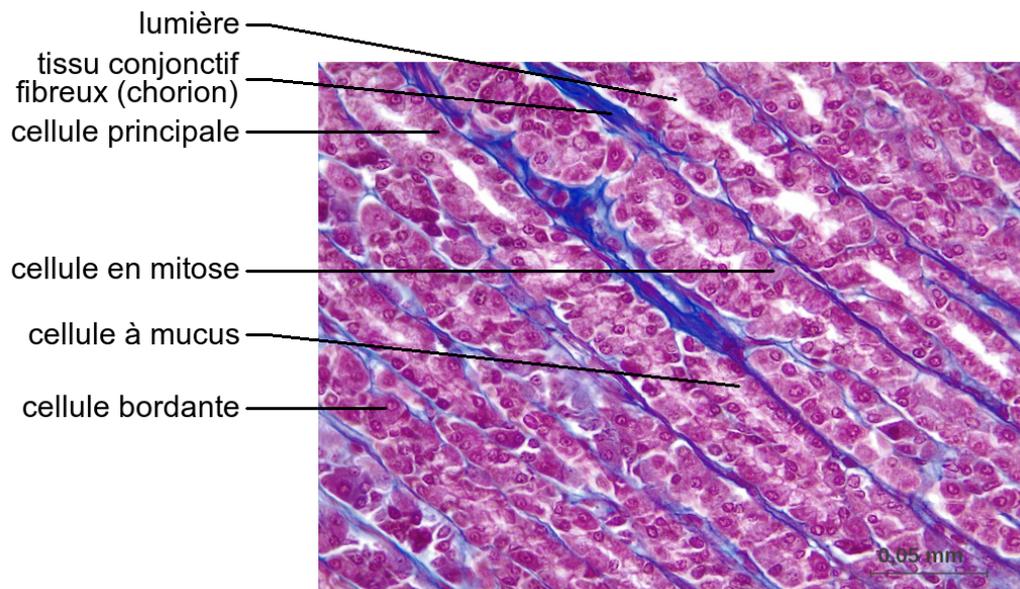
Ainsi, les glandes digestives sont des organes exocrines reliés au tube digestif par des canaux. Elles sont issues d'un bourgeonnement de l'épithélium digestif au cours du développement. Elles produisent des sucs déversés dans la lumière du tube digestif par les canaux, et dont les constituants contribuent à la digestion chimique, directement pour les enzymes et indirectement pour les sels biliaires et le mucus.

À l'instar de l'épithélium du gésier de Criquet sécrétant une cuticule, l'épithélium du tube digestif produit-il des sécrétions en phase liquide ?

... ou par des cellules de l'épithélium du tube digestif

L'estomac des Mammifères est à cet égard révélateur.

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



L'épithélium de l'estomac de Rat et plus généralement des Mammifères, comme les autres tissus épithéliaux du tube digestif des Vertébrés, est associé à du tissu conjonctif appelé chorion. Ensemble, ils forment la muqueuse, entourée d'une sous-muqueuse de nature conjonctive et d'une musculature agencée en une tunique interne de fibres musculaires lisses circulaires et une tunique externe de fibres musculaires lisses longitudinales.

La muqueuse gastrique forme des replis en direction de la sous-muqueuse. Les cellules qui les bordent sont jointives et agencées en une unique assise. La plupart d'entre elles sont relativement volumineuses et contiennent soit des grains cytoplasmiques fins et colorés, soit des amas apicaux clairs. Parmi les premières, certaines ont une forme rectangulaire avec un noyau basal et d'autres sont de forme circulaire avec un noyau central. Toutes présentent un phénotype suggérant qu'il s'agit de cellules sécrétrices, ou glandulaires.

Les cellules sécrétrices ainsi décrites constituent des unités sécrétrices simples et tubuleuses. Les cellules rectangulaires à noyau basal et grains cytoplasmiques fins et colorés synthétisent une enzyme protéolytique, la pepsine. Elles sont appelées cellules principales, ou peptiques. Les cellules circulaires à noyau central et à fins grains cytoplasmiques produisent de l'acide chlorhydrique. Ce sont les cellules bordantes ou oxyntiques. Enfin, les cellules rectangulaires dont le cytoplasme apical est clair et vacuolisé élaborent du mucus.

Les molécules synthétisées sont déversées dans la lumière qui communique avec celle de l'estomac. Elles permettent la digestion des protéines en milieu acide.

Ainsi, l'épithélium du tube digestif est localement spécialisé dans la production de molécules à vocation digestive.

Des cellules isolées de l'épithélium du tube digestif spécialisées dans la synthèse et la libération d'enzymes digestives existent également. Elles sont par exemple présentes dans l'endoderme de la cavité gastrovasculaire des Cnidaires, dans l'épithélium des diverticules intestinaux des Plathelminthes, du pharynx des Annélides, de l'estomac des Euarthropodes.

Finalement, outre les glandes digestives anatomiquement individualisées, il existe des glandes situées dans la paroi du tube digestif et des cellules glandulaires isolées dans l'épithélium du tube digestif, impliquées dans la digestion chimique des molécules d'origine alimentaire.

Une fois les molécules d'origine alimentaire simplifiées, elles peuvent passer dans le milieu intérieur par un processus d'absorption.

Quelles sont les caractéristiques des épithéliums absorbants ?

Des épithéliums digestifs responsables de l'absorption

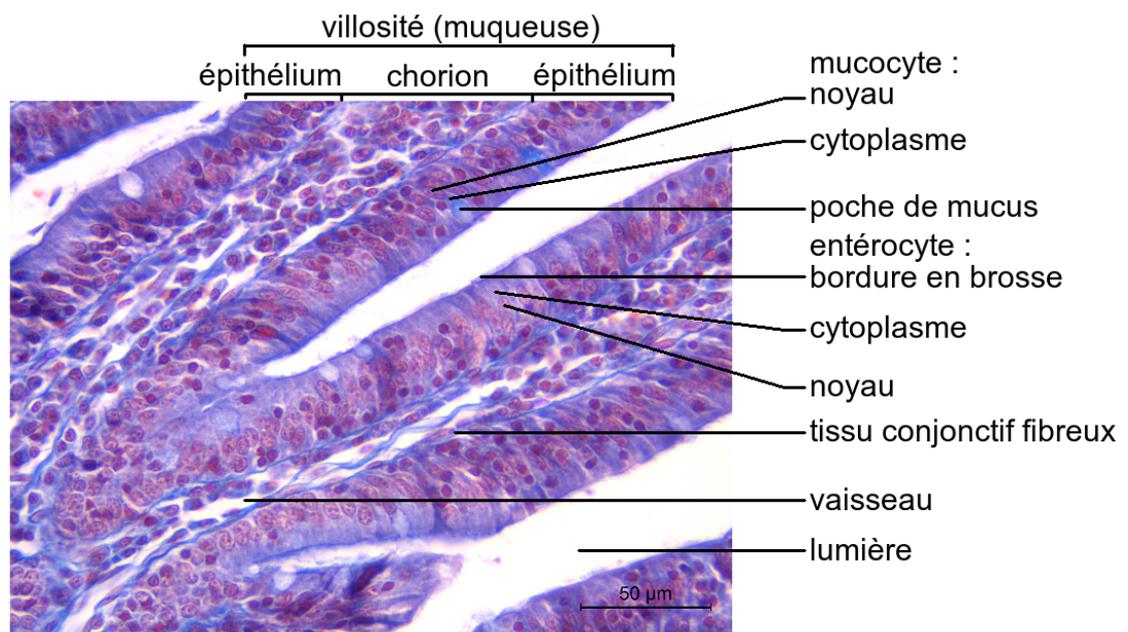
La quantité d'aliments ingérés et la quantité de fèces sont sensiblement différentes. La masse des fèces est moindre, révélant l'absorption d'une partie des aliments par l'organisme. L'absorption est le transfert de petites molécules du milieu extérieur au milieu intérieur.

Quelles sont les caractéristiques des épithéliums absorbants ?

Des épithéliums de surface importante à l'intérieur du tube digestif

L'intestin des Mammifères fournit un exemple d'organe spécialisé dans l'absorption des molécules issues de la digestion.

Figure 7. Intestin grêle de Lapin en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La muqueuse de l'intestin des Mammifères forme des replis en direction de la lumière, appelés villosités, et des creux en direction de la sous-muqueuse, appelés cryptes de Lieberkühn. Pour un

volume donné, les villosités contribuent à multiplier la surface de l'épithélium au contact du contenu de la lumière par un facteur 1,3. Dans le chorion soutenant les villosités courent de nombreux vaisseaux capillaires, sanguins et lymphatiques.

Les cellules épithéliales de l'intestin sont agencées en une unique couche. Elles sont hautes et étroites. En conséquence l'épithélium intestinal est qualifié de simple et prismatique. La plupart d'entre elles présentent une fine bande apicale striée transversalement. Il s'agit d'une bordure en brosse, formée de microvillosités, replis membranaires soutenus par des faisceaux de microfilaments d'actine. Elle est caractéristique des entérocytes et contribue à augmenter, à l'échelle cellulaire, la surface de contact avec le contenu de la lumière. Les cellules possédant une bordure en brosse sont appelées entérocytes.

Les entérocytes sont responsables de l'absorption des molécules issues de la digestion. L'entrée dans les entérocytes par transfert à travers la membrane plasmique apicale implique des mécanismes passifs pour les pentoses et les micelles d'acides gras et de monoglycérides, ou actifs pour le glucose et les acides aminés. Des transferts par vésicules de pinocytose interviennent pour les acides gras, le cholestérol et certains triglycérides. La proximité des vaisseaux capillaires sanguins et lymphatiques situés dans le chorion permet la prise en charge des molécules absorbées après leur libération par les entérocytes côté basal.

Ainsi, l'épithélium intestinal est le siège du passage des molécules issues de l'alimentation du milieu extérieur qu'est la lumière du tube digestif au milieu intérieur représenté par le liquide interstitiel et les liquides circulant dans les vaisseaux capillaires. Il est adapté à la fonction d'absorption par les replis qu'il présente, à l'échelle du tissu et des cellules, et la proximité des vaisseaux capillaires liée à son caractère simple.

Chez les grands Mammifères, auxquels appartient l'espèce humaine, des replis de la sous-muqueuse, les valvules conniventes, s'ajoutent aux replis décrits. À volume égal, elles augmentent également l'aire de l'interface organisme/lumière du tube digestif.

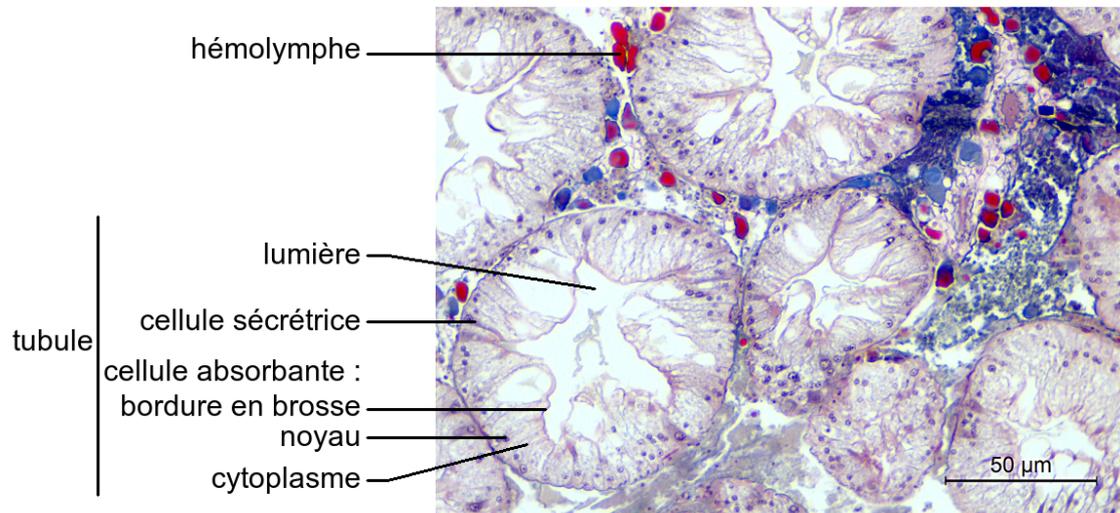
Chez de nombreux Eumétazoaires, des régions spécialisées dans l'absorption existent dans le tube digestif. L'épithélium absorbant est souvent simple et peu épais et possède une importante surface du fait de la présence de replis tissulaires et membranaires. Des plis à l'échelle de l'organe, comme les valvules conniventes ou la valvule spirale de l'intestin des Sélaciens, l'augmentent encore.

Dans le tube digestif du Criquet, l'estomac développe quelques replis et les cellules absorbantes possèdent une bordure en brosse, mais des cæcums gastriques sont également présents. Il s'agit de diverticules du mésentéron.

Des épithéliums de surface importante dans des diverticules du tube digestif

Parmi les Euarthropodes, les Malacostracés possèdent également des diverticules du tube digestif formant un hépatopancréas.

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



L'hépatopancréas de Crabe vert est formé de multiples tubules ramifiés et de faible diamètre, dont une extrémité est fermée et l'autre ouverte sur le tube digestif. Il baigne dans le liquide de la cavité générale, l'hémolymphe. L'épithélium bordant la lumière des tubules est simple et prismatique. Il comporte plusieurs types de cellules. Certaines sont étroites et intensément colorées, d'autres sont larges, peu colorées et possèdent une bordure en brosse apicale. Les premières sont des cellules sécrétrices, en l'occurrence d'enzymes digestives, et les secondes des cellules absorbantes.

L'hépatopancréas est le site principal de la digestion et de l'absorption chez le Crabe vert. La surface de contact avec les molécules d'origine alimentaire est élevée du fait du développement de multiples diverticules représentés par les tubules. L'échangeur situé entre le milieu extérieur et l'hémolymphe, représenté par l'épithélium simple, a une épaisseur peu importante, .

L'hépatopancréas est un organe rencontré chez les Euarthropodes et les Eumollusques. Formé de diverticules il est, selon les espèces, en relation avec l'estomac ou l'intestin. Il contribue à augmenter la surface de contact entre la lumière et l'organisme. Il en va de même des cæcums fréquemment présents chez les Euarthropodes. De manière générale, l'épithélium de ces structures est simple et situé à proximité de l'appareil circulatoire.

L'épithélium tapissant les organes digestifs impliqués dans l'absorption des molécules d'origine alimentaire partagent une surface importante et une faible épaisseur, caractéristiques favorables à la réalisation d'échanges entre l'organisme et le milieu.

Cependant, des épithéliums épais sont parfois rencontrés dans l'appareil digestif.

Quelles sont leurs fonctions ?

Des épithéliums digestifs responsables de la protection

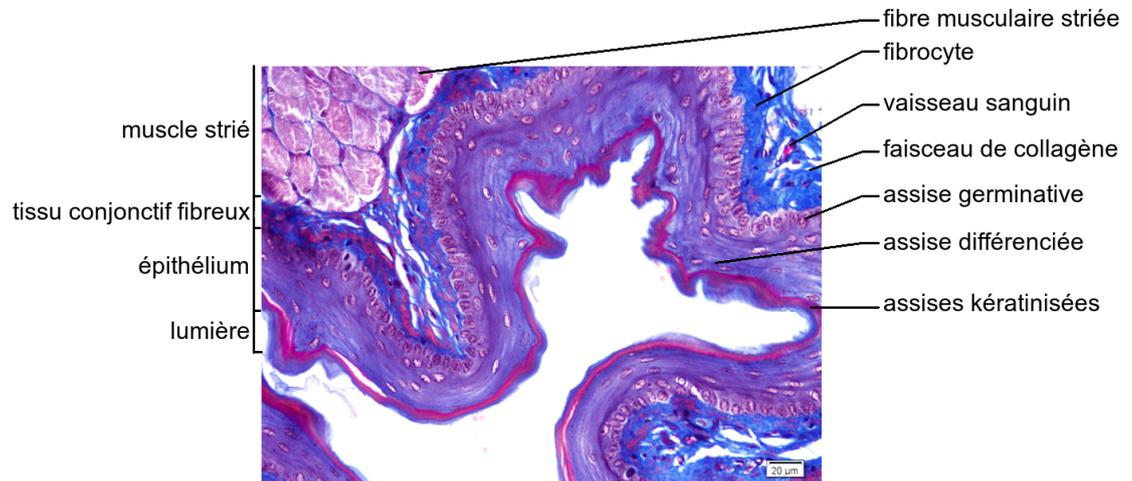
Les aliments sont parfois anguleux et abrasifs. Les sécrétions digestives contiennent généralement des enzymes et possèdent parfois un pH acide.

Le contenu de la lumière du tube digestif est ainsi potentiellement à l'origine d'agressions mécaniques et chimiques, voire biologiques avec la présence de microorganismes pathogènes.

En quoi l'épithélium digestif est-il protecteur vis-à-vis de ces agressions ?

Des épithéliums épais assurant une protection mécanique

Figure 9. Œsophage de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Parmi les Mammifères, la Souris se nourrit d'aliments relativement durs comme les graines. Une fois broyés et imprégnés de salive, les aliments sont avalés et transitent dans l'œsophage qui les achemine vers l'estomac.

L'épithélium de l'œsophage apparaît pluristratifié et pavimenteux. Au contact de la lumière il est recouvert d'une couche kératinisée lamelleuse constituée par les cellules épithéliales mortes.

La kératine est une protéine imperméable et solide. Sa présence, de même que l'épaisseur de l'épithélium pluristratifié, contribuent à la protection de l'œsophage vis-à-vis de l'abrasion exercée par le bol alimentaire.

Outre la couche kératinisée de l'œsophage de certains Vertébrés, la cuticule de l'épithélium du stomodéum des Euarthropodes joue un rôle protecteur, qui s'ajoute à sa fonction broyeuse.

Dans le groupe des Oiseaux, certaines espèces comme la Poule avalent des cailloux qui dans le gésier contribuent au traitement mécanique des aliments. Ils sont susceptibles de léser la paroi digestive. Elle est protégée par une épaisse couche protéique sécrétée par les glandes muqueuses, également impliquée dans la dégradation mécanique des aliments.

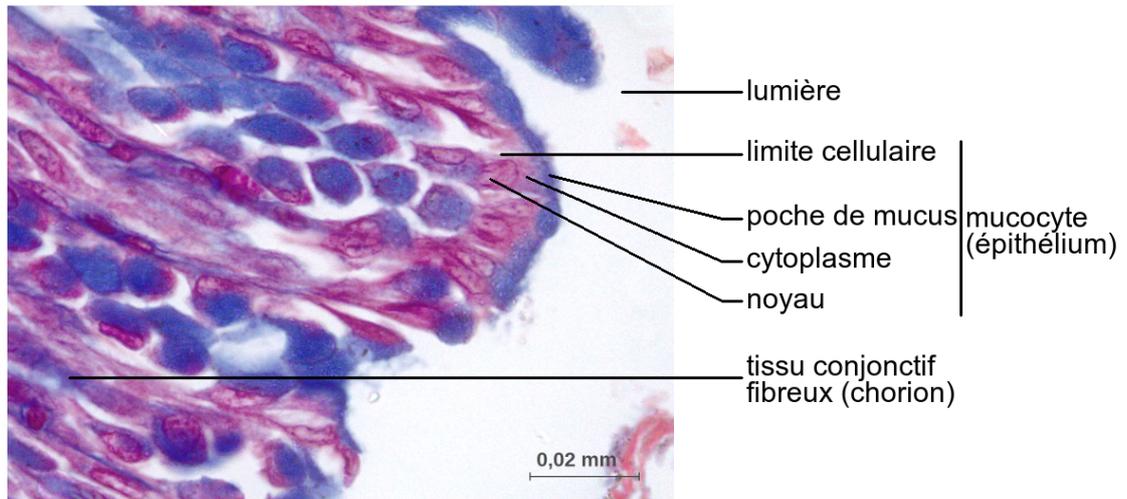
Ainsi, la protection mécanique développée par les épithéliums digestifs implique généralement le dépôt d'une couche superficielle résistante aux contraintes mécaniques, fréquemment impliquée dans le traitement mécanique des aliments.

Qu'en est-il de la protection chimique ?

Des épithéliums sécréteurs assurant une protection chimique

Si certaines cellules sécrétrices des épithéliums digestifs synthétisent et libèrent des enzymes voire de l'acide chlorhydrique, d'autres produisent une substance appelée mucus.

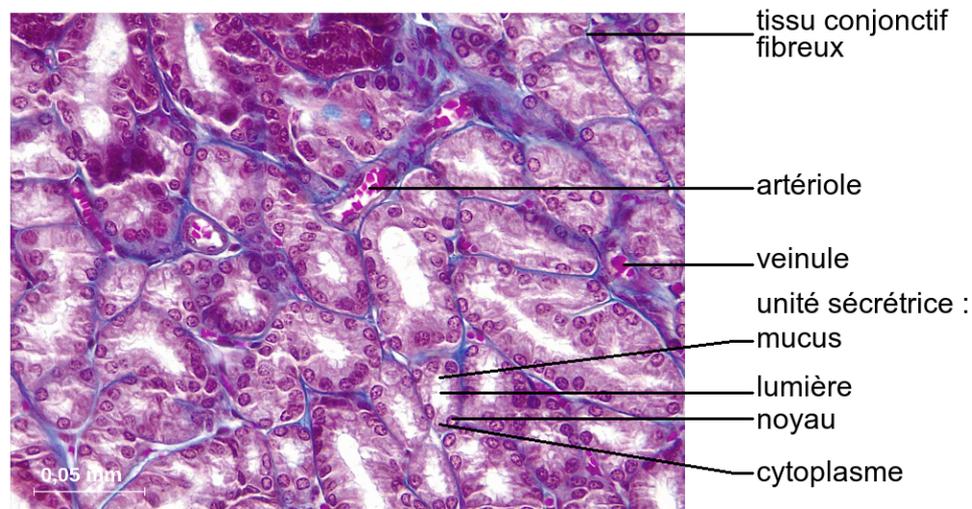
Figure 10. Épithélium de l'estomac de Rat en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'épithélium bordant la lumière de l'estomac du Rat, et plus généralement des Mammifères est simple et prismatique. Il est constitué d'un unique type de cellules, possédant une poche apicale remplie de produit de sécrétion.

Le produit élaboré est un mucus, liquide visqueux composé en moyenne de 95% d'eau et 5% de mucoprotéines. Les mucoprotéines sont principalement des glycoprotéines, notamment des mucopolysaccharides comme la mucine. Libéré, le mucus s'étale à la surface de l'épithélium et forme un film protecteur vis-à-vis des enzymes et de l'acide chlorhydrique à l'attaque desquels il est résistant.

Figure 11. Glandes de Brunner du duodénum de Rat en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



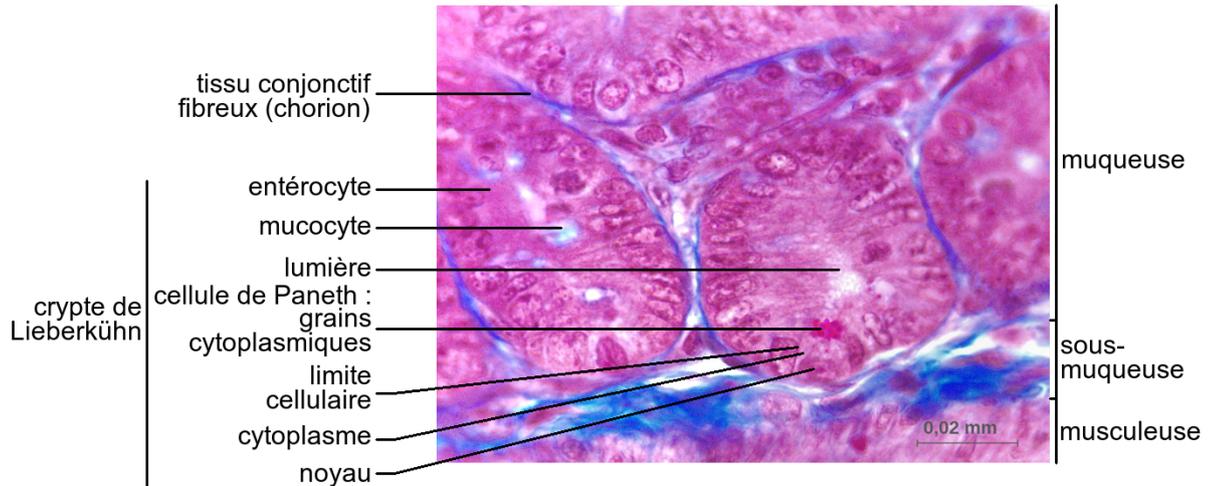
Dans le duodénum de Rat, et des Mammifères en général, l'épithélium forme des glandes ramifiées et tubuleuses invaginées dans la sous-muqueuse, les glandes de Brunner. Elles sont formées de cellules hautes accumulant à leur apex des globules peu colorés. Il s'agit de cellules sécrétrices.

Elles élaborent un mucus riche en ions bicarbonates (HCO_3^-) neutralisant l'acidité du chyme, bouillie quittant l'estomac, et protégeant ainsi l'épithélium intestinal des effets de l'acidité.

Parallèlement, l'épithélium des villosités et des cryptes comporte des mucocytes isolés produisant un mucus, qui étalé à la surface de l'épithélium, assure la protection vis-à-vis de la dégradation par les enzymes du suc pancréatique.

Les cellules glandulaires isolées sont fréquentes dans les épithéliums digestifs des Eumétazoaires et sont souvent à l'origine de substances assurant la protection chimique du tube digestif. Cependant, la protection peut être d'intensité variable selon le régime alimentaire et le stade du traitement des aliments.

Figure 12. Crypte de Lieberkühn d'intestin grêle de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Parmi les cellules sécrétrices isolées de l'épithélium digestif des Mammifères figurent les cellules de Paneth.

Situées au fond des cryptes de Lieberkühn de l'intestin grêle, les cellules de Paneth sont relativement volumineuses, de forme pyramidale. Elles possèdent un noyau basal et leur cytoplasme apical contient de gros grains de sécrétion très colorés. Elles présentent un phénotype sécréteur.

Les cellules de Paneth synthétisent des protéines, dont une enzyme bactéricide, le lysozyme.

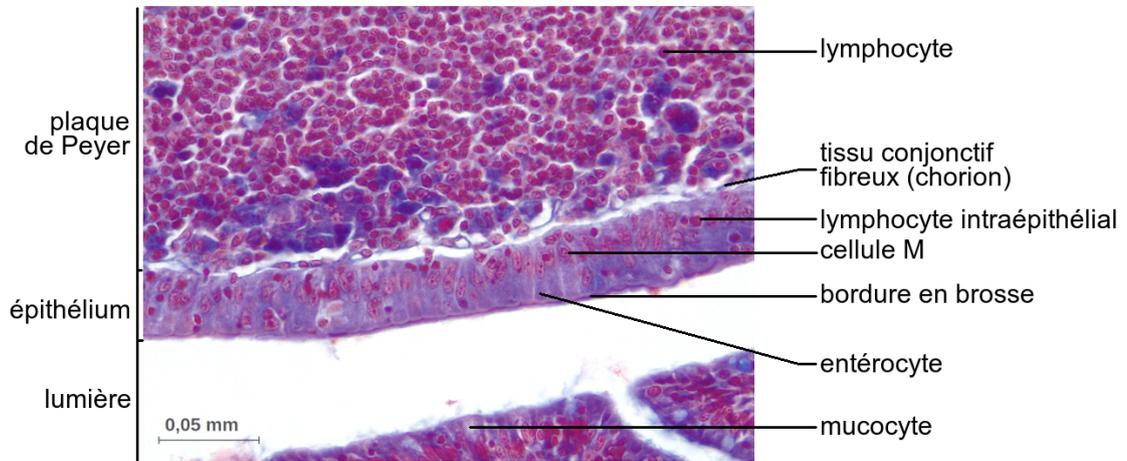
Les cellules sécrétrices de l'épithélium digestif, groupées en glandes ou isolées, produisent ainsi des substances protectrices, évitant sa dégradation enzymatique ou par l'acidité, mais aussi des molécules ayant une action sur les microorganismes pathogènes.

Chez les Vertébrés, l'acteur principal de la défense vis-à-vis des organismes pathogènes est le système immunitaire.

Quelles sont les relations de l'épithélium digestif avec le système immunitaire ?

Des épithéliums assurant une protection immunitaire

Figure 13. Plaques de Peyer de l'intestin de Lapin en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La paroi de l'intestin grêle des Mammifères et en particulier du Lapin comporte localement des amas constitués de nombreuses cellules de petite taille, situés dans le chorion de la muqueuse, à l'origine de déformations en dômes de la surface épithéliale.

Une telle organisation est caractéristique d'agrégats lymphoïdes, groupes de lymphocytes dépourvus d'enveloppe externe. En l'occurrence, ils sont appelés plaques de Peyer et relèvent du tissu lymphoïde associé au tube digestif, désigné par l'acronyme GALT (gut associated lymphoid tissue).

L'épithélium surmontant les plaques de Peyer contient de nombreux lymphocytes, qualifiés d'intraépithéliaux, ainsi que des cellules dites cellules M réalisant le transfert des antigènes de la lumière intestinale aux plaques de Peyer.

Associé aux agrégats lymphoïdes du système immunitaire, l'épithélium digestif est impliqué dans le prélèvement et le transfert des antigènes présents dans la lumière du tube digestif.

Ainsi, l'épithélium digestif contribue-t-il à la défense immunitaire de l'appareil digestif.

Conclusion

L'épithélium digestif présente donc une grande diversité chez les Métazoaires.

En termes de localisation, il est présent au contact de la lumière du tube digestif ou dans les glandes digestives.

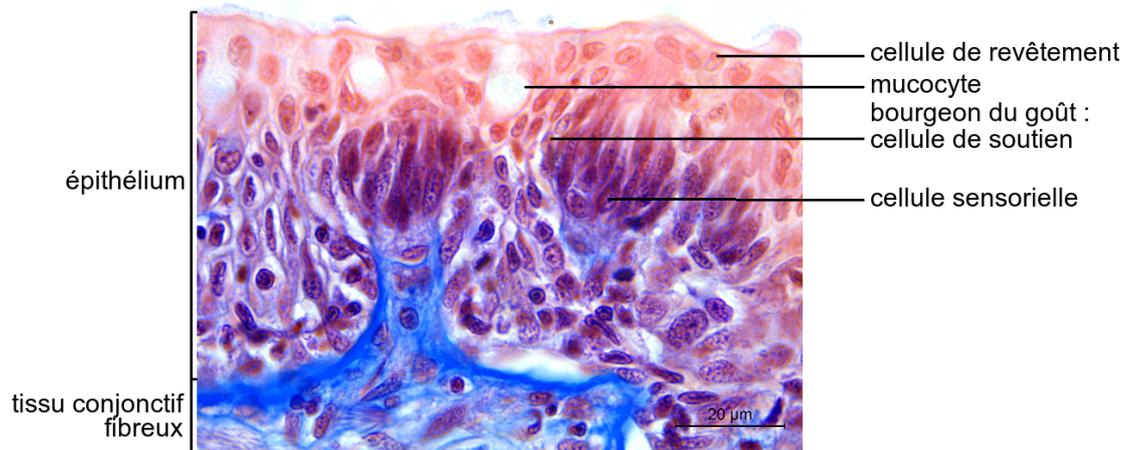
Du point de vue structural, l'épithélium de revêtement comporte une ou plusieurs assises de cellules, est pavimenteux, cubique ou prismatique, selon l'organe et le groupe considérés. L'épithélium glandulaire est pour sa part agencé en unités sécrétrices acineuses, tubuleuses ou en lames, et forme des glandes ramifiées, composées ou simples.

La diversité de l'épithélium digestif s'exprime également en termes fonctionnels. Il contribue aux différents processus impliqués dans le fonction d'alimentation, avec la production de dépôts superficiels durs permettant la digestion mécanique des particules alimentaires, la sécrétion d'enzymes assurant la digestion chimique des molécules alimentaires et la réalisation de l'absorption des molécules issues de la digestion. Il est par ailleurs impliqué dans la protection de la paroi digestive, de la même manière avec la production de dépôts superficiels et la sécrétion de substances protectrices.

La structure des épithéliums digestifs est étroitement liée à leur fonction principale. Les cellules épithéliales glandulaires, qu'elles soient isolées, incluses dans des glandes du tube digestif ou anatomiquement individualisées, sont volumineuses et contiennent des grains de sécrétion. Les cellules épithéliales absorbantes possèdent une bordure en brosse apicale et sont proches de l'appareil circulatoire. Il existe ainsi une relative unité structurale pour les épithéliums réalisant la même fonction.

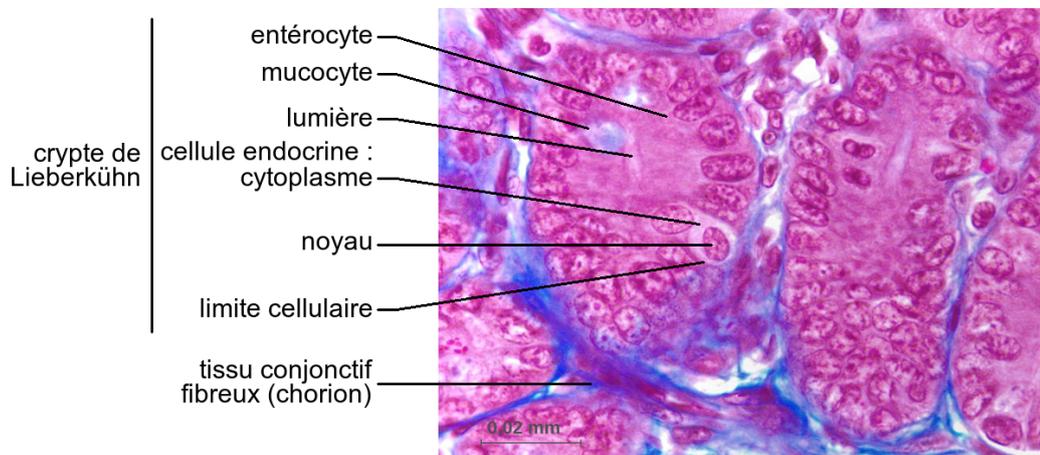
Situé à l'interface entre l'organisme et le milieu extérieur, l'épithélium digestif est par ailleurs un site privilégié pour la réception d'informations externes. Ainsi, en relation avec le système nerveux, il est le siège de la sensibilité gustative. Chez les Vertébrés il contient les bourgeons du goût.

Figure 14. Bourgeons du goût de Vairon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le fonctionnement de l'appareil digestif nécessite une coordination des différents organes qui le constituent. Chez les Vertébrés, elle résulte d'un contrôle nerveux, dans lequel des plexus situés dans la sous-muqueuse et la musculuse jouent un rôle fondamental, mais également d'un contrôle endocrinien auquel participent notamment des cellules endocrines insérées dans l'épithélium digestif.

Figure 15. Crypte de Lieberkühn d'intestin grêle de Souris en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Bibliographie et sitographie

Livres

- André Beaumont, Pierre Cassier, et Daniel Richard. *Biologie animale Les Cordés : anatomie comparée des Vertébrés*. 9ème édition. Dunod. 2009. 652 p.. *Sciences Sup.* [978-2-10-051658-2]
- Paul Boulanger, Michel Polonovski, Francis Tayeau, Paul Mandel, et Gérard Biserte. *Biochimie médicale. Sang, humeurs, tissus, organes : biochimie physiologique et sémiologique*. 8ème édition. Masson. 1971. 739 p..
- Richard Brusca et Gary Brusca. *Invertebrates*. 2ème édition. Sinauer. 2003. 936 p.. [978-0-87893-097-5]
- Patricia Cross et K. Lynne Mercer. *Ultrastructure cellulaire et tissulaire approche fonctionnelle*. De Boeck Université. 1995. 420 p.. [2-8041-2059-7]
- Raymond Gilles. *Physiologie animale*. De Boeck Université. 2006. [978-2-8041-4893-5]
- Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas biologie animale, les grandes fonctions*. 2ème édition. Dunod. 2008. 215 p.. [978-2-10-52135-7]
- Barbara Young, Géraldine O'Dowd, et Phillip Woodford. *Atlas d'histologie fonctionnelle de Wheater*. De Boeck Supérieur. 2015. 455 p.. [978-2-8073-0040-8]

Sites internet

- Claude Gillot, Jean-Louis Freslon, et Jean-Jacques Bernier. *Digestif appareil*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 27 mars 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/appareil-digestif/> .
- Michel Hérin. *Oiseaux : estomacs*. In *The digital microscope, histologie spéciale animale [en ligne]* . Université de Namur. [date de consultation : 01 avril 2019]. Disponible sur : <http://www.histology.be/atlas/HSA/general/right/HS-Vt-Dig-Tub-EstmcOis.htm> .

Les échanges gazeux respiratoires des Euarthropodes

Émilie Bresson <emilie.bresson@etu.univ-st-etienne.fr>

Élysa Chavarin <elysa.chavarin@etu.univ-st-etienne.fr>

Charlotte Décline Emonot

<charlotte.decline.emonot@etu.univ-st-etienne.fr>

Céline Dugat <celine.dugat@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Euarthropodes, ou Arthropodes vrais / supérieurs, représentent 80% des espèces animales connues. Leur corps est recouvert d'une cuticule formée de pièces rigides, articulées par des membranes souples. Il est segmenté et chaque segment porte une paire d'appendices articulés ventraux, à l'origine du nom du groupe.

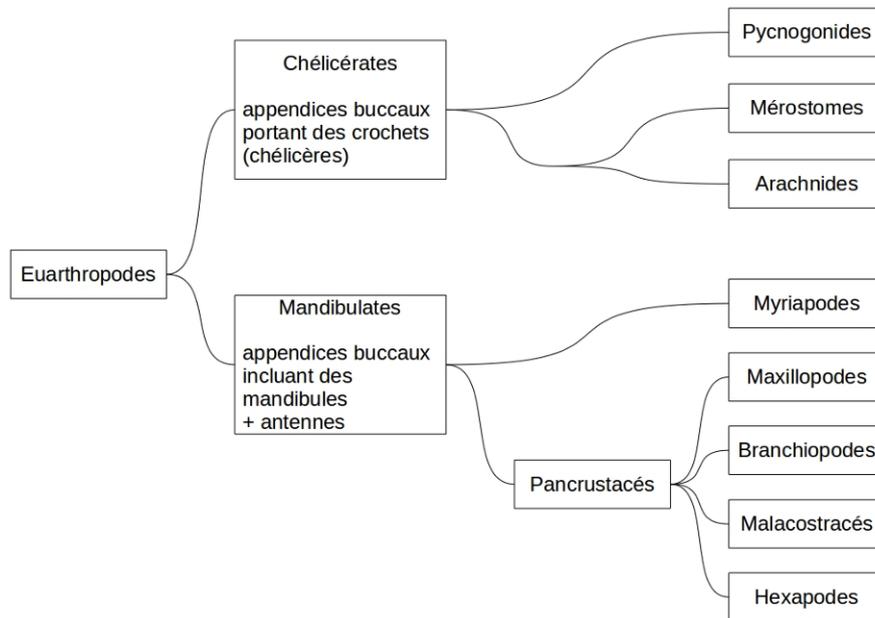
Figure 1. Diversité des Euarthropodes (de gauche à droite : Criquet duettiste : *Chorthippus brunneus*, Épeire fasciée : *Argiope bruennichi*, Étrille : *Necora puber*, Scutigère véloce : *Scutigera coleoptrata*)



Ils sont représentés par des espèces aussi diverses que le Criquet duettiste, l'Épeire fasciée, l'Étrille et la Scutigère.

Les Euarthropodes sont très diversifiés en termes d'organisation corporelle mais aussi de taille, leur longueur variant entre 0,1mm et 1m. Ils occupent le milieu aquatique et le milieu aérien mais sont absents des déserts glacés des pôles.

Figure 2. Arbre phylogénétique des Euarthropodes

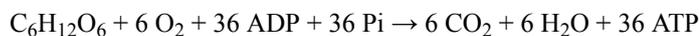


Le phylum des Euarthropodes est divisé en deux grands groupes : les Chélicérates et les Mandibulates. Les premiers sont caractérisés par la possession de pièces buccales portant des crochets, les chélicères, et sont représentés notamment par les Araignées comme l'Épeire fasciée. Les seconds possèdent des mandibules associées à la bouche, et comprennent en particulier les Hexapodes (Criquet duettiste par exemple), les Malacostracés (Étrille par exemple) et les Myriapodes (Scutigère par exemple).

Les Euarthropodes réalisent des échanges de matière et d'énergie avec leur environnement. Ils y prélèvent des aliments et du dioxygène, et y rejettent du dioxyde de carbone et d'autres déchets de leur métabolisme.

Les molécules provenant des aliments sont traités par des voies métaboliques dont la principale est la respiration cellulaire. Pour le glucose par exemple, elle consiste en une série de réactions de décarboxylations libérant du dioxyde de carbone et d'oxydations libérant des électrons. L'énergie obtenue est utilisée dans la synthèse de molécules d'ATP (adénosine triphosphate) riches en énergie et utilisables par les cellules. Le dioxygène joue le rôle d'accepteur final des électrons et est incorporé dans des molécules d'eau.

Dans le cas du glucose, la respiration cellulaire est résumée par l'équation :



Les échanges gazeux respiratoires, prélèvement de dioxygène et rejet de dioxyde de carbone, réalisés avec le milieu de vie sont le reflet à l'échelle de l'organisme de la respiration des cellules qui le constituent.

Les compositions ainsi que les propriétés physiques et chimiques des milieux aquatique et aérien sont différentes. Ainsi, la concentration en dioxygène dans l'air est 30 fois plus importante que dans l'eau, mais l'air est pauvre en eau. Un litre d'air contient donc 30 fois plus de molécules de dioxygène qu'un litre d'eau. Par ailleurs, la viscosité de l'eau est 63 fois plus importante que celle de l'air et la densité de l'eau est 812 fois plus importante que celle de l'air. La quantité d'énergie nécessaire pour déplacer 1l d'eau est donc bien supérieure à celle nécessaire pour mouvoir 1l d'air.

En relation avec les particularités de leurs milieux de vie, comment les Euarthropodes réalisent-ils leurs échanges gazeux respiratoires ?

Quels sont les organes impliqués ?

Quelles sont leurs caractéristiques fonctionnelles ?

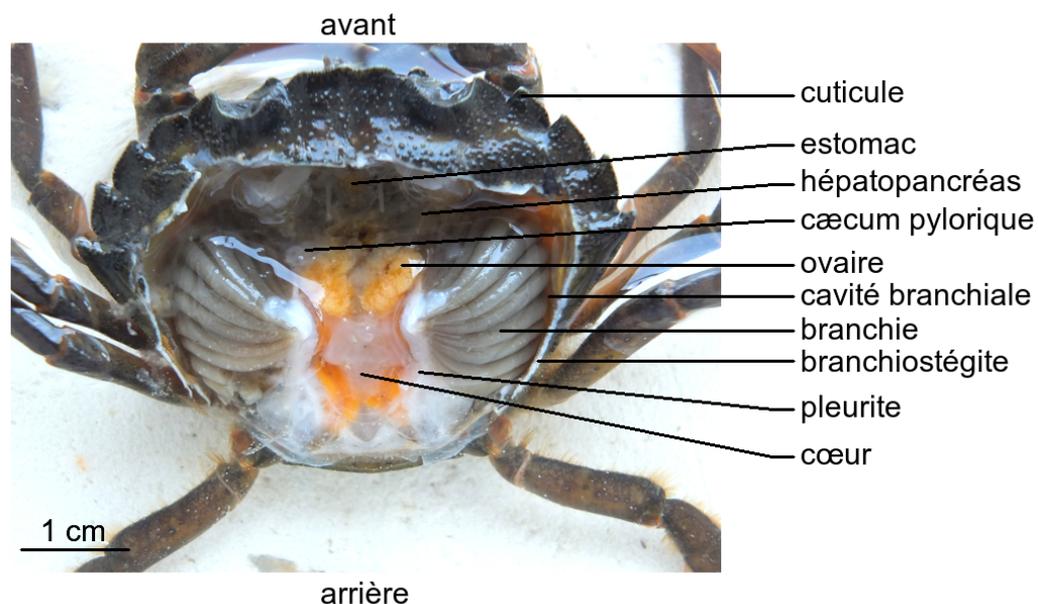
Les échanges gazeux respiratoires des Euarthropodes en milieu aquatique

Parmi les Euarthropodes aquatiques figurent les Malacostracés dont le Crabe vert et l'Écrevisse sont des exemples.

Les organes et les modalités des échanges de gaz respiratoires en milieu aquatique peuvent être décrits pour ces espèces.

Les branchies, des expansions tégumentaires latérales réalisant les échanges gazeux respiratoires

Figure 3. Anatomie du Crabe vert en vue dorsale

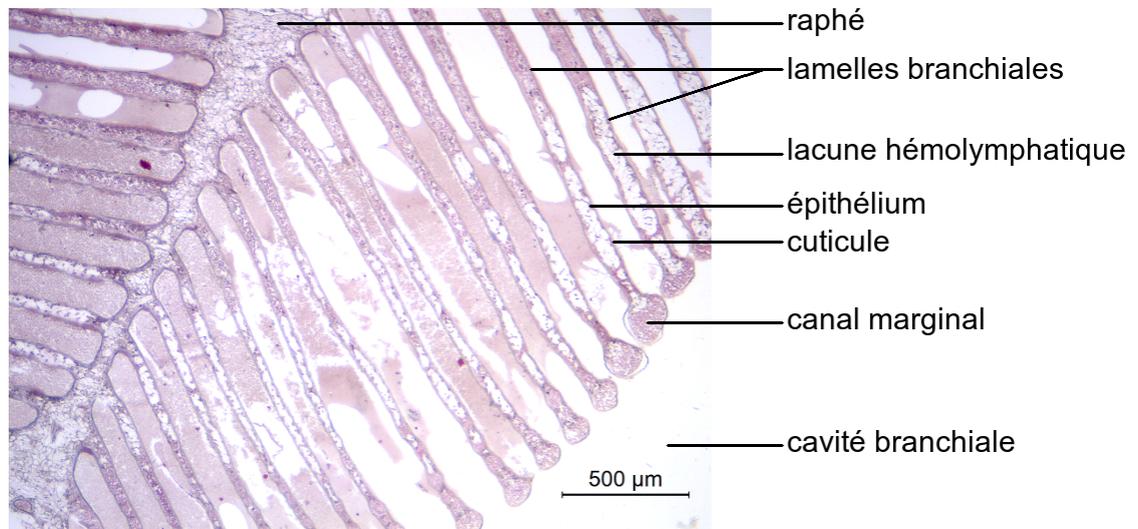


Le Crabe vert possède deux cavités branchiales latérales, situées de part et d'autre du céphalothorax à l'extérieur des parois corporelles latérales, les pleurites. Elles sont délimitées par des expansions latérales du tégument dorsal, les branchiostégites. Ventralement, les branchiostégites sont soudés au tégument mais des orifices sont ménagés à la base des pattes antérieures.

Dans chaque cavité branchiale neuf branchies sont présentes, insérées ventralement sur le pleurite, les membranes articulaires ou les pattes. Elles sont respectivement appelées pleurobranchies, arthrobranchies et podobbranchies. Leur extrémité libre, dorsale, est effilée.

Les branchies comportent un axe portant deux rangées de lamelles latérales.

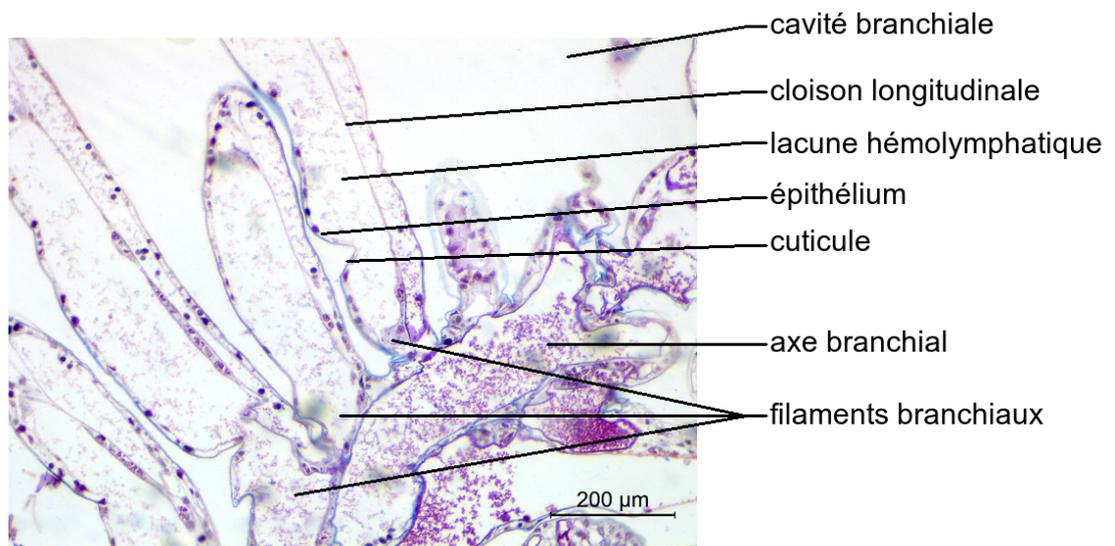
Figure 4. Branche de Crabe vert en coupe transversale (Collection de l'Université Jean Monnet)



Sur l'axe de la branchie, appelé raphé, de multiples lamelles plates sont insérées de chaque côté. Parallèles et peu épaisses, elles sont délimitées par une fine paroi constituée d'un épithélium simple et cubique surmonté d'une cuticule. Il s'agit d'expansions repliées du tégument, dont la cuticule est devenue très fine. Leur extrémité est légèrement renflée et abrite un canal marginal. L'espace situé entre les deux épithéliums contient de l'hémolymphe, liquide extracellulaire circulant.

En relation avec la présence de lamelles plates portées par un axe, les branchies du Crabe vert sont appelées phyllobranchies.

Figure 5. Branche d'Écrevisse en coupe longitudinale (Collection de l'Université Jean Monnet)



De même que le Crabe vert, l'Écrevisse possède des branchies latérales logées dans des cavités branchiales protégées par des branchiostégites.

Elles sont formées de filaments portés par un axe. Leur paroi est fine, constituée d'un épithélium simple et cubique surmonté d'une cuticule peu épaisse. Elles contiennent une lacune dans laquelle circule l'hémolymphe, séparée en deux compartiments par une cloison longitudinale.

En raison de la présence de filaments insérés sur un axe, les branchies de l'Écrevisse sont appelées trichobranchies.

Finalement les organes respiratoires des Malacostracés, et plus généralement des Euarthropodes aquatiques, sont des branchies, expansions tégumentaires de faible épaisseur en forme de lamelles ou de filaments. En raison de leur nombre élevé, la surface de contact des branchies avec l'eau contenue dans la cavité branchiale est grande. Ces expansions sont soutenues par l'eau environnante, à l'origine d'une poussée d'Archimède importante liée à sa densité. Fragiles du fait de leur faible épaisseur, elles sont par ailleurs protégées par les expansions du tégument délimitant les cavités branchiales.

Au cœur des lamelles et des filaments branchiaux des lacunes contenant de l'hémolymphe, liquide extracellulaire circulant des Euarthropodes, sont présentes.

L'échangeur des gaz respiratoires est représenté par l'épithélium et la cuticule séparant le milieu extérieur du milieu intérieur. Son épaisseur est de l'ordre de $10\mu\text{m}$. Il est traversé par le dioxygène, dans le sens milieu vers hémolymphe et par le dioxyde de carbone en sens inverse.

La ventilation et la circulation, renouvellements des milieux extérieur et intérieur des branchies

Figure 6. Voir la vidéo "Ventilation du Crabe vert"



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/15_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/15_video_01.webm]

Le dépôt de bleu de méthylène au niveau des orifices des cavités branchiales du Crabe vert, situés à la base des pattes antérieures ventralement, conduit à une expulsion de bleu de méthylène par le cadre buccal.

Le flux de bleu de méthylène révèle l'existence d'une circulation d'eau dans la cavité branchiale, avec une entrée par les orifices ventraux et une sortie par le cadre buccal. Elle permet le renouvellement de l'eau de la cavité branchiale et porte le nom de ventilation.

La ventilation renouvelle l'eau baignant les branchies. L'eau entrant apporte du dioxygène dissous alors que l'eau de la cavité branchiale est appauvrie en dioxygène du fait de son absorption. L'eau sortant est inversement enrichie en dioxyde de carbone rejeté par l'organisme, qui se trouve ainsi évacué.

La ventilation est due aux battements des scaphognathites dans les cavités branchiales. Ce sont des expansions lamelleuses d'appendices buccaux, les maxilles.

Dans les cavités branchiales, l'eau effectue un circuit simple. La viscosité de l'eau étant importante, le coût énergétique de sa mise en mouvement est élevé. Dans ces conditions, une circulation selon un sens unique est plus économe en énergie qu'une circulation en deux sens. La ventilation est qualifiée d'unidirectionnelle.

Le Crabe vert vit dans la zone intertidale, soumise aux marées. Lorsqu'il est émergé, il conserve de l'eau dans ses cavités branchiales, notamment entre les lamelles, évitant ainsi leur collapsus et la dessiccation. La ventilation est maintenue, mais les battements des scaphognathites sont inversés : leurs mouvements font barboter l'air du cadre buccal dans l'eau des cavités branchiales, assurant ainsi le renouvellement du dioxygène.

L'eau du milieu extérieur circule dans les cavités branchiales autour des lamelles. Parallèlement, l'hémolymphe circule dans les lamelles. Elle prend en charge le dioxygène et le distribue dans l'organisme d'une part, et apporte le dioxyde de carbone produit par les cellules d'autre part.

Dans les branchies du Crabe vert, la circulation de l'hémolymphe dans les lamelles est réalisée parallèlement à celle de l'eau dans la cavité branchiale, selon un dispositif dit à contre-courant. L'hémolymphe arrivant dans la lamelle contient peu de dioxygène et rencontre une eau moyennement oxygénée en raison du transfert de dioxygène vers l'hémolymphe effectué en amont. Un transfert de dioxygène est tout de même possible de l'eau à l'hémolymphe. En aval, l'hémolymphe plus riche en dioxygène rencontre une eau plus oxygénée, le transfert de dioxygène est encore possible. Un tel dispositif autorise des échanges gazeux sur toute la longueur de l'échangeur et accroît ainsi l'extraction du dioxygène du milieu extérieur vers le milieu intérieur par rapport à un dispositif à co-courant.

Quel est le mécanisme physique impliqué dans les échanges branchiaux de gaz respiratoires ?

La diffusion, mécanisme des échanges gazeux respiratoires

Les échanges gazeux respiratoires à l'échelle de l'organisme sont réalisés par un échangeur situé à l'interface entre le milieu extérieur et le milieu intérieur.

Il est traversé par le dioxygène du milieu extérieur vers le milieu intérieur qui le distribue, et en sens inverse par le dioxyde de carbone.

Il n'existe pas de transporteurs de gaz dans les membranes biologiques. Les gaz traversent les membranes et les cellules par un mécanisme de diffusion simple, dans le sens des gradients de pressions partielles, sans consommation d'énergie.

La diffusion est décrite par la loi de Fick. Pour les gaz respiratoires, elle est exprimée comme suit :

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

avec :

J_x : flux du gaz x en mol.s⁻¹ ;

K_x : constante de diffusion du gaz x en $\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-1}.\text{Pa}^{-1}$;

ΔP_x : différence de pression partielle du gaz x de part et d'autre de l'interface en Pa ;

S : aire de la surface d'échanges en m^2 ;

E : épaisseur de la surface d'échanges en m.

Il apparaît que le flux de gaz est d'autant plus important que la surface de l'échangeur est grande et que son épaisseur est faible. Les branchies des Malacostracés, avec leurs multiples lamelles ou filaments, dont la paroi est réduite à une fine cuticule et un épithélium simple et cubique, ont une structure favorable à la diffusion des gaz respiratoires.

Le moteur de la diffusion est la différence de pression partielle du gaz entre les milieux extérieur et intérieur. La ventilation, renouvellement du milieu extérieur dans la cavité branchiale, et la circulation, déplacement du milieu intérieur sous l'échangeur, contribuent à maintenir le gradient de pression partielle. Par exemple pour le dioxygène, la première est responsable de l'apport au niveau de l'échangeur et la seconde de l'évacuation. La circulation à contre-courant des milieux extérieur et intérieur de part et d'autre de l'échangeur a pour conséquence le maintien d'un gradient de pression partielle faible mais constant sur toute la longueur de l'échangeur, autorisant les échanges sur toute cette longueur.

Par comparaison, comment sont réalisés les échanges de gaz respiratoires chez les Euarthropodes aériens ?

Quelles sont les conséquences des contraintes du milieu aérien sur ces échanges, en relation avec la loi de Fick ?

Les échanges gazeux respiratoires des Euarthropodes en milieu aérien

Les trachées, des expansions tégumentaires internes réalisant des échanges de gaz respiratoires entre air et cellules

Les Hexapodes comme le Criquet sont des Euarthropodes évoluant en milieu aérien.

Comment est organisé leur appareil respiratoire ?

Figure 7. Morphologie de la région antérieure du Criquet en vue latérale

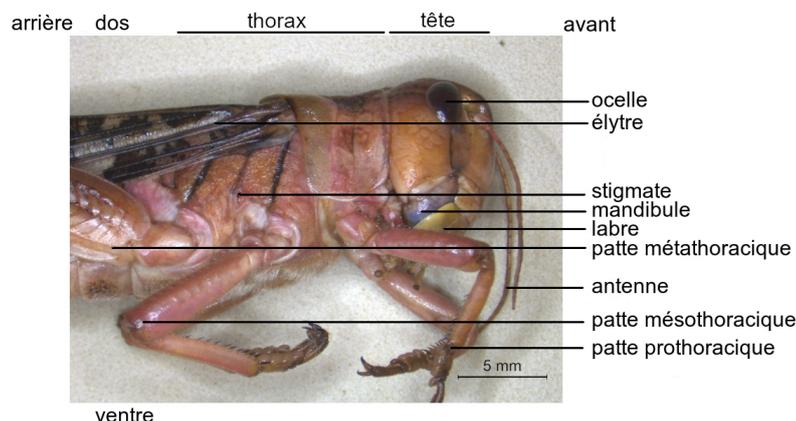
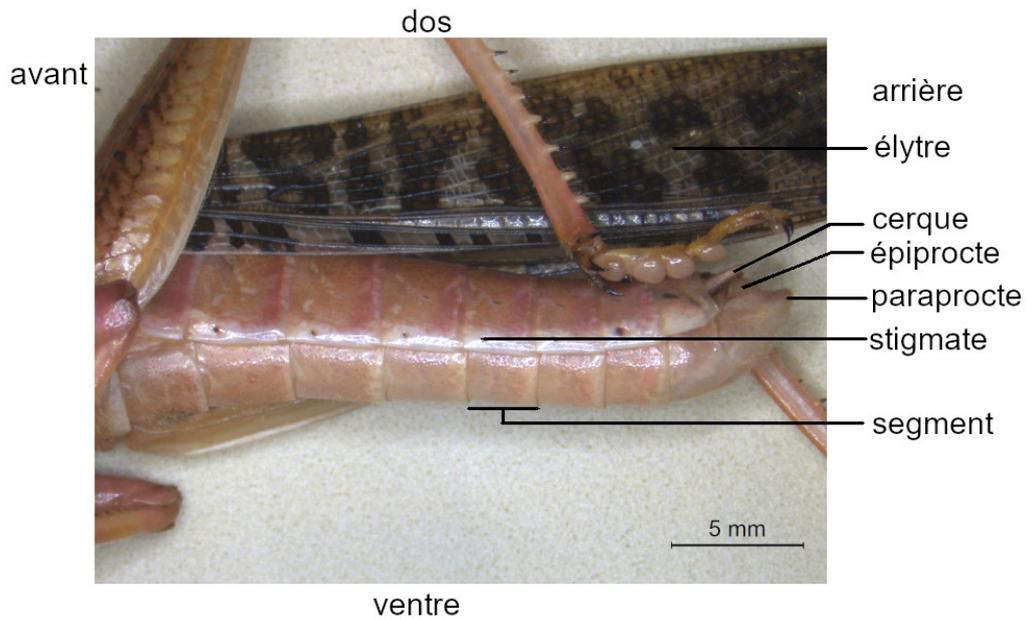


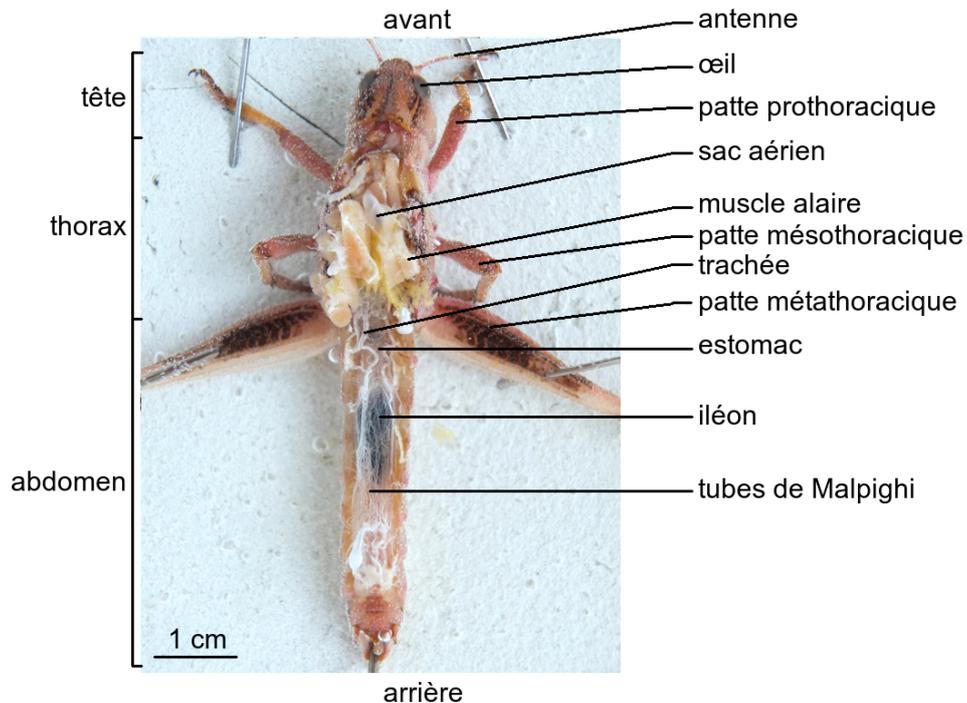
Figure 8. Morphologie de l'abdomen du Criquet en vue latérale



Le corps du Criquet, à l'instar de celui des autres Euarthropodes, est formé de segments recouverts de pièces de cuticule rigide, articulées par des membranes articulaires souples. Il est divisé en segments se succédant le long de l'axe antéro-postérieur et groupés en régions corporelles appelées tagmes. Ces sont la tête, le thorax et l'abdomen.

Les deuxième et troisième segments thoraciques ainsi que tous les segments abdominaux portent une paire d'orifices latéro-ventraux appelés stigmates.

Figure 9. Anatomie du Criquet en vue dorsale

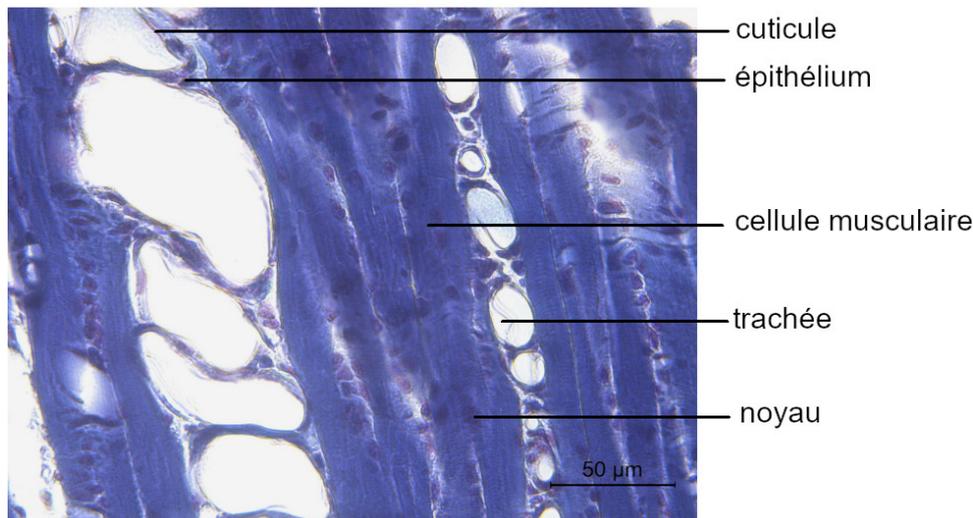


Anatomiquement, les stigmates sont en continuité avec un réseau de tubes blanc nacré internes, les trachées. Il comporte des troncs trachéens longitudinaux de diamètre important, ramifiés entre les

organes puis dans les organes. Les trachées les plus fines, appelées trachéoles, sont insinuées entre les cellules des organes.

L'appareil trachéen est agencé en trois plans : un plan dorsal alimentant la musculature corporelle et l'appareil circulatoire, un plan ventral alimentant la musculature corporelle et le système nerveux et un plan médian alimentant les viscères. Des renflements, les sacs aériens, sont présents sur les trachées chez les Insectes bons voliers comme le Criquet.

Figure 10. Thorax de Grillon (Collection de l'ENS de Lyon)



La lumière des trachées est bordée par un épithélium simple et cubique surmonté d'une fine cuticule localement épaissie en anneaux ou en spirale, les ténidies. Ils révèlent que les trachées sont des expansions tégumentaires internes. Communiquant avec l'air environnant par les stigmates, elles contiennent un mélange de gaz semblable à ceux composant l'air.

Au niveau des trachéoles, le dioxygène de l'air contenu dans la lumière diffuse vers les cellules consommatrices et le dioxyde de carbone suit le chemin inverse. Ainsi l'appareil trachéen distribue directement le dioxygène aux cellules et évacue directement le dioxyde de carbone sans intervention de l'hémolymphe.

Comment le dioxygène de l'air des trachées est-il renouvelé et le dioxyde de carbone éliminé ?

Le dioxygène de l'air que contiennent les trachées diffuse des stigmates vers les trachéoles, selon son gradient de pression partielle lorsque les stigmates sont ouverts. En effet, dans les trachéoles la pression partielle du dioxygène est faible alors qu'elle est élevée dans le milieu aérien extérieur, et le dioxygène diffuse aisément dans l'air. De manière générale, le renouvellement de l'air des trachées est assuré par leur compression due à l'activité des muscles locomoteurs ou viscéraux. Chez le Criquet, il existe par ailleurs de véritables mouvements ventilatoires abdominaux impliquant la contraction et le relâchement des muscles dorsoventraux à l'origine respectivement d'une diminution et d'une augmentation du volume de la cavité abdominale. La première provoque une expulsion de l'air des trachées quand les stigmates sont ouverts, et la seconde une aspiration. Un cycle ventilatoire assure le renouvellement de 60% de l'air des trachées. La ventilation des trachées, quand elle existe, est de type bidirectionnel, l'air entrant et sortant par les stigmates et effectuant entre les deux le même circuit en sens inverses.

L'appareil respiratoire trachéen présente ainsi de nombreuses ramifications et développe ainsi une importante surface d'échanges avec les cellules consommatrices de dioxygène et productrices de dioxyde de carbone. Les trachéoles, ultimes ramifications, ont une paroi très peu épaisse et sont proches des cellules qu'elles alimentent. La distance à parcourir par les gaz respiratoires est de ce fait réduite. Toutes ces caractéristiques favorisent la réalisation des échanges de gaz respiratoires, conformément à la loi de Fick.

Les trachées sont donc des invaginations tégumentaires distribuant le dioxygène dans l'organisme. Leur paroi étant relativement peu épaisse et le milieu aérien étant peu porteur, développant une faible poussée d'Archimède en relation avec sa faible densité, elles sont susceptibles de se refermer. Les ténidies sont interprétées comme des structures de soutien évitant leur effondrement. L'air est par ailleurs un milieu desséchant, or les organismes sont riches en eau. En raison du déséquilibre hydrique, l'eau des organismes tend à s'évaporer dans le milieu aérien à travers les surfaces corporelles. L'appareil respiratoire, avec sa grande surface et sa faible épaisseur, est un site d'évaporation privilégié. Chez les Insectes, l'ouverture contrôlée des stigmates et la saturation de l'air des trachées en vapeur d'eau, qui découle d'une communication maîtrisée entre trachées et air ambiant, contribuent à limiter les pertes d'eau respiratoires.

L'appareil respiratoire trachéen est également rencontré chez les Myriapodes et chez quelques Arachnides.

Les poumons, des expansions tégumentaires internes réalisant des échanges de gaz respiratoires entre air et hémolymphe

De nombreux Arachnides possèdent un appareil respiratoire représenté par des poumons également désignés par le terme phyllotrachées.

Figure 11. Morphologie d'une Araignée en vue dorsale

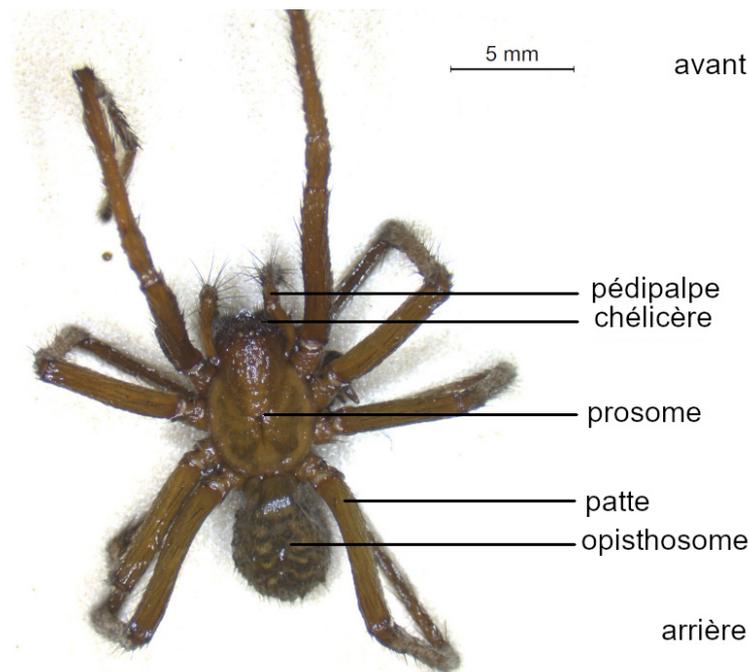
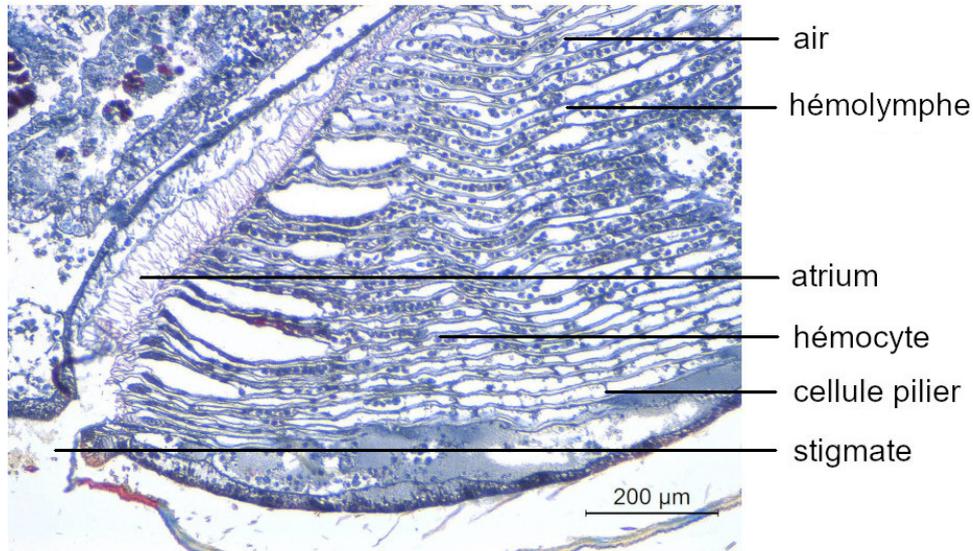


Figure 12. Poumon d'Araignée en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

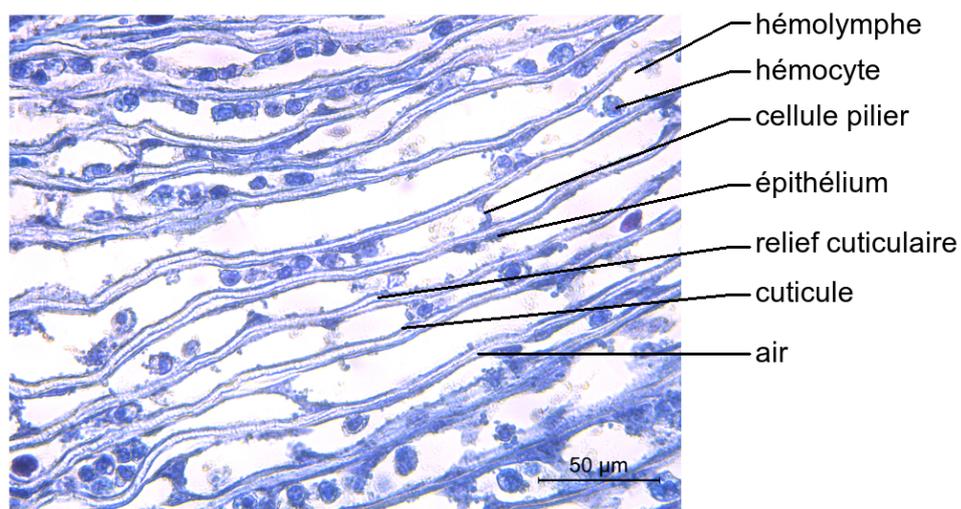


Les poumons sont généralement des organes pairs, localisés dans l'opisthosome.

Chacun communique avec le milieu extérieur par l'intermédiaire d'un stigmate ouvert sur une chambre appelée atrium. Elle est bordée d'un épithélium simple surmonté d'une cuticule hérissée de reliefs maintenant l'atrium béant et filtrant l'air qui y pénètre par le stigmate. L'épithélium et sa cuticule sont en continuité avec le tégument, indiquant que les poumons sont des invaginations tégumentaires.

Les poumons sont formés de lamelles, ou feuilletts, juxtaposées et sont en conséquence qualifiés de lamellaires.

Figure 13. Poumon d'Araignée en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les lamelles pulmonaires sont des replis de la paroi de l'atrium. Elles sont délimitées par un épithélium simple et pavimenteux recouvert d'une fine cuticule. Les épithéliums des lamelles sont maintenus écartés par des cellules de soutien appelées cellules pilier. Les lacunes ainsi ménagées contiennent de l'hémolymphe circulante. Les espaces interlamellaires contiennent de l'air. Leur collapsus est évité grâce aux reliefs de la cuticule. Les échanges de gaz respiratoires sont réalisés entre l'air et l'hémolymphe.

Dans un tel organe, l'hémolymphe des lacunes des lamelles et l'air des espaces interlamellaires sont séparés par un épithélium et la cuticule qui le surmonte. En l'occurrence, l'un est l'autre sont d'épaisseurs réduites, la distance séparant l'hémolymphe de l'air est ainsi très faible. Les échanges de gaz respiratoires par diffusion en sont facilités.

Par ailleurs, les nombreux replis de l'épithélium à l'origine des lamelles ont pour conséquence le développement d'une surface d'échanges importante favorisant de même les échanges de gaz.

Le dioxygène diffuse de l'air des poumons vers l'hémolymphe qui circule dans l'organisme et assure sa distribution. L'hémolymphe enrichie en dioxygène est remplacée par de l'hémolymphe pauvre en dioxygène du fait de la circulation. Ce processus maintient la pression partielle de dioxygène dans le milieu intérieur au contact de l'échangeur à un niveau bas, contribuant ainsi au maintien du gradient de pression partielle de ce gaz. Le renouvellement du dioxygène de l'air du poumon est réalisé par diffusion comme dans le cas des trachées des Insectes, ou par ventilation bidirectionnelle. Les mouvements cardiaques en sont notamment responsables, générant alternativement des surpressions et des dépressions dans les poumons.

Conclusion

L'une des voies métaboliques principales des animaux, et des Euarthropodes en particulier, est la respiration aérobie. Consommant du dioxygène et produisant du dioxyde de carbone, elle induit à l'échelle de l'organisme des échanges gazeux respiratoires.

En relation avec leur milieu de vie, les Euarthropodes possèdent des appareils respiratoires différents. Les branchies, évaginations tégumentaires, sont rencontrées chez les espèces aquatiques et les trachées et poumons, invaginations tégumentaires chez les espèces aériennes.

Les premières sont soutenues par l'eau et protégées par des expansions tégumentaires, les deuxièmes et troisièmes sont soutenus par des épaissements de cuticule et protégés de la dessiccation par la fermeture des stigmates.

Les modalités de la ventilation varient également avec le milieu de vie : elle est unidirectionnelle en milieu aquatique et bidirectionnelle en milieu aérien.

Les types d'appareil respiratoire et les modalités de la ventilation sont ainsi dépendants des milieux de vie et de leurs caractéristiques physiques et chimiques.

Pour autant, le mécanisme d'échange des gaz respiratoires est toujours une diffusion simple, à travers les membranes et les cytoplasmes des cellules. Les échangeurs présentent des adaptations à la diffusion, avec une grande surface, une faible épaisseur et des convections des milieux extérieur et intérieur maintenant les gradients des pressions partielles.

Quelques Araignées possèdent un appareil respiratoire mixte, formé de poumons et de trachées, tous deux irrigués par l'hémolymphe avec laquelle les échanges gazeux sont réalisés.

Divers Hexapodes ont un cycle de vie comportant des phases aquatique, généralement larvaire ou juvénile, et aérienne, le plus souvent adulte. Ce sont par exemples Ephémères et les Odonates. Les individus aquatiques possèdent dans ces cas un appareil respiratoire trachéen mais les stigmates sont clos. Les trachées sont déployées dans des expansions tégumentaires temporaires appelées trachéobranches, à travers lesquelles le dioxygène dissous dans l'eau diffuse avant de pénétrer dans les ramifications trachéennes. Des mécanismes ventilatoires viennent améliorer la convection de l'eau au niveau de la surface respiratoire.

Bibliographie et sitographie

Livres

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas biologie animale, tome 1: Les grands plans d'organisation*. 3ème édition. Dunod. 2008. 138 p.. *Sciences sup.* [978-2-10-051816-6]

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas biologie animale, tome 2 : Les grandes fonctions*. 2ème édition. Dunod. 2008. 215 p.. *Sciences sup.* [978-2-10-52135-7]

Sites internet

Jean-Marie Demange. *Myriapodes*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 07 avril 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/myriapodes/> .

René Lafont. *Hexapodes*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 07 avril 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/hexapodes/> .

Roland Legendre et Max Vachon. *Arthropodes*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 07 avril 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/arthropodes/> .

Julien Nowak. *Les Arthropodes*. In *entomoLOGIC, l'entomologie à la portée de tous [en ligne]*. Julien Nowak. [date de consultation : 07 avril 2019]. Disponible sur : <https://entomologic.jimdo.com/les-arthropodes/> .

Guillaume. *Chapitre 5-3 : La respiration chez les Arthropodes*. In *Biodeug [en ligne]*. Biodeug. [date de consultation : 07 avril 2019]. Disponible sur : <http://www.biodeug.com/licence-3-biologie-animale-chapitre-5-3-respiration-des-arthropodes/> .

La diversité et l'unité des appareils branchiaux des Vertébrés

Ismaël Bamana <ismael.bamana@etu.univ-st-etienne.fr>
Perrine Giunchi <perrine.giunchi@etu.univ-st-etienne.fr>
Pierre Hirt <pierre.hirt@etu.univ-st-etienne.fr>
Johanna Ribes <johanna.ribes@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les animaux sont des organismes eucaryotes pluricellulaires, hétérotrophes pour le carbone et généralement mobiles. Ils réalisent des échanges de matière et d'énergie avec leur milieu de vie. Ils ingèrent des aliments, prélèvent du dioxygène, rejettent du dioxyde de carbone et divers déchets du métabolisme. Ces échanges impliquent généralement des dispositifs anatomiques spécialisés, les appareils digestif, respiratoire et excréteur, comportant des échangeurs à l'interface organisme-milieu.

Les échanges gazeux, absorption de dioxygène et rejet de dioxyde de carbone, sont le reflet à l'échelle de l'organisme d'une voie métabolique majeure des cellules le constituant : la respiration cellulaire. Ensemble de réactions de dégradation de molécules organiques, elle consomme du dioxygène et produit du dioxyde de carbone, tout en libérant de l'énergie.

Les Vertébrés forment un groupe d'animaux dont le corps est constitué d'une tête antérieure, d'un tronc portant deux paires de membres et d'une queue postérieure. Tous possèdent un squelette interne, de nature cartilagineuse ou osseuse. Il est divisé en squelette céphalique, situé dans la tête, squelette axial longitudinal soutenant le tronc et la queue, squelette appendiculaire localisé dans les membres, et squelette zonal, reliant les membres au tronc. Le squelette axial est représenté par une colonne vertébrale formée d'unités répétées le long de l'axe antéropostérieur, les vertèbres, à l'origine du nom du groupe.

Les Vertébrés évoluent en milieu aquatique comme en milieu aérien. Selon leur milieu de vie, ils réalisent leurs échanges de gaz respiratoires avec l'eau ou avec l'air. Le prélèvement du dioxygène et le rejet du dioxyde de carbone sont influencés par les caractéristiques chimiques et physiques du milieu de vie. À cet égard, le milieu aquatique est relativement pauvre en dioxygène, de ce fait le prélèvement d'une quantité de dioxygène donnée requiert le traitement d'un volume d'eau important. Il est également très visqueux, sa mise en mouvement par les organismes est en conséquence coûteuse en énergie. Sa densité élevée, proche de celle des tissus animaux, est à l'origine d'une forte poussée d'Archimède qui le rend porteur.

L'appareil respiratoire des Vertébrés aquatiques est représenté par des organes appelés branchies.

Comment les appareils branchiaux des Vertébrés sont-ils organisés ?

Comment les échanges de gaz respiratoires branchiaux sont-ils réalisés ?

Existe-t-il des différences et des points communs entre les appareils branchiaux des divers Vertébrés aquatiques ?

Les appareils branchiaux des Vertébrés : diversité et unité de la réalisation des échanges gazeux respiratoires

Où sont localisées les branchies des Vertébrés aquatiques ?

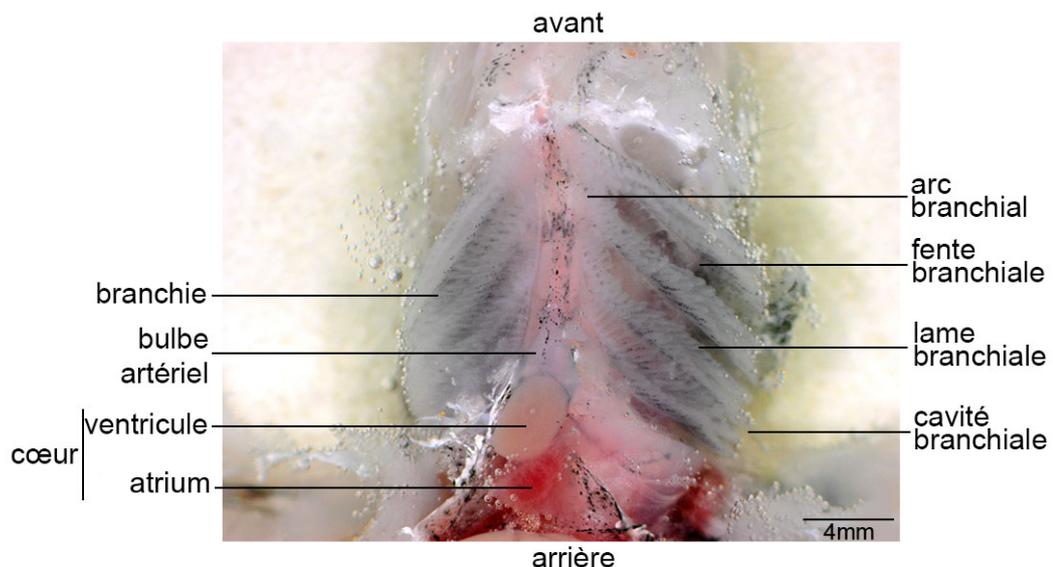
Quelle est leur organisation tissulaire ?

Quelles sont les modalités des échanges de gaz respiratoires ?

Les appareils branchiaux des Vertébrés : des localisations et organisations diverses

Des branchies internes lamellaires ou filamenteuses

Figure 1. Anatomie de la région antérieure du Vairon en vue ventrale

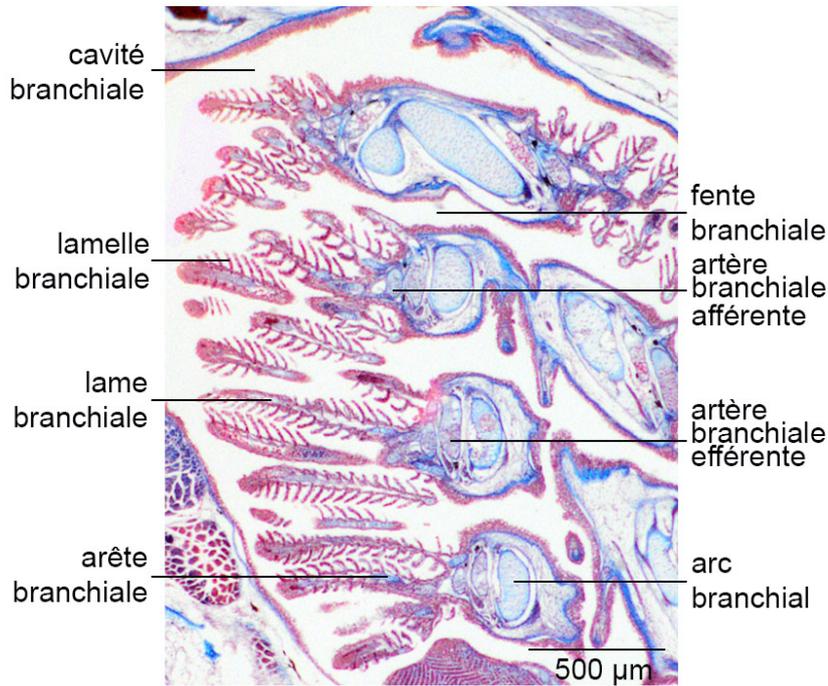


Chez le Vairon, et plus généralement chez les Téléostéens, quatre paires de branchies sont présentes, situées latéralement dans la région antérieure.

Elles sont logées dans des cavités branchiales, recouvertes par un repli tégumentaire, l'opercule, soudé à la tête à l'avant, dorsalement et ventralement, mais libre à l'arrière. Les cavités branchiales sont ainsi ouvertes sur le milieu environnant par des ouïes.

Une branchie est constituée d'un axe, l'arc branchial, portant deux rangées d'expansions, les lames branchiales. Les arcs branchiaux sont séparés par des fentes branchiales, percées dans la paroi du pharynx.

Figure 2. Branchies de Truite en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les branchies sont des évaginations de la paroi pharyngienne.

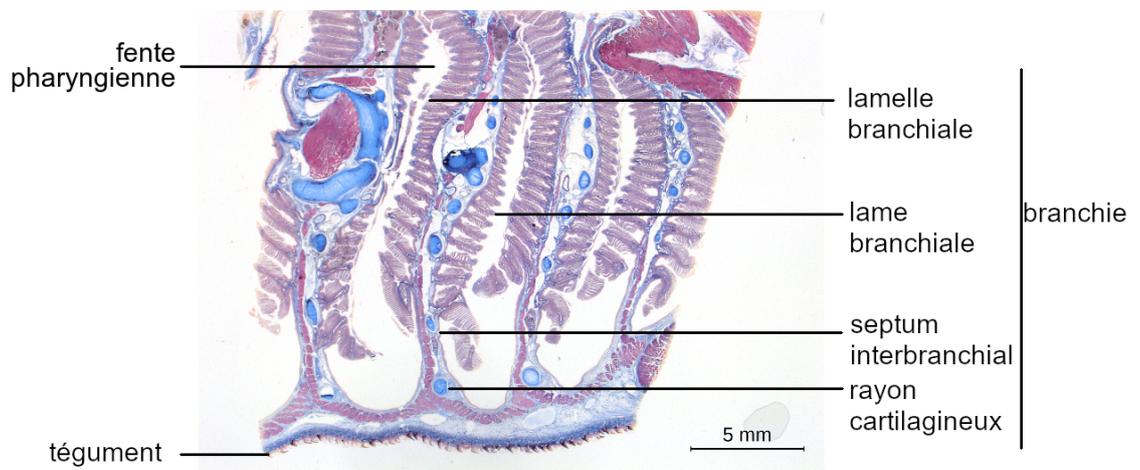
Un arc branchial comporte un axe squelettique soutenant la branchie, et est irrigué par deux artères, l'artère afférente apporte le sang à la branchie et l'artère efférente l'évacue.

Il porte deux rangées de lames branchiales soutenues par un axe squelettique, l'arête branchiale. Sur chaque lame branchiale sont insérées de multiples lamelles branchiales.

Une telle organisation présente une importante surface pour un volume réduit, en raison des nombreux replis.

Qu'en est-il chez les autres Vertébrés aquatiques ?

Figure 3. Branchies de Roussette en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)



La Roussette, et plus généralement les Sélaciens, possède cinq paires de branchies. Elles sont situées à l'avant du corps, latéralement entre le pharynx et le tégument.

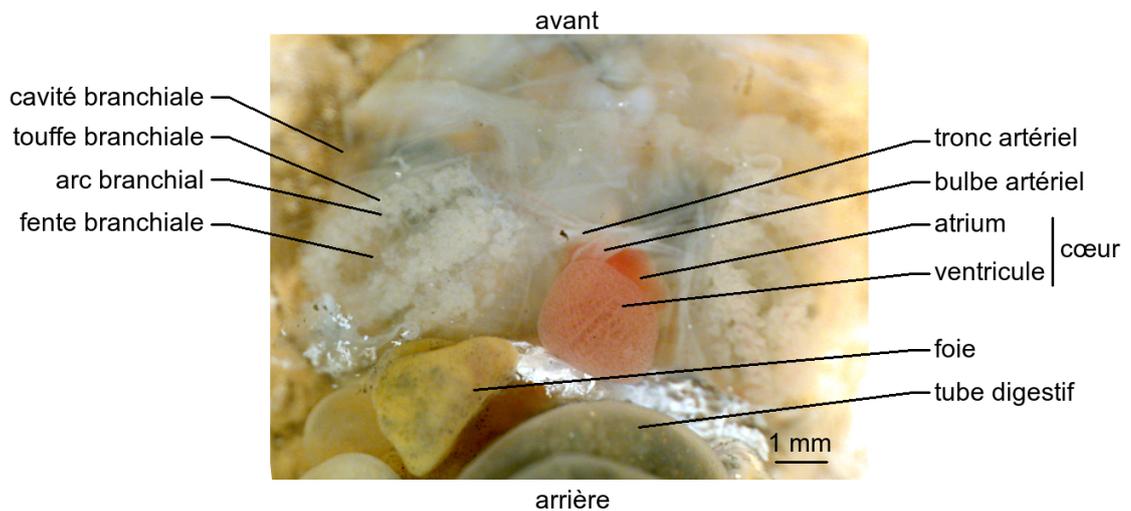
Une branchie est constituée d'un axe, l'arc branchial, prolongé par une cloison plate s'étendant du pharynx au tégument latéral. De même que ceux des Téléostéens, les arcs branchiaux des Sélaciens sont soutenus par un axe squelettique et irrigués par deux artères, afférente et efférente.

Les cloisons, appelées septums branchiaux, comportent des rayons cartilagineux assurant leur soutien. Les lames branchiales sont insérées sur toute leur longueur, de part et d'autre. Elles portent chacune deux rangées de lamelles branchiales.

Les arcs branchiaux sont séparés par des fentes percées dans la paroi du pharynx. Elles sont prolongées par des espaces séparant les septums, correspondant à des chambres branchiales. Les extrémités libres des septums ménagent entre elles des ouvertures, les fentes branchiales.

De la même manière que les branchies des Téléostéens, les branchies des Sélaciens présentent une importante surface pour un volume réduit.

Figure 4. Anatomie de la région antérieure du têtard de Grenouille en vue ventrale



À la différence des Téléostéens et des Sélaciens, les Lissamphibiens anoures adultes comme la Grenouille évoluent en milieu aérien. Cependant leurs œufs se développent en milieu aquatique et l'éclosion libère une larve aquatique, le têtard.

Le têtard possède des branchies situées antérieurement et latéralement, dans des cavités branchiales.

Au nombre de quatre, les branchies sont formées d'un axe, l'arc branchial, portant deux rangées de filaments agencés en touffes. Ils sont irrigués par des artères branchiales afférente et efférente.

Les arcs branchiaux sont séparés par des fentes ménagées dans la paroi du pharynx.

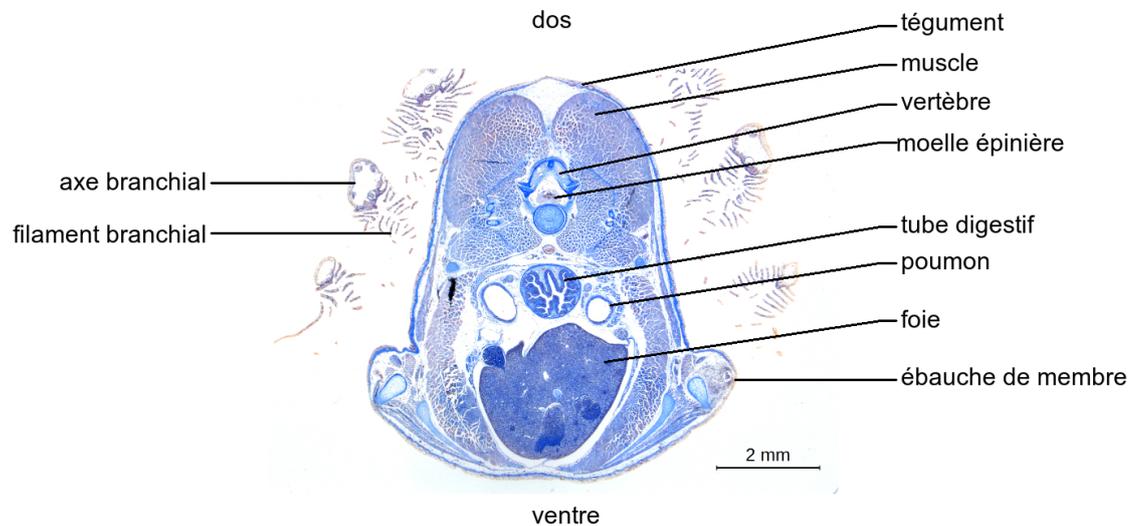
Les cavités branchiales sont délimitées par une expansion tégumentaire latérale. Les expansions droite et gauche se rejoignent ventralement et se soudent, laissant persister un orifice, le spiracle.

La présence de l'expansion tégumentaire suggère que les branchies du têtard sont initialement externes et secondairement internalisées.

Tous les appareils branchiaux des Vertébrés sont-ils internes ?

Des branchies externes filamenteuses

Figure 5. Anatomie de la région antérieure de larve de Triton en coupe transversale (Collection ENS de Lyon)



Parmi les Lissamphibiens figurent les Urodèles comme le Triton. De même que celui des Anoures, le cycle de vie des Urodèle comporte un stade larvaire menant une vie aquatique.

La larve de Triton possède, dans la région antérieure, trois paires de branchies situées latéralement, à l'extérieur du corps.

Chaque branchie est formée d'un arc soutenu par un axe squelettique, et irrigué. Il porte deux rangées de filaments latéraux. Cette organisation rappelant une plume est qualifiée de pennée.

Les branchies des Lissamphibiens, qu'elles soient internes ou externes, possèdent une surface importante en raison des multiples replis formant les filaments.

Finalement, les appareils branchiaux des Vertébrés sont divers par leurs localisations et leur organisations.

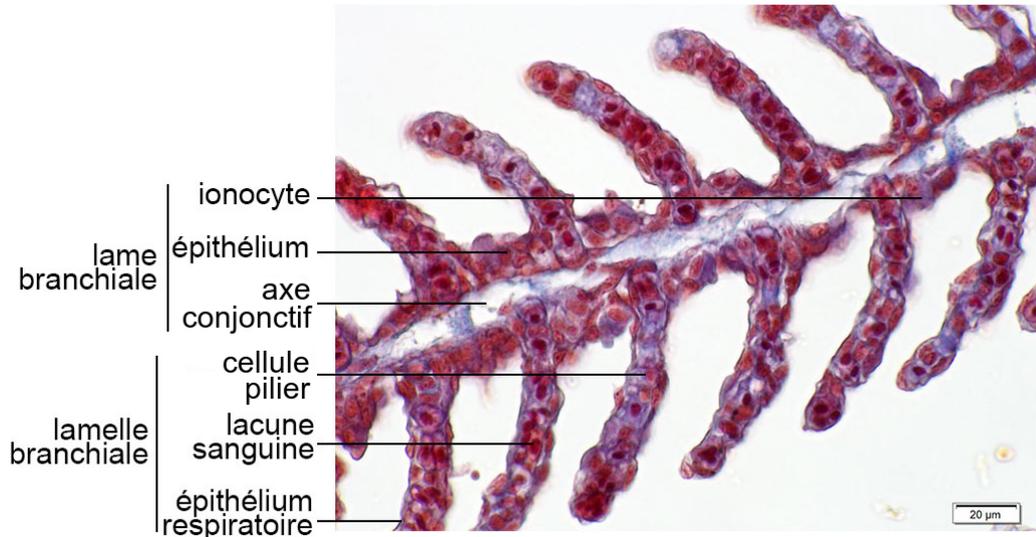
Ils partagent en revanche de multiples repliements leur conférant une surface importante.

Quelle est l'organisation des surfaces d'échange branchiales des Vertébrés ?

Les appareils branchiaux des Vertébrés : des échangeurs de grande surface, peu épais et irrigués

Un épithélium simple pavimenteux, replié

Figure 6. Lame branchiale de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)

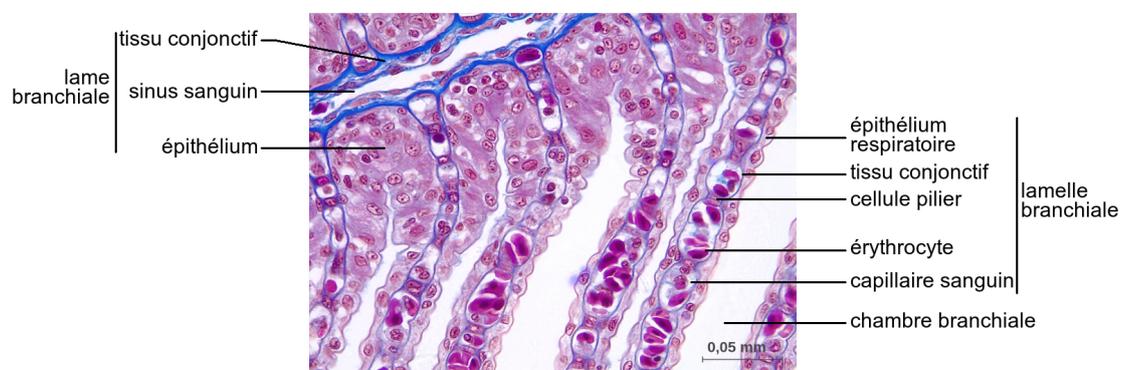


Une lame branchiale de Truite, et plus généralement des Téléostéens, est bordée d'un épithélium pluristratifié cubique surmontant du tissu conjonctif fibreux dans lequel est enchâssée une arête branchiale.

Les lamelles apparaissent formées d'un épithélium simple et pavimenteux replié sur lui-même et surmontant un fin tissu conjonctif. Des cellules biconcaves, dites cellules piliers, sont situées au cœur du pli et maintiennent les deux versants de la lamelle écartés. Entre les épithéliums et les cellules piliers des lacunes sont présentes, au sein desquelles le sang circule.

Au niveau des lamelles, l'eau du milieu extérieur et le sang du milieu intérieur sont séparés par un épithélium simple et le tissu conjonctif le soutenant. L'ensemble a une épaisseur de l'ordre de 5 µm.

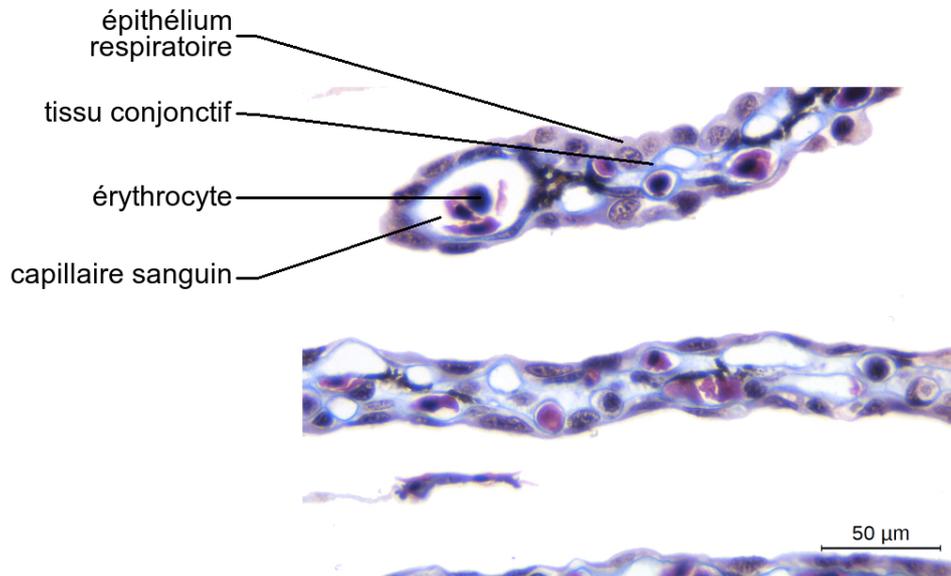
Figure 7. Lame branchiale de Roussette en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les lames branchiales de la Roussette, comme des autres Sélaciens, sont également bordées d'un épithélium pluristratifié et cubique, alors que les lamelles sont délimitées par un épithélium simple et pavimenteux.

Des vaisseaux sanguins capillaires sont présents au cœur des lamelles, entre les cellules piliers soutenant l'épithélium.

Figure 8. Filament branchial de larve de Triton en coupe longitudinale
(Collection de l'ENS de



Les filaments branchiaux des Lissamphibiens, à l'instar de ceux de la larve de Triton, sont de même délimités par un épithélium simple et pavimenteux replié sur lui-même. Leur cœur est occupé par des vaisseaux capillaires dans lesquels le sang circule.

Finalement à l'échelle tissulaire, les lamelles et filaments branchiaux présentent des organisations semblables avec un épithélium simple et pavimenteux, un fin tissu conjonctif et des espaces sanguins. Dans tous les cas l'épaisseur de cet ensemble est réduite et les milieux extérieur et intérieur sont proches.

Quelle est la signification fonctionnelle d'une telle organisation ?

Une diffusion simple des gaz respiratoires

De manière générale les êtres vivants ne possèdent pas de transporteur de molécules gazeuses, le transfert des gaz est réalisé par diffusion simple.

La diffusion des gaz est décrite par la loi de Fick. Pour un gaz x, elle s'écrit :

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

avec:

- J_x = flux du gaz x en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$;
- K_x = constante de diffusion du gaz x en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$;
- ΔP_x = différence de pression partielle du gaz x entre les deux compartiments en Pa ;
- S = aire de la surface d'échange en m^2 ;
- E = épaisseur de la surface d'échange en m.

Le flux de gaz est donc d'autant plus important que la surface de l'échangeur est importante et son épaisseur réduite.

Les échangeurs branchiaux décrits possèdent de telles caractéristiques, favorisant les échanges de gaz entre les milieux qu'ils séparent.

Les modalités des échanges des gaz respiratoires sont similaires chez tous les Vertébrés possédant un appareil respiratoire branchial. Elles sont accompagnées de caractéristiques structurales voisines à l'échelle tissulaire.

Le flux de gaz est proportionnel à la différence de pression partielle existant entre les compartiments séparés par l'échangeur. Le gradient de pression partielle est le moteur de la diffusion. Ainsi le gaz diffuse de la région où règne une forte pression partielle vers celle où elle est plus faible.

Quels sont les facteurs déterminant le gradient de pression partielle ?

Les appareils branchiaux des Vertébrés : diversité et unité des convections des milieux intérieur et extérieur

Une irrigation sanguine

Les lamelles et les filaments branchiaux des Vertébrés contiennent des lacunes ou des vaisseaux capillaires dans lesquels circule le sang, ils sont richement vascularisés.

Le dioxygène du milieu extérieur traverse l'échangeur en direction du sang, en raison du gradient de pression partielle. Le dioxyde de carbone suit le chemin inverse. Ces diffusions ont pour conséquence une égalisation progressive des pressions partielles de part et d'autre de l'échangeur.

Le sang circulant dans les lamelles et les filaments, il est renouvelé de manière continue : le sang chargé en dioxygène et appauvri en dioxyde de carbone est évacué vers les artères branchiales efférentes et remplacé par du sang appauvri en dioxygène et chargé de dioxyde de carbone provenant des artères branchiales afférentes. Ainsi la pression partielle de dioxygène est maintenue à un niveau bas et celle du dioxyde de carbone à un niveau élevé dans le milieu intérieur associé à l'échangeur.

La convection du milieu intérieur contribue à maintenir les gradients de pression partielle des gaz respiratoires au niveau de l'échangeur branchial, favorisant ainsi les transferts de gaz.

Les gradients moteurs de la diffusion dépendent des pressions partielles des gaz respiratoires dans le milieu intérieur mais également dans le milieu extérieur.

Comment sont-elles contrôlées ?

Une circulation d'eau unidirectionnelle

Des mouvements ventilatoires dus aux musculatures buccale et operculaire

Figure 9. Voir la vidéo Ventilation du Vairon



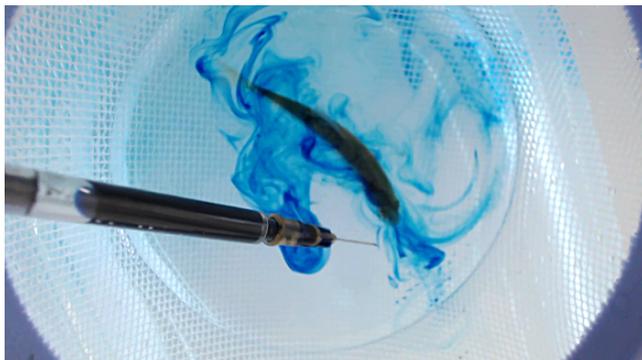
Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/16_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/16_video_01.webm]

Au repos, le Vairon présente des mouvements coordonnés d'ouverture et de fermeture de la bouche d'une part, d'écartement et de rapprochement des opercules d'autre part.

Schématiquement dans une première phase, la bouche est ouverte et les ouïes sont fermées alors que les opercules sont écartés du corps. Dans une seconde phase, la bouche est fermée et les ouïes sont ouvertes alors que les opercules sont rapprochés du corps.

Quelles sont les conséquences de ces mouvements ?

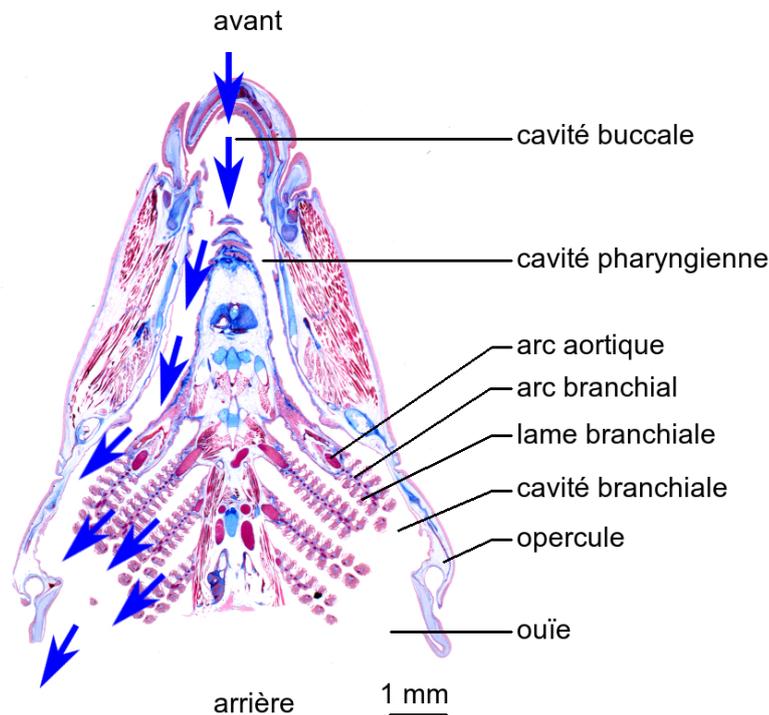
Figure 10. Voir la vidéo Ventilation du Vairon



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/16_video_02.mp4] au format .webm [media/videos/16_video_02.webm]

Le dépôt de bleu de méthylène devant la bouche du Vairon est suivi d'une expulsion d'eau colorée par les ouïes. Le bleu de méthylène circule donc de la cavité buccale à la cavité branchiale.

Figure 11. Courant d'eau ventilatoire, région antérieure de Vairon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le flux de bleu de méthylène révèle l'existence d'un courant d'eau dans la région antérieure du Vairon. L'eau entre dans la cavité buccale par la bouche, transite dans le pharynx puis pénètre dans les cavités branchiales à la faveur des fentes pharyngiennes et baigne les branchies avant de sortir par les ouïes. La circulation de l'eau ainsi décrite est appelée ventilation. Réalisée en sens unique, la ventilation est qualifiée d'unidirectionnelle.

Comment l'eau est-elle mise en mouvement ?

Alors que la bouche est ouverte, le plancher buccal est abaissé du fait de l'action de sa musculature. Une dépression est générée dans la cavité buccale, provoquant une entrée d'eau. Parallèlement, alors que les ouïes sont fermées, les opercules sont écartés en raison de l'action des muscles associés. Une dépression est également générée dans les cavités branchiales. Plus importante que la dépression de la cavité buccale, elle engendre une entrée d'eau depuis la cavité buccale. Cette phase est dite d'expansion.

Inversement, lorsque la bouche est fermée, le plancher buccal est relevé. Une surpression est développée dans la cavité buccale, chassant l'eau dans le pharynx. Simultanément, les ouïes sont ouvertes et les opercules rapprochés. Une surpression est également générée dans les cavités branchiales. Inférieure à celle de la cavité buccale, elle ne s'oppose pas au passage de l'eau à travers les fentes branchiales, mais assure son évacuation par les ouïes. Cette phase est dite de compression.

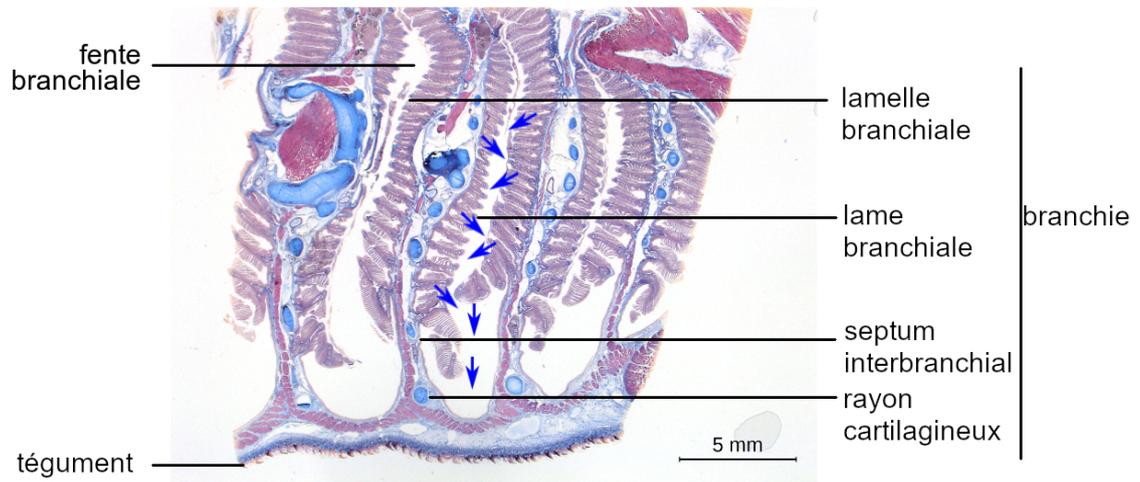
Ainsi un courant d'eau continu renouvelle le milieu extérieur au contact de l'échangeur branchial des Téléostéens, assurant le maintien des pressions partielles des gaz respiratoires. Le caractère unidirectionnel de la ventilation est interprété comme économe en énergie au regard de la viscosité et de la densité élevée de l'eau.

Chez le Thon et le Maquereau par exemple, la ventilation est également assurée par la nage, bouche ouverte.

Qu'en est-il chez les autres Vertébrés ?

Des mouvements ventilatoires dus aux musculatures buccale et branchiale

Figure 12. Courant d'eau ventilatoire, branchies de Roussette en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Chez les Sélaciens de la même manière, un courant d'eau unidirectionnel renouvelle l'eau de la cavité branchiale. Les espèces benthiques possèdent des orifices dorsaux, les spiracles, permettant l'entrée d'eau dans le pharynx, de même que la bouche.

Lorsque la bouche et les spiracles sont ouverts, les fentes branchiales sont fermées par l'extrémité des septums jouant le rôle de clapets. La cavité pharyngienne est dilatée par l'action des muscles associés. Une dépression est générée, provoquant l'entrée d'eau dans le pharynx. Les clapets obturant les fentes branchiales sont écartés, et sont à l'origine d'une dépression plus importante dans la cavité branchiale, autorisant l'entrée d'eau depuis le pharynx.

Inversement, lorsque la bouche et les spiracles sont fermés, les fentes branchiales sont ouvertes. La cavité pharyngienne est comprimée par l'action des muscles associés et l'eau est chassée à travers les fentes pharyngiennes. La musculature des septums provoque de même la compression des chambres branchiales et l'expulsion de l'eau par les fentes branchiales.

La pression plus élevée dans le pharynx que dans les chambres branchiales garantit un écoulement d'eau permanent au contact des lamelles branchiales.

Certains Sélaciens nagent également bouche ouverte, leur ventilation est alors liée à leur progression dans l'eau, due à l'action de la musculature somatique.

De manière générale, la ventilation des branchies internes des Vertébrés est unidirectionnelle et due à l'action de la musculature de la région antérieure ou des branchies elles-mêmes. Les Lissamphibiens ne font pas exception.

Qu'en est-il des branchies externes ?

Une ventilation sans direction privilégiée ou bidirectionnelle

La ventilation des branchies externes des larves de Lissamphibiens est simplement réalisée par leur agitation dans l'eau. Elle est due aux contractions de la musculature associée aux arcs branchiaux. Une ciliature superficielle est parfois présente, ses battements sont responsables d'un déplacement local de l'eau. La ventilation ne présente pas dans ce cas de direction privilégiée.

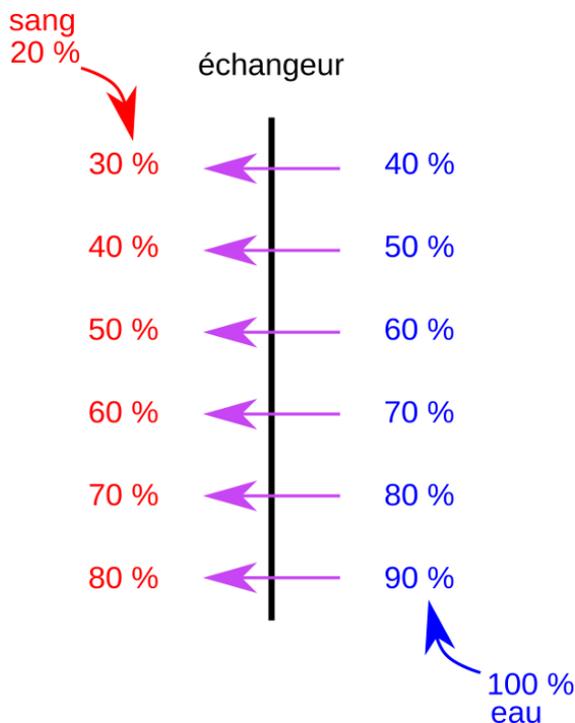
Les Lamproies adultes constituent un cas original dans la mesure où elles possèdent un appareil branchial interne représenté par des poches branchiales. Parasites, elles sont fixées à leur hôte par la bouche, qui ne peut en conséquence être l'orifice par lequel l'eau pénètre au cours de la ventilation. L'eau entre et sort des poches branchiales par des spiracles, orifices latéraux. Elle est mise en mouvement par l'action de leur musculature notamment. La ventilation est dans ce cas bidirectionnelle.

Quelles que soient ses modalités, la ventilation permet le maintien des pressions partielles des gaz respiratoires à un niveau constant dans le milieu extérieur, et contribue ainsi au maintien des gradients de pression partielle de part et d'autre de l'échangeur.

Comment sont orientées les convections des milieux extérieur et intérieur l'une par rapport à l'autre ?

Des convections des milieux intérieur et extérieur à contre-courant

Figure 13. Saturation en dioxygène du sang et de l'eau dans une circulation à contre-courant



Chez les Téléostéens, le sang des lamelles branchiales et l'eau de la cavité branchiale circulent en sens opposés. Cette disposition est dite à contre-courant.

Dans ces conditions, le sang se trouve toujours en présence d'une eau dans laquelle la pression partielle du dioxygène est supérieure. En conséquence le dioxygène diffuse du milieu extérieur au milieu intérieur sur toute la longueur de l'échangeur et le taux d'extraction de ce gaz est élevé.

La circulation à contre-courant favorise l'extraction du dioxygène car elle est à l'origine d'un gradient de pression partielle constant tout au long de l'échangeur. Elle est interprétée comme une adaptation à la quantité de dioxygène relativement faible dans l'eau.

Finalement, les Vertébrés possédant un appareil respiratoire branchial réalisent de manière générale une ventilation unidirectionnelle. Convection renouvelant le milieu extérieur au contact de l'échangeur, elle favorise la diffusion des gaz respiratoires au même titre que la convection du milieu intérieur.

En milieu aquatique, les appareils branchiaux des Vertébrés sont fréquemment le siège d'échanges ioniques.

Les appareils branchiaux des Vertébrés : unité et diversité de la contribution à l'équilibre hydroélectrolytique

Certains Vertébrés aquatiques évoluent en milieu marin et d'autres en eau douce.

Milieu marin et eau douce diffèrent par leurs concentrations osmotiques et leurs concentrations ioniques. Schématiquement, la concentration osmotique du milieu marin est de l'ordre de 1000mOsm.l^{-1} et celle de l'eau douce varie entre 1 et 10mOsm.l^{-1} . La concentration des ions sodium (Na^+) est d'environ 480mmol.l^{-1} et celle des ions chlorures (Cl^-) de 560mmol.l^{-1} en milieu marin, pour $0,2$ à 5mmol.l^{-1} et $0,2\text{mmol.l}^{-1}$ respectivement en eau douce.

Les appareils branchiaux des Vertébrés : des flux spontanés d'ions et d'eau divers

La comparaison des concentrations osmotique et ioniques du milieu intérieur et du milieu de vie conduit à identifier trois catégories d'organismes parmi les Vertébrés aquatiques.

Les Sélaciens vivant en milieu marin ont un milieu intérieur dont l'osmolarité est identique à celle du milieu extérieur, ils sont isoosmotiques à leur milieu de vie.

Le milieu intérieur des Téléostéens marins possède une osmolarité inférieure à celle du milieu extérieur. Ils sont dits hypoosmotiques à leur milieu de vie.

Enfin, les Téléostéens vivant en eau douce ont un milieu intérieur dont l'osmolarité est supérieure à celle du milieu extérieur. Ils sont qualifiés d'hyperosmotiques par rapport à leur milieu de vie.

Des déséquilibres hydriques et ioniques existent entre les Téléostéens et leur milieu de vie.

Or, l'épithélium des lamelles branchiales présente une importante surface et une faible épaisseur. Perméable aux gaz, il l'est également vis-à-vis de l'eau et des ions.

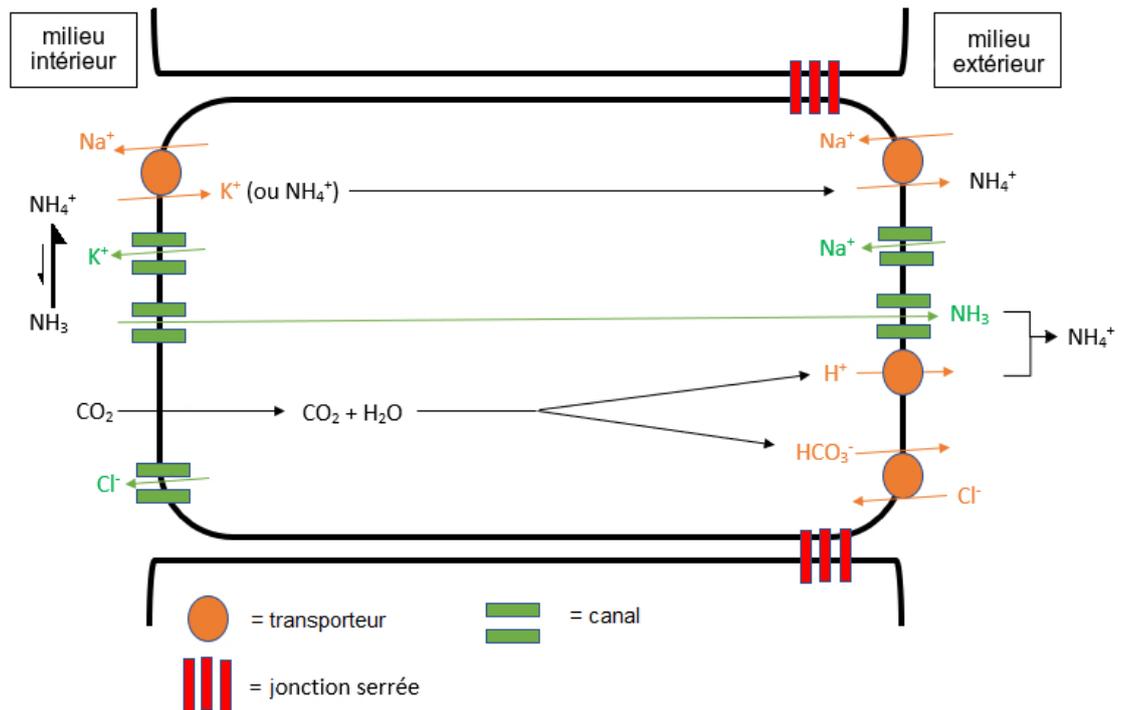
Les déséquilibres hydriques et ioniques entre les milieux extérieur et intérieur provoquent des transferts d'eau par osmose et d'ions par diffusion, à travers l'échangeur branchial. Ainsi des flux branchiaux spontanés, sortant pour l'eau et entrant pour les ions, existent chez les Téléostéens marins, alors que des flux branchiaux spontanés, entrant pour l'eau et sortant pour les ions, sont présents chez les Téléostéens en eau douce.

Comment ces organismes maintiennent-ils, dans ces conditions, les concentrations osmotique et ioniques de leur milieu intérieur ?

Les appareils branchiaux des Vertébrés : une élimination d'ions chez les espèces hypoosmotiques à leur milieu de vie

Tous les Vertébrés marins, exceptés les Sélaciens, sont hypoosmotiques à leur milieu de vie. Leur concentration osmotique sanguine est de 300 à 400mOsmol.l^{-1} , très inférieure à celle de l'eau de mer d'environ 1000mOsmol.l^{-1} . Ils ont une forte tendance à la déshydratation et gagnent continuellement des ions Na^+ et Cl^- .

Figure 14. Élimination des ions Na^+ et Cl^- par un ionocyte de Téléostéen marin



La déshydratation est compensée par la boisson. L'excès d'ions Na^+ et Cl^- est éliminé par les branchies.

L'épithélium des lames branchiales comporte des ionocytes, également appelés cellules à chlorures. Ils possèdent dans leur membrane plasmique du côté basal des ATPases Na^+/K^+ et des cotransporteurs $\text{Na}^+/\text{2Cl}^-/\text{K}^+$, et du côté apical des canaux à Cl^- .

Les ATPases expulsent les ions Na^+ de la cellule, générant un gradient électrochimique transmembranaire de ces ions du côté basal. Les cotransporteurs font en conséquence entrer les ions Na^+ , K^+ et Cl^- dans la cellule. Les ions Na^+ sont recyclés par les ATPases, les ions K^+ empruntent des canaux basaux et les ions Cl^- les canaux apicaux.

Un mouvement net des ions Cl^- du sang vers l'eau de mer est ainsi engendré. Il est à l'origine d'un gradient électrochimique d'ions Na^+ provoquant leur diffusion par voie paracellulaire, entre l'ionocyte et une cellule voisine nommée cellule accessoire, malgré une différence de concentration défavorable.

Les ionocytes, grâce à un mécanisme de transport actif, sont ainsi responsables de l'élimination des ions Na^+ et Cl^- excédentaires.

Les appareils branchiaux des Vertébrés : une absorption d'ions chez les espèces hyperosmotiques à leur milieu de vie

Toutes les espèces de Vertébrés d'eau douce sont hyperosmotiques par rapport à leur milieu de vie. Elles possèdent une osmolarité de 200 à 350 mOsmol.l^{-1} , inférieure à celle des Vertébrés marins, mais très supérieure à celle de leur milieu de vie, variant de 1 à 10 mOsmol.l^{-1} . Ils luttent donc contre des gains d'eau et des pertes d'ions Na^+ et Cl^- .

Conclusion

Les branchies des Vertébrés sont des évaginations de la paroi du pharynx localisées à l'intérieur de cavités ou de chambres branchiales chez les Téléostéens et les Sélaciens, et à la surface du corps chez les Lissamphibiens. Formées de lames ou de filaments insérés sur des arcs branchiaux, à leur base ou sur toute leur longueur, elles diffèrent par leur organisation anatomique. En revanche, elles partagent une grande surface et une faible épaisseur au niveau des lamelles et des filaments.

Elles sont le siège des échanges de gaz respiratoires, réalisés par diffusion entre le milieu extérieur et le milieu intérieur. Les deux milieux sont mis en mouvement de part et d'autre de l'échangeur, permettant le maintien des gradients de pressions partielles, moteur de la diffusion. La ventilation, convection du milieu extérieur, est généralement unidirectionnelle et rarement sans direction privilégiée ou bidirectionnelle.

La diversité des appareils branchiaux des Vertébrés s'exprime principalement dans l'organisation anatomique. L'unité concerne l'échelle tissulaire ainsi que les modalités des échanges et de ventilation, en réponse aux contraintes communes rencontrées par ces animaux.

Le milieu aquatique est occupé par des représentants de nombreux autres groupes animaux, comme les Eumollusques et les Malacostracés réalisant leurs échanges de gaz respiratoires avec l'eau. Des Mammifères et des Oiseaux vivent également en milieu aquatique, effectuant leurs échanges de gaz respiratoires avec l'air. Les réponses aux contraintes exercées par cet environnement varient vraisemblablement selon les organismes considérés.

Bibliographie et sitographie

Livres

André Beaumont et Pierre Cassier. *Biologie animale Les cordés : anatomie comparée des Vertébrés*. 9ème édition. Dunod. 2009. 652 p.. [978-2-10-051658-2]

Neil Campbell et Jane Reece. *Biologie*. 7ème édition. Pearson education France. 2007. 1486 p.. [978-2-7440-7223-9]

Patrick Chevalet, Sylvie Fournel, Nathalie Giraud, Frédéric Gros, Patrick Laurenti, Fabienne Pradère, Thierry Soubaya, et Daniel Richard. *Biologie : licence, CAPES, prépas*. 4ème édition. Dunod. 2018. 747 p.. [978-2-10-076930-8]

Raymond Gilles. *Physiologie animale*. De Boeck. 2006. 675 p.. [978-2-8041-4893-5]

George C. Kent et Larry Miller. *Comparative anatomy of the Vertebrates*. 8ème édition. WCB/McGraw-Hill. 1997. 487 p.. [0-697-24378-8]

Jean-Louis Picaud, Jean-Claude Baehr, et James Maissiat. *Biologie animale Vertébrés*. Dunod. 2004. 297 p.. [2 10 048847 3]

Sites internet

Branchie. In *Wikipedia, l'encyclopédie libre [en ligne]*. Fondation Wikimedia. 2018 [date de consultation : 1 mars 2019]. Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Branchie> .

Le problème de l'eau et des ions chez les Téléostéens

Aïmen Bouzidi <Aïmen.bouzidi@etu.univ-st-etienne.fr>
Ronan Dadole <ronan.dadole@etu.univ-st-etienne.fr>
Romain Fillâtre <romain.fillatre@etu.univ-st-etienne.fr>
Thomas Lelièvre
<thomas.lelievre@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les Vertébrés sont des animaux dont le corps est formé d'une tête antérieure, d'un tronc moyen portant deux paires de membres, et d'une queue postérieure. Ils possèdent un squelette interne comportant notamment un axe longitudinal et dorsal, la colonne vertébrale, constituée d'unités répétées, les vertèbres, à l'origine du nom du groupe. Les Vertébrés sont présents en milieu aérien et en milieu aquatique. Les premiers sont par exemple représentés par les Mammifères comme la Souris et les Oiseaux comme la Poule, et les seconds par les Sélaciens comme le Requin et les Téléostéens comme le Gardon et la Morue.

Les Téléostéens sont des Vertébrés aquatiques dont les membres sont des nageoires et qui possèdent un squelette formé de tissu osseux. Ils représentent 99,8 % des espèces de « poissons » actuels. Ils sont présents dans tous les milieux aquatiques, marin comme et dulçaquicole.

Le milieu marin et l'eau douce ont des caractéristiques physiques et chimiques très différentes, en particulier des concentrations osmotiques et ioniques distinctes.

La concentration osmotique correspond au nombre de particules ayant un effet osmotique dissoutes dans une unité de volume de solvant. Elle est exprimée en Osmol.l^{-1} . Lorsque deux compartiments séparés par une membrane semiperméable contiennent des solutions de concentrations osmotiques différentes, un flux d'eau est établi du compartiment de concentration osmotique faible, qualifié d'hypoosmotique, vers le compartiment de concentration osmotique élevée, dit hyperosmotique. Le gradient de concentration osmotique est le moteur du transfert d'eau.

La concentration ionique correspond quant à elle au nombre de moles d'un ion en solution dans une unité de volume de solvant. Elle est exprimée en mol.l^{-1} . De la même manière que pour la concentration osmotique le gradient électrochimique d'un ion, prenant en compte la concentration ionique et les charges électriques en présence, est le moteur du transfert passif de cet ion entre deux compartiments.

L'eau de mer a une concentration osmotique de 1000mOsmol.l^{-1} tandis que l'eau douce a une concentration osmotique de 1 à 10mOsmol.l^{-1} . La concentration osmotique du milieu intérieur des Téléostéens se situe entre 300 et 400mOsmol.l^{-1} . Il existe donc un déséquilibre des concentrations osmotique et ioniques des milieux extérieur et intérieur des Téléostéens. En milieu marin, les Téléostéens sont hypoosmotiques et hypoioniques par rapport à leur environnement alors qu'en eau douce, ils sont hyperosmotiques et hyperioniques par rapport à leur environnement. En conséquence, des mouvements d'eau et d'ions spontanés se produisent à travers les surfaces corporelles perméables.

Or les concentrations osmotique et ioniques du milieu intérieur de ces animaux sont stables. Ils maintiennent leur équilibre hydroélectrolytique en dépit des différences existant entre leur milieu intérieur et leur environnement. Les régulations de l'équilibre hydrique et de l'équilibre électrolytique impliquent deux mécanismes : une régulation de la concentration osmotique du milieu intérieur ou osmorégulation, et une régulation des concentrations ioniques du milieu intérieur ou ionorégulation.

Comment le problème de l'eau et des ions, lié aux déséquilibres entre milieu intérieur et extérieur, est-il résolu par les Téléostéens ?

Quels sont les organes impliqués dans l'osmorégulation et l'ionorégulation dans ce groupe ?

Quels sont les mécanismes impliqués dans chaque milieu de vie ?

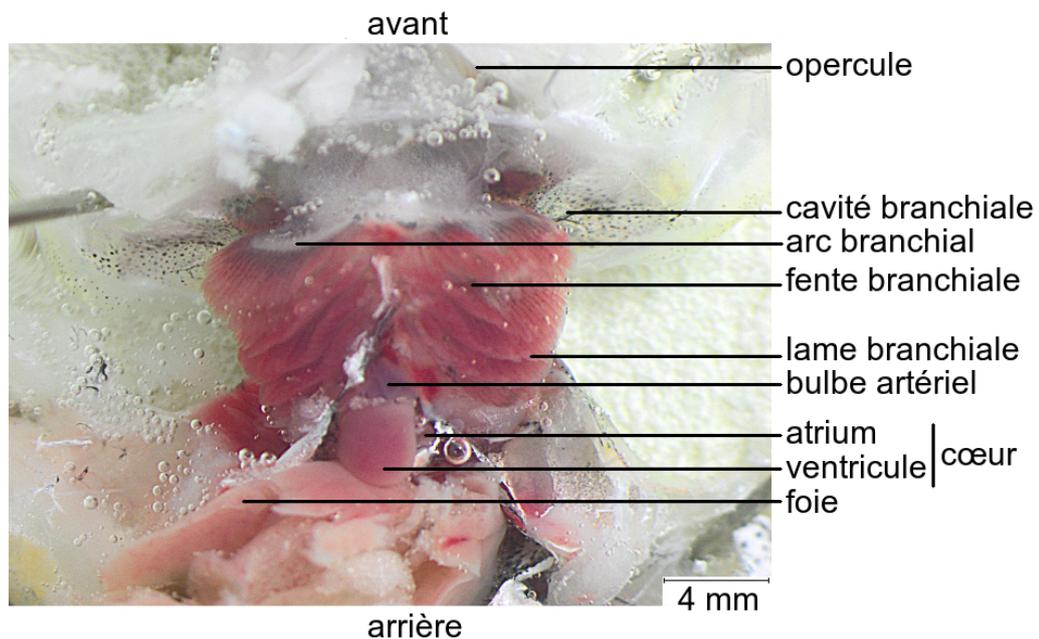
Les branchies : sites de flux spontanés et de transferts contrôlés d'eau et d'ions

Une surface importante et une faible épaisseur pour des flux d'ions spontanés

Les Vertébrés réalisent des échanges de matière et d'énergie avec leur milieu de vie. En particulier, ils y prélèvent du dioxygène et y rejettent du dioxyde de carbone. Le dioxygène est consommé et le dioxyde de carbone produit par une voie métabolique essentielle des cellules animales, la respiration cellulaire. Ces échanges de gaz respiratoires entre l'organisme et le milieu se déroulent au niveau d'un appareil spécialisé, l'appareil respiratoire.

Le Vairon est un Téléostéen d'eau douce dont les branchies sont représentatives des organes respiratoires du groupe.

Figure 1. Branchies de Vairon en vue ventrale

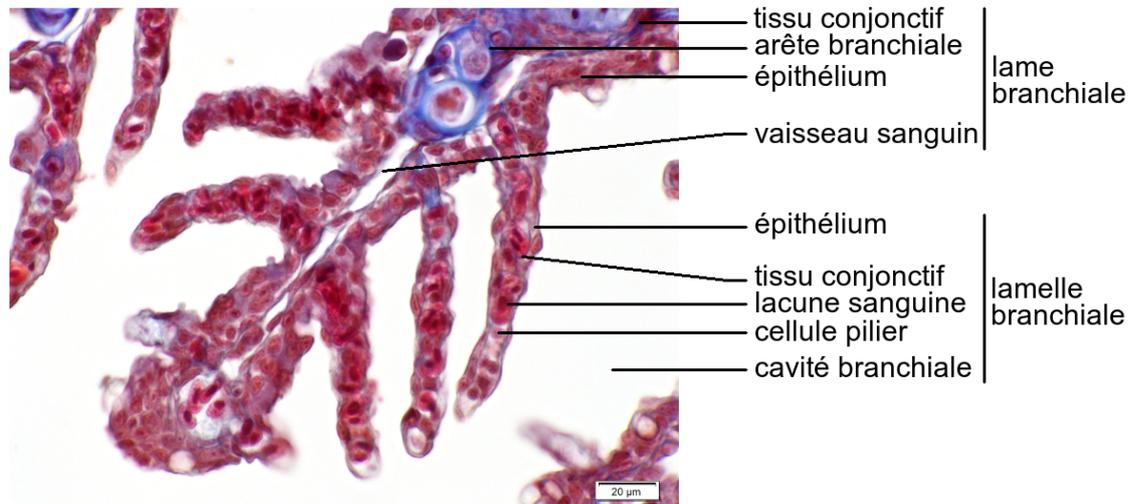


Les branchies sont des organes pairs, situés de chaque côté du pharynx à l'arrière du crâne, dans des cavités branchiales.

Chaque cavité branchiale est délimitée par une expansion du tégument, l'opercule, et contient quatre arcs branchiaux.

Deux rangées de lames branchiales, antérieure et postérieure, sont insérées sur chaque arc branchial. Les lames de la rangée postérieure d'un arc et celles de la rangée antérieure de l'arc suivant sont intercalées.

Figure 2. Branchie de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les lames portent sur leurs deux faces de nombreuses lamelles branchiales, disposées perpendiculairement à leur surface. Les lamelles sont constituées d'un épithélium simple pavimenteux replié sur lui-même, entourant de nombreuses lacunes sanguines soutenues par des cellules piliers. L'épithélium des lamelles branchiales est très fin, son épaisseur est de 2 µm environ. Les lamelles sont les sites des échanges gazeux respiratoires.

Les échanges gazeux respiratoires correspondent à une absorption de dioxygène et un rejet de dioxyde de carbone. Le dioxygène dissous dans le milieu extérieur rejoint le sang par diffusion simple à travers les cellules épithéliales. Le dioxyde de carbone fait le chemin inverse.

La diffusion simple est un transfert passif. La substance considérée diffuse d'un compartiment où elle est abondante vers un compartiment où elle est rare, sans dépense énergétique et sans action d'un transporteur spécialisé.

La loi de Fick décrit la diffusion simple. Pour un soluté x, elle est exprimée par la formule :

$$J_x = D_x \times \Delta C_x \times S / E$$

avec

- J_x , flux de diffusion du soluté en $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$;
- D_x , coefficient de diffusion du soluté en $\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$;
- ΔP_x , différence de concentration du soluté entre milieu extérieur et milieu intérieur en $\text{mol} \cdot \text{m}^{-3}$;
- S , aire de la surface d'échanges en m^2 ;
- E , épaisseur de la surface d'échanges en m.

Le flux de gaz est proportionnel à la différence de pression partielle entre les milieux extérieur et intérieur. Il est inversement proportionnel à l'épaisseur de l'échangeur, correspondant ici à l'épithélium des lamelles branchiales et au tissu conjonctif sous-jacent, et proportionnel à sa surface.

Présentant une épaisseur réduite et une surface importante, les branchies sont donc très favorables aux échanges passifs, de gaz respiratoires mais aussi d'autres substances.

Le milieu intérieur des Téléostéens vivant en eau douce est hyperosmotique et hyperionique par rapport à l'environnement et notamment à l'eau contenue dans les cavités branchiales. Un flux spontané d'eau entrant et des flux spontanés d'ions sortants se produisent à travers l'échangeur des gaz respiratoires.

À l'inverse, le milieu intérieur des Téléostéens marins est hypoosmotique et hypoionique par rapport à l'eau de mer. L'échangeur de gaz respiratoires branchial est dans ces conditions un site privilégié pour les flux spontanés sortant d'eau et entrants d'ions.

Comment les Téléostéens évoluant en eau douce compensent-ils le gain d'eau et les pertes d'ions ?

Comment les Téléostéens vivant en milieu marin compensent-ils la perte d'eau et les gains d'ions ?

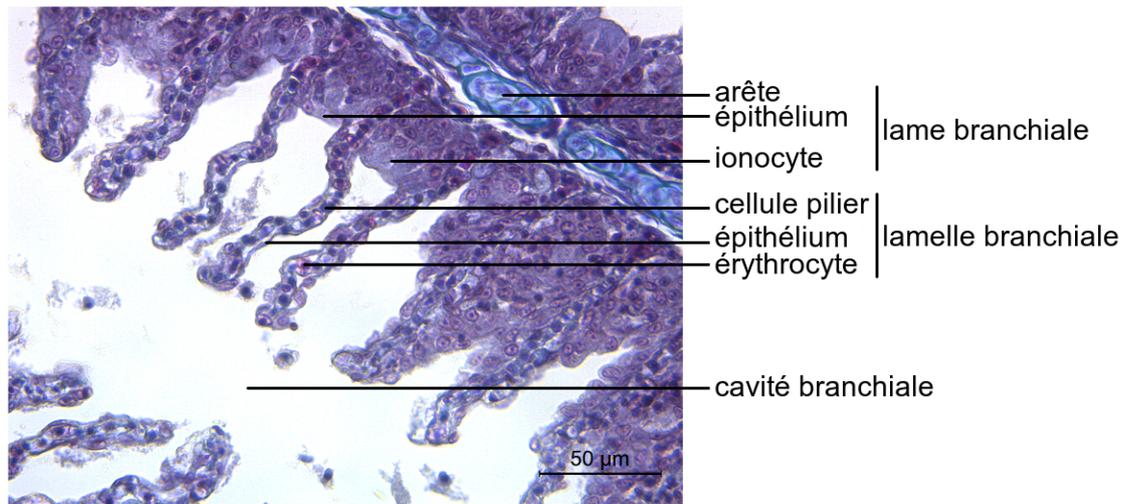
Des ionocytes, des canaux et des pompes pour des transferts contrôlés d'eau et d'ions

Les transferts d'eau branchiaux sont réalisés à travers des canaux membranaires formés de protéines appelés aquaporines, dans le sens du gradient de concentration osmotique.

Dès lors, un contrôle partiel peut être exercé par l'animal sur le flux d'eau, notamment par le biais d'une modulation de l'expression des aquaporines. Elle est stimulée par le cortisol, hormone produite par la glande interrénale, et en conséquence le flux d'eau branchial augmente. Inversement, elle est inhibée par la prolactine ce qui provoque une diminution du flux d'eau branchial. L'arginine-vasotocine imperméabilise également les branchies vis-à-vis de l'eau chez les Téléostéens d'eau douce.

Qu'en est-il des flux d'ions ?

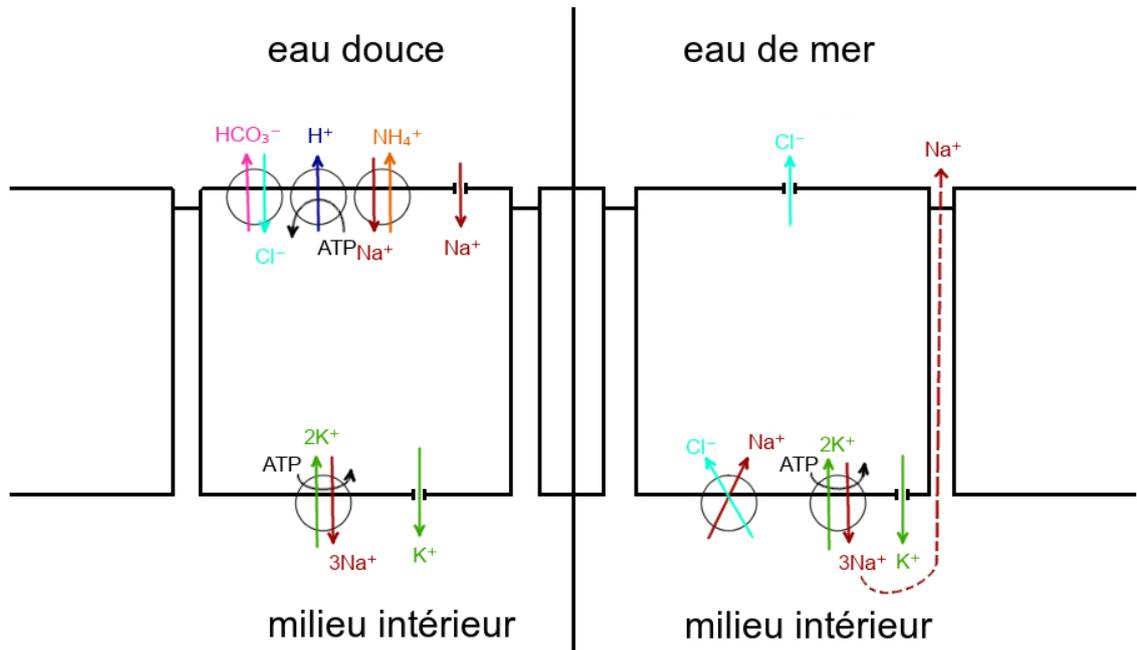
Figure 3. Branchie de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



L'épithélium des lames branchiales des Téléostéens est principalement formé de cellules de revêtement, parmi lesquelles des cellules volumineuses, à cytoplasme clair et granuleux, sont dispersées.

Elles possèdent de nombreuses invaginations membranaires apicales et contiennent de multiples mitochondries. Divers canaux, transporteurs passifs et pompes ioniques sont présentes dans leur membrane, grâce auxquels elles réalisent des échanges d'ions. Elles sont pour cette raison appelées ionocytes.

Figure 4. Sécrétions et absorptions d'ions par l'épithélium branchial des Téléostéens en eau douce et en eau de mer



En eau douce, les cellules branchiales absorbent des ions Cl^- et Na^+ contre leurs gradients électrochimiques. Les ions Cl^- pénètrent dans la cellule alors que les ions HCO_3^- en sortent, ils sont échangés grâce à un cotransporteur antiport apical. Parallèlement, les ions Na^+ pénètrent dans la cellule alors que les ions ammonium NH_4^+ en sortent, ils sont échangés grâce à un cotransporteur antiport apical.

Par ailleurs, une pompe $\text{ATPase Na}^+/\text{K}^+$ située dans la membrane plasmique du côté basal de la cellule expulse les ions Na^+ hors de la cellule et fait entrer des ions K^+ , contre leurs gradients électrochimiques grâce à l'énergie fournie par l'hydrolyse de l'ATP. Elle est à l'origine d'un gradient électrochimique transépithélial des ions Na^+ , provoquant leur entrée depuis le milieu extérieur à la faveur d'un canal apical, les ions K^+ retournant au milieu intérieur grâce à un canal basal.

Une pompe ATPase H^+ apicale expulsant les ions H^+ pourrait contribuer à l'entrée passive des ions Na^+ par l'établissement d'un gradient électrique la favorisant.

L'absorption des ions Cl^- et Na^+ contre les gradients électrochimiques par les cellules branchiales en eau douce implique une dépense d'énergie, nécessaire au fonctionnement des pompes ATPases .

Les cellules responsables des échanges décrits ne sont pas clairement identifiées chez les Téléostéens d'eau douce. Des flux contrôlés d'ions monovalents existant au niveau des lamelles branchiales, il est vraisemblable que l'épithélium des lamelles soit impliqué. Les ionocytes des lames branchiales, appelés ionocytes β , interviendraient dans les flux des ions divalents en particulier des ions Ca^{2+} .

En eau de mer, les ionocytes éliminent des ions Cl^- et Na^+ contre leurs gradients électrochimiques. Une pompe $\text{ATPase Na}^+/\text{K}^+$ située dans la membrane plasmique du côté basal de la cellule expulse les ions Na^+ hors de la cellule et fait entrer des ions K^+ . Elle est à l'origine d'un gradient électrochimique transmembranaire des ions Na^+ , favorisant le fonctionnement d'un cotransporteur symport Na^+/Cl^- situé dans la membrane plasmique du côté basal. Les ions K^+ regagnent le milieu intérieur grâce à un canal basal. Les ions Cl^- gagnent le milieu extérieur à la faveur d'un canal membranaire situé à l'apex de la cellule, le CFTR (cystic fibrosis transmembrane regulator). Leur accumulation dans le milieu extérieur est à l'origine d'un gradient électrique provoquant le transfert des ions Na^+ présents dans les espaces intercellulaires vers le milieu extérieur.

De même qu'en eau douce, en milieu marin, la sécrétion des ions Cl^- et Na^+ contre leurs gradients électrochimiques implique une consommation d'énergie, permettant le fonctionnement de la pompe ATPase .

Les cellules responsables de la sécrétion sont les ionocytes des lames branchiales, appelés ionocytes α .

Ainsi, les branchies sont des organes effecteurs de l'osmorégulation, limitant les flux d'eau grâce à une imperméabilisation, et de l'ionorégulation, assurant l'absorption d'ions monovalents en eau douce et leur sécrétion en milieu marin.

Bien que les flux d'eau branchiaux sont limités, les Téléostéens marins perdent de l'eau et les Téléostéens d'eau douce en gagnent.

Comment la perte d'eau est-elle compensée ?

Le tractus digestif : site de l'absorption d'eau et d'ions

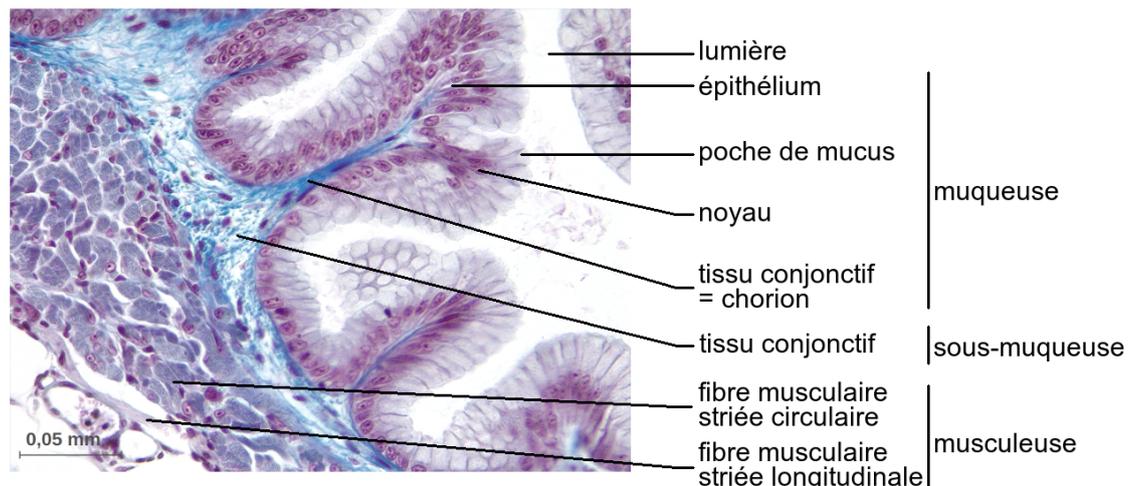
Le milieu intérieur des Téléostéens évoluant en eau douce étant hyperosmotique par rapport au milieu extérieur, des flux spontanés d'eau entrants se produisent au niveau des surfaces corporelles perméables. Ces animaux ne boivent pas ou peu, les apports d'eau dus aux flux spontanés couvrant les besoins.

En revanche le milieu intérieur des Téléostéens vivant en eau de mer étant hypoosmotique par rapport au milieu extérieur, les flux spontanés d'eau se produisant au niveau des surfaces corporelles perméables sont sortants. Les pertes d'eau dues aux flux spontanés sont compensées par la boisson. Cependant, l'eau de mer présente dans la lumière du tube digestif a une concentration osmotique supérieure à celle du milieu intérieur. Dans ces conditions, comment l'eau est-elle absorbée ?

L'œsophage : organe de dessalement de l'eau de mer ingérée

Le tube digestif des Téléostéens est formé, en aval du pharynx, d'un court œsophage, d'un estomac parfois peu dilaté et d'un intestin.

Figure 5. Œsophage de Truite en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Bien que la Truite soit un Téléostéen vivant en eau douce, les caractéristiques structurales de son œsophage sont semblables à celles rencontrées chez les Téléostéens marins.

La paroi œsophagienne comporte, de la lumière vers la périphérie, trois tuniques. La muqueuse est formée d'un épithélium pluristratifié cubique à prismatique, dans lequel les cellules sécrétrices de mucus sont abondantes, reposant sur un chorion de nature conjonctive. La sous-muqueuse constituée

de tissu conjonctif l'entoure, puis une musculuse comprenant des fibres musculaires striées circulaires et longitudinales.

Chez les Téléostéens marins, si la région antérieure de l'œsophage est bordée par un épithélium pluristratifié, sa région postérieure possède un épithélium simple. Les cellules épithéliales de cette région portent une bordure en brosse apicale, développent des invaginations membranaires latérales et ménagent entre elles de vastes espaces.

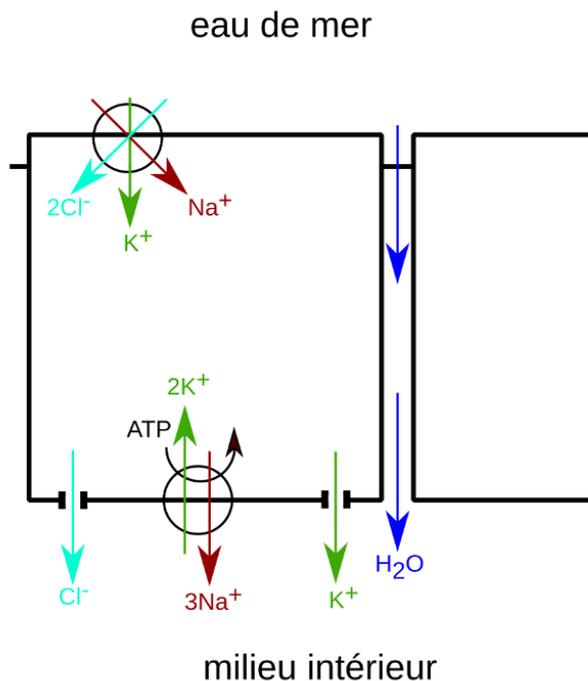
L'épithélium de l'œsophage est imperméable à l'eau sur toute la longueur de l'organe. En revanche, il est imperméable aux ions Na^+ et Cl^- dans la région antérieure et leur est perméable dans la région postérieure.

En conséquence, les ions Na^+ et Cl^- de l'eau de mer présente dans l'œsophage postérieur traversent l'épithélium et gagnent le milieu intérieur. L'eau de mer est ainsi partiellement dessalée, mais sa concentration osmotique demeure supérieure à celle du milieu intérieur, qui gagne des ions par ce processus.

L'eau de mer passe ensuite dans l'intestin.

L'intestin : organe d'absorption active de l'eau

Figure 6. Absorption d'ions et d'eau par l'épithélium intestinal des Téléostéens en eau de mer



Les entérocytes de l'épithélium intestinal possèdent une bordure en brosse apicale. Elles présentent en outre des replis membranaires basaux associés à des mitochondries. Les entérocytes voisins sont reliés par des complexes de jonctions apicaux, sous lesquels ils ménagent entre eux de vastes espaces.

Une pompe ATPase Na^+/K^+ est présente dans la membrane plasmique du côté basal de la cellule. Elle expulse les ions Na^+ hors de la cellule et fait entrer les ions K^+ . Elle génère ainsi un gradient électrochimique transmembranaire d'ions Na^+ , appauvrissant le milieu intracellulaire et enrichissant le milieu extracellulaire à la base de la cellule et dans les espaces intercellulaires. Les ions K^+ retournent pour leur part au milieu extracellulaire par des canaux basaux.

Le gradient d'ions Na^+ favorise le fonctionnement d'un cotransporteur symport $\text{Na}^+/\text{K}^+/2\text{Cl}^-$ présent dans la membrane plasmique du côté apical de la cellule. Il permet l'entrée dans la cellule des ions

Na^+ , K^+ et Cl^- . Les ions Cl^- comme les ions K^+ empruntent des canaux spécifiques, situés à la base de la cellule, qui leur permettent de gagner le milieu intérieur.

L'expulsion active des ions Na^+ vers les espaces intercellulaires et la base de l'épithélium et la sortie des ions Cl^- qui l'accompagne conduisent à une augmentation de la concentration osmotique locale du milieu intérieur. Lorsqu'elle devient supérieure à celle de l'eau de mer contenue dans la lumière intestinale, un flux d'eau s'établit, du milieu extérieur représenté par le contenu de la lumière vers le milieu intérieur.

L'eau est ainsi absorbée par l'épithélium intestinal contre le gradient de concentration osmotique. Le mécanisme impliqué comporte une pompe ATPase dont le fonctionnement consomme de l'énergie. Il conduit à une absorption accrue d'ions Na^+ et Cl^- qui s'ajoutent à ceux apportés par les flux passifs entrants existant au niveau des surfaces corporelles perméables.

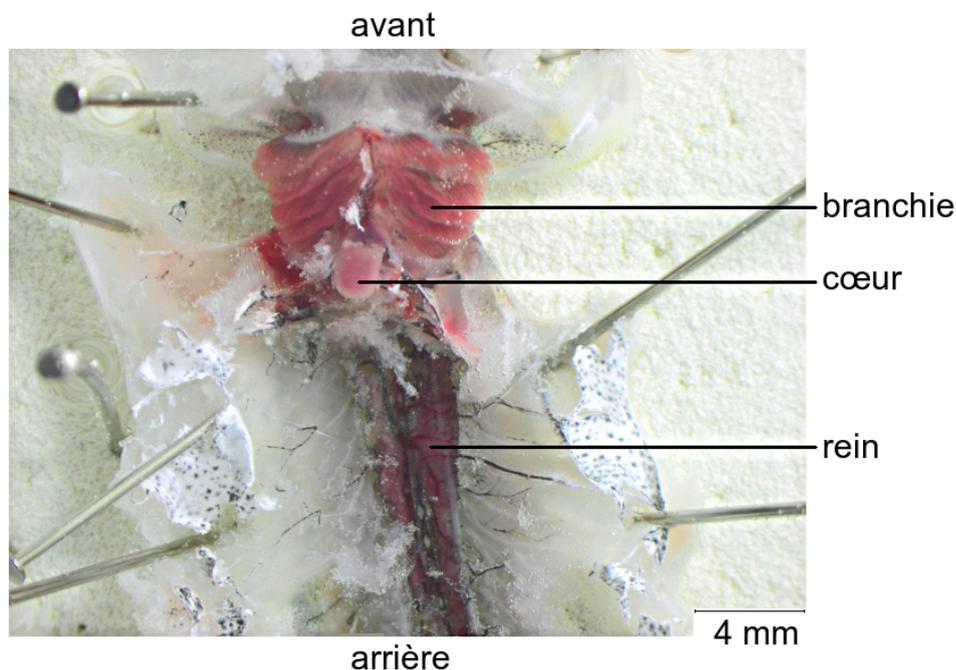
Les Téléostéens marins compensent donc les pertes d'eau par l'absorption de l'eau de boisson, mais ils gagnent parallèlement des ions supplémentaires. À l'inverse, les Téléostéens d'eau douce gagnent de l'eau en raison des flux passifs.

Comment le gain d'eau est-il compensé ?

Les reins : sites d'évacuation et de rétention d'eau et d'ions

Les reins, des organes produisant un liquide contenant de l'eau et des ions, l'urine

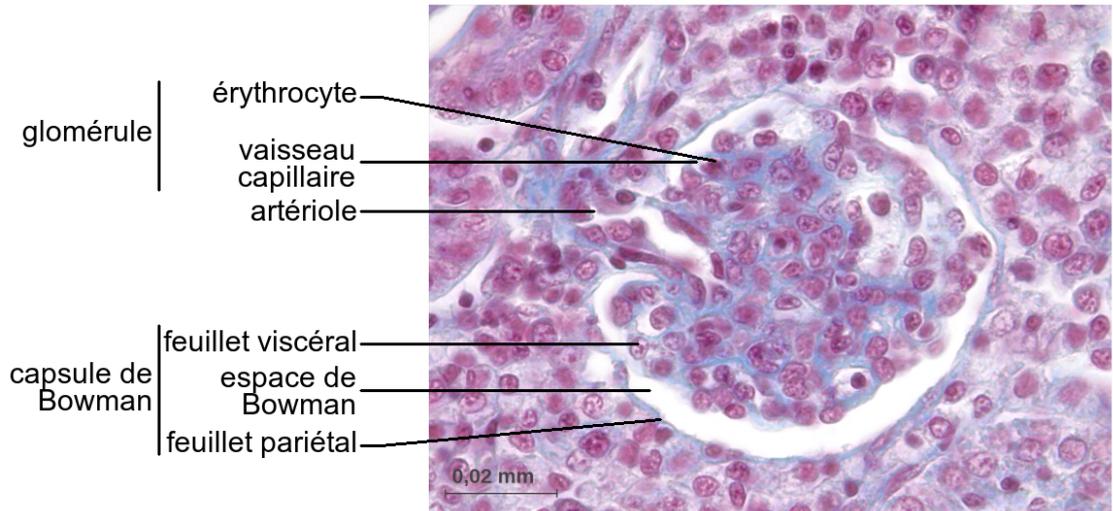
Figure 7. Anatomie de l'appareil urinaire du Vairon en vue ventrale



Les Téléostéens possèdent un appareil excréteur formé de deux reins accolés, situés en position dorsale et postérieure. Chacun est drainé par un uretère. Les uretères débouchent dans une vessie reliée à l'orifice urinaire par un court urètre.

Les reins sont les organes excréteurs, responsables de la production de l'urine. Les uretères, la vessie et l'urètre constituent les voies excrétrices, acheminant et stockant l'urine avant de l'évacuer dans le milieu.

Figure 8. Corpuscule de Malpighi de néphron de rein de Gardon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les reins des Téléostéens, et plus généralement des Vertébrés, sont formés d'unités structurales et fonctionnelles appelées néphrons.

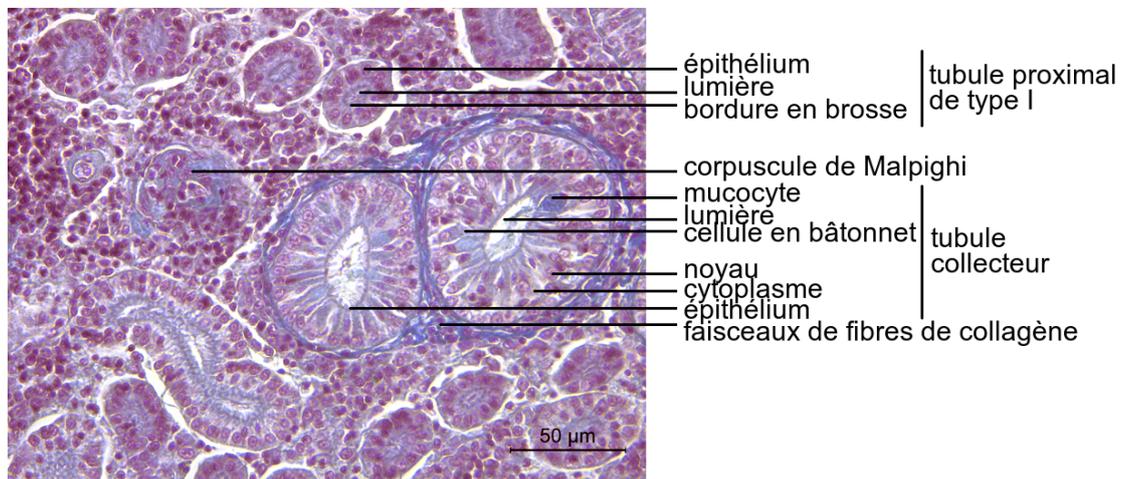
Un néphron est constitué d'une capsule de Bowman sphérique et d'un tubule urinaire.

La capsule de Bowman possède une double enveloppe : elle est délimitée extérieurement par un feuillet pariétal, épithélium simple et pavimenteux, et intérieurement par un feuillet viscéral formé de cellules développant des expansions ramifiées, les podocytes. Les feuillets pariétal et viscéral ménagent entre eux un espace dit de Bowman contenant de l'urine.

La capsule de Bowman entoure un bouquet de vaisseaux sanguins capillaires, le glomérule, l'ensemble constituant le corpuscule de Malpighi. Le sang est amené au glomérule par une artériole afférente et repris par une artériole efférente.

Dans le corpuscule de Malpighi les structures excrétrice, représentée par la capsule de Bowman du néphron, et circulatoire, correspondant aux vaisseaux capillaires du glomérule sont étroitement associées.

Figure 9. Rein de Gardon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le tubule urinaire du néphron des Téléostéens, à l'instar de celui de autres Vertébrés, est divisé en quatre régions successives : un tubule proximal, un segment intermédiaire, un tubule distal et un tubule collecteur.

Le tubule proximal est bordé d'un épithélium simple, cubique à prismatique, dont les cellules possèdent une bordure en brosse apicale et contiennent d'abondantes mitochondries. Il est constitué de deux segments désignés par les chiffres I et II.

Le tubule distal est tapissé de même d'un épithélium simple, cubique à prismatique. Ses cellules sont dépourvues de bordure en brosse mais contiennent de nombreuses mitochondries. Bien développé chez les Téléostéens d'eau douce, il est réduit voire absent chez les Téléostéens marins.

Le tubule collecteur présente un épithélium simple et prismatique, dont les cellules sont dépourvues de bordure en brosse. Son diamètre augmentant, il devient un tube collecteur à épithélium pseudostratifié dans lequel des cellules à mucus sont présentes.

Le néphron produit l'urine.

Dans le corpuscule du Malpighi, en raison des différences de pression régnant dans le compartiment sanguin et dans l'espace de Bowman, le sang est filtré à travers la paroi des capillaires et le feuillet viscéral de la capsule de Bowman. Ce processus est à l'origine de l'urine primitive.

L'urine primitive chemine ensuite dans le tubule urinaire où interviennent des réabsorptions et sécrétions qui modifient sa composition. Elle est progressivement transformée en urine définitive, déversée dans les voies urinaires.

Les reins, des organes éliminant l'eau par production d'urine abondante et diluée

En eau douce, l'Anguille élimine environ 0,3ml d'urine par heure pour 100g de masse corporelle. Sa concentration osmotique est de 30mOsmol.l⁻¹ quand celle du milieu intérieur est de 280mOsmol.l⁻¹.

De manière générale, les Téléostéens évoluant en eau douce éliminent une urine abondante, représentant jusqu'à un tiers de la masse corporelle, et diluée. L'eau apportée par les flux passifs est ainsi éliminée et les ions sont conservés.

Comment cette urine est-elle produite ?

Les corpuscules de Malpighi des Téléostéens d'eau douce sont généralement volumineux et la quantité de sang qu'ils sont susceptibles de traiter est importante. Le débit de filtration glomérulaire, quantité d'urine primitive produite à partir du sang par unité de temps, est relativement élevé. Placé en eau douce, le Flet (*Platichthys flesus*) présente un débit de filtration glomérulaire de 0,4ml.h⁻¹ pour 100g alors qu'il est de 0,2ml.h⁻¹ pour 100g en eau de mer.

L'urine primitive abondante transite ensuite dans le tubule urinaire.

Le segment I du tubule proximal est le siège d'une réabsorption de molécules organiques comme le glucose et des ions Na⁺ et Cl⁻, le segment II de divers ions monovalents et divalents. Les mécanismes impliqués sont des transports actifs. Les réabsorptions sont isoosmotiques, de l'eau étant également réabsorbée, elle représente environ 25% de l'eau filtrée.

Le tubule distal et le tubule puis le tube collecteur réalisent une importante réabsorption d'ions monovalents (Na⁺, K⁺ et Cl⁻). Elle n'est pas accompagnée d'une réabsorption d'eau en raison de l'imperméabilité de leur parois à l'eau.

Finalement, l'urine définitive est diluée par rapport à l'urine primitive du fait des réabsorptions d'ions.

Les reins, des organes conservant l'eau par production d'urine peu abondante et concentrée

En eau de mer, le Flet élimine 0,06ml d'urine par heure et pour 100g de masse corporelle, alors qu'en eau douce son débit urinaire est de 0,18ml.h⁻¹ pour 100g. Il présente en outre de longues périodes d'anurie, n'émettant pas d'urine.

La concentration de l'urine évacuée par l'Anguille placée en milieu marin est de 270mOsmol.l⁻¹ alors que celle de son milieu intérieur est de 300mOsmol.l⁻¹. Par rapport au milieu intérieur, l'urine émise est relativement concentrée.

Comme le Flet et l'Anguille, de manière générale les Téléostéens marins éliminent une urine peu abondante et concentrée.

Comment cette urine est-elle produite ?

Comme chez les Téléostéens vivant en eau douce, le corpuscule de Malpighi est responsable de la formation de l'urine primitive par filtration du sang. Cependant, les corpuscules de Malpighi des Téléostéens marins sont fréquemment de petite taille et le débit de filtration glomérulaire est plus faible qu'en eau douce. La quantité de sang traité est moindre, et en conséquence la quantité d'urine primitive peu importante.

Quelques Syngnathes, la Baudroie et le Poisson-crapaud possèdent des néphrons dépourvus de corpuscules de Malpighi. La production de l'urine primitive est due à des transports actifs d'ions du milieu intérieur vers la lumière du tubule urinaire, générant un gradient de concentration osmotique qui provoque la sortie d'eau. Un tel mécanisme de production de l'urine primitive est interprété comme économe en eau, la production de l'urine étant contrôlée par des processus actifs.

L'urine primitive est ensuite conduite dans le tubule.

Le segment I du tubule sécrète des ions divalents comme les ions Ca²⁺ et le segment II divers ions ainsi que de l'oxyde de triméthylamine (TMAO). Parallèlement de l'eau est réabsorbée.

Finalement, l'urine définitive est peu abondante et concentrée par rapport à l'urine primitive en raison de la réabsorption d'eau atteignant jusqu'à 40% du volume d'eau filtré et de la sécrétion d'ions par le tubule urinaire.

Conclusion

Le problème de l'eau et des ions auquel sont confrontés les Téléostéens vivant en eau douce est opposé à celui rencontré par les Téléostéens vivant en milieu marin.

Les premiers sont hyperosmotiques et hyperioniques par rapport à leur environnement. En conséquence, ils gagnent de l'eau et perdent des ions. Ils éliminent l'eau excédentaire grâce à une urine abondante et diluée et obtiennent des ions par une absorption branchiale active.

Les seconds sont hypoosmotiques et hypoioniques par rapport à leur environnement. De ce fait, ils perdent de l'eau et gagnent des ions. Ils obtiennent de l'eau grâce à la boisson et la conservent en éliminant une urine peu abondante. Ils éliminent les ions par des sécrétions branchiale et rénale actives.

Finalement, les mêmes organes sont impliqués dans l'osmorégulation et l'ionorégulation des Téléostéens vivant en eau douce ou en milieu marin, mais leurs fonctionnements diffèrent.

Il existe des espèces de Téléostéens passant d'un milieu à l'autre au cours de leur cycle de vie, ce sont par exemple les Salmonidés. Le début de leur vie se déroule en eau douce, puis ils migrent vers le milieu marin. Ils retournent ensuite à l'eau douce où à lieu leur reproduction. En raison de leur migration du milieu marin à l'eau douce, avec une reproduction en eau douce, les Salmonidés sont qualifiés d'anadromes.

En relation avec leurs migrations, ces animaux sont confrontés à des problèmes d'eau et d'ions opposés. La migration de l'eau douce vers l'eau de mer est précédée d'un processus de smoltification préparant notamment l'organisme aux contraintes du milieu marin. Contrôlée en particulier par le cortisol, elle implique une prolifération des ionocytes branchiaux et une synthèse accrue de pompe ATPase Na^+/K^+ , ainsi que des modifications de l'épithélium intestinal et des néphrons du rein. Inversement, la migration du milieu marin à l'eau douce, appelée homing, est accompagnée d'une adaptation à l'eau douce contrôlée par le cortisol et la prolactine. Ces espèces possèdent des ionocytes branchiaux de type α dont le fonctionnement s'inverse au moment des migrations.

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]

Jacques Bruslé et Jean-Pierre Quignard. *Les poissons et leur environnement : écophysiologie et comportements adaptatifs*. 1ère édition. Lavoisier. 2004. 1522 p.. *Tec et doc.* [[2-7430-0679-X]]

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie*. 1ère édition. Dunod. 2015. 228 p.. *Sciences sup.* [[978-2-10-071233-5]]

Knut Schmidt-Nielsen. *Animal physiology, adaptation and environment*. 4ème édition. Cambridge University Press. 1990. 614 p.. [[0-521-38196-7]]

Thèses

Gilles Boeuf. *Contribution à l'étude de l'adaptation à l'eau de mer chez les Poissons Salmonidés - Détermination de critères de smoltification par mesures de l'activité (Na^+K^+)-ATPasique des microsomes de la branchie et des hormones thyroïdiennes plasmatiques*. Université de Bretagne Occidentale. 1987. 381 p..

Articles

Anne Karina Christensen, Junya Hiroi, Eric T. Schultz, et Stephen D. McCormick. *Branchial ionocyte organization and ion transport protein expression in juvenile alewives acclimated to freshwater or seawater*. *Journal of Experimental Biology*. 2012. 215. 642 - 652. [10.1242/jeb.063057]

Sites internet

Yves François et Pierre-Antoine Saint-André. *Poissons*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2007 [date de consultation : 29 mars 2019]. 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. 2008 [date de consultation : 29 mars 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/teleosteens-et-holosteens/> .

Posséder un squelette externe ou interne à partir des exemples des Euarthropodes et des Vertébrés

Amina Abdou Madi

<amina.abdoumadi@etu.univ-st-etienne.fr>

Fostine Chaise <fostine.chaise@etu.univ-st-etienne.fr>

Lauriane Linossier

<lauriane.linossier@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Le corps des organismes animaux est majoritairement constitué d'eau répartie dans des compartiments liquidiens intracellulaire et extracellulaire. Il est également soumis à des contraintes externes exercées par l'environnement, notamment la force générée par la gravité. Or, les organismes animaux possèdent une forme définie. Elle est liée à l'existence d'une structure de soutien rigide, appelée squelette, qui s'oppose à la tendance à l'effondrement du corps.

Parmi les animaux figurent les Euarthropodes et les Vertébrés.

Le groupe des Euarthropodes inclut des animaux dont le corps est constitué de segments se succédant le long de l'axe antéropostérieur. Il est recouvert d'une cuticule formée de pièces rigides appelées sclérites. Elles sont mobiles les unes par rapport aux autres grâce à des membranes articulaires souples qui les relient. Chaque segment corporel porte une paire d'appendices également recouverts de pièces de cuticule articulées, ils sont à l'origine du nom du groupe. Le groupe des Euarthropodes est le plus diversifié des groupes animaux en termes de nombre d'espèces. Il comprend deux sous-groupes majeurs, distincts notamment par les appendices associés à la bouche. Ce sont les Chélicérimorphes comme les Araignées, possédant des chélicères, et les Mandibulés comme les Crabes et les Criquets, possédant des mandibules.

Le groupe des Vertébrés comprend des animaux dont le corps est formé de trois régions, la tête antérieure, le tronc médian portant deux paires de membres et la queue postérieure. Il est soutenu par des os, pièces rigides mobiles les unes par rapport aux autres grâce à des articulations. Ils constituent le squelette, qui comporte notamment un axe longitudinal formé d'une succession de pièces osseuses, les vertèbres. La colonne vertébrale qui en résulte est à l'origine du nom du groupe. Les Vertébrés incluent des animaux aquatiques dont les Chondrichthyens comme les Requins et les Téléostéens comme les Gardons, et aériens dont les Lissamphibiens comme les Grenouilles, les Crocodiliens avec les Crocodiles, les Chéloniens avec les Tortues, les Lépidosauriens comme les Lézards, les Mammifères comme les Lapins et les Sauropsidés comme les Poules .

La cuticule des Euarthropodes, de par sa rigidité, joue le rôle de squelette. Localisée à l'extérieur de l'organisme, elle forme un squelette externe, l'exosquelette. L'ensemble des os des Vertébrés joue de même le rôle de structure de soutien. Localisés à l'intérieur de l'organisme, ils constituent un squelette interne, l'endosquelette.

À partir des exemples de ces deux groupes, quelles sont les caractéristiques des exosquelettes et des endosquelettes ?

Quelles sont les conséquences de leur présence et de leurs localisations différentes ?

Posséder un squelette externe ou interne : des structures de soutien et de protection

Comment les squelettes externe des Euarthropodes et interne des Vertébrés sont-ils organisés ?

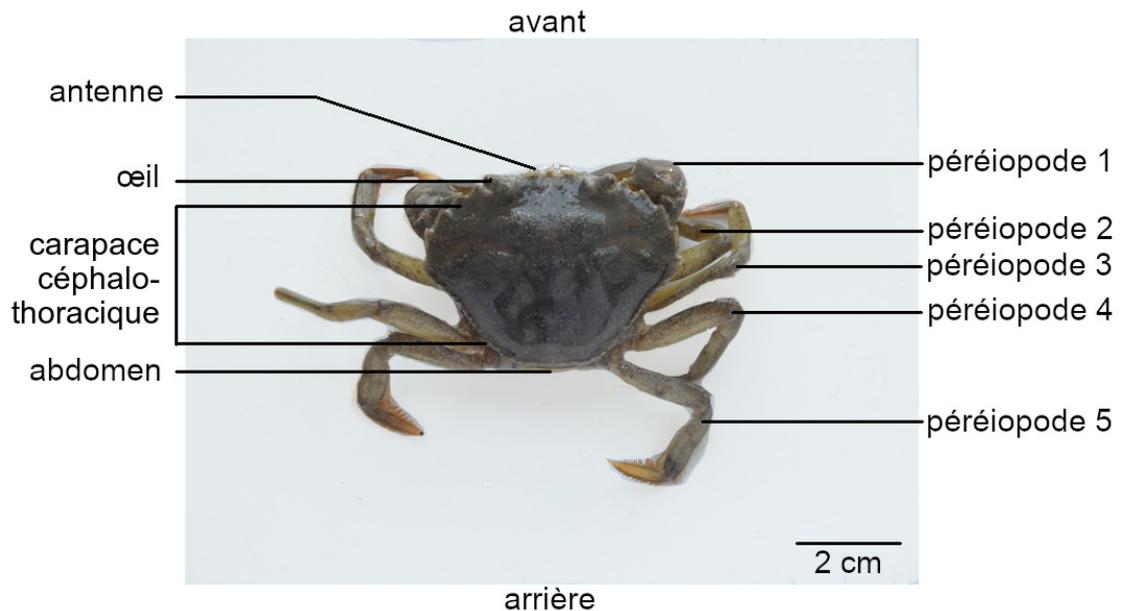
Quelles sont leurs compositions et les propriétés qui en découlent ?

En relation avec leurs organisations et leurs propriétés, quelles sont leurs fonctions ?

La cuticule : un exosquelette formé de pièces rigides, chitineuses et protéiques

Le Crabe vert et l'Écrevisse, exemples de Mandibulates malacostracés, possèdent un exosquelette représentatif du squelette externe des Euarthropodes.

Figure 1. Morphologie du Crabe vert en vue dorsale



Le corps du Crabe vert est formé de trois régions :

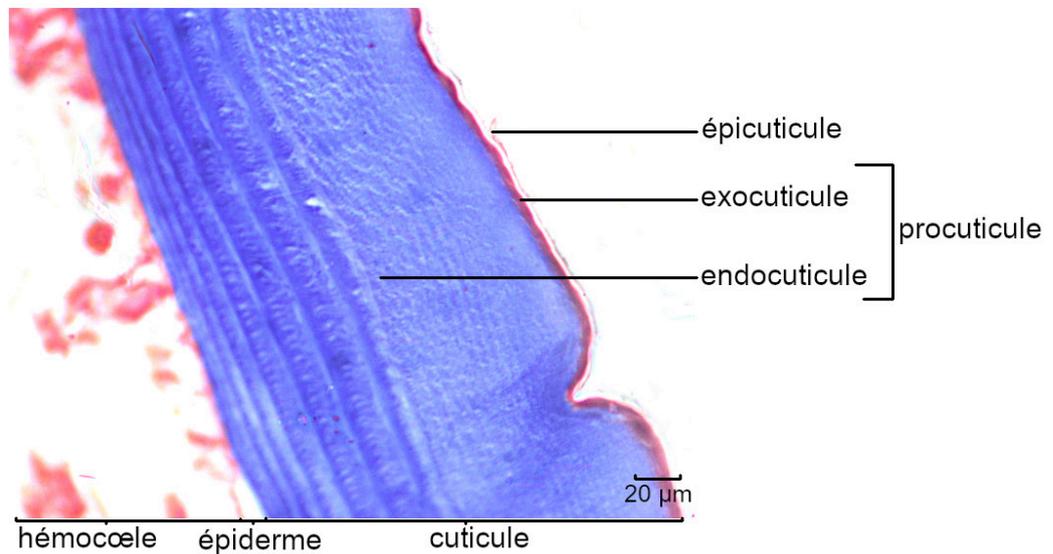
- une tête antérieure portant la bouche en position ventrale, associée à des appendices buccaux, ainsi que des yeux et des antennes, organes sensoriels ;
- un thorax médian formé de cinq segments portant chacun une paire d'appendices ventraux appelés péréiopodes ;
- l'abdomen postérieur constitué de cinq ou six segments présentant chacun une paire d'appendices, les pléopodes, et portant l'anus.

L'abdomen est replié sous le thorax et n'est visible que par la face ventrale. De même, la tête et le thorax sont recouverts dorsalement par une carapace d'un seul tenant, le céphalothorax, masquant leur limite et la segmentation thoracique marquées sur la face ventrale.

L'enveloppe corporelle correspond à un tégument, revêtement constitué d'un épiderme, épithélium simple et cubique reposant sur une lame basale, surmonté d'une cuticule. Épaisse et rigide, elle est

agencée en pièces indépendantes et articulées, ou en plaques continues issues de la fusion de plusieurs pièces. La cuticule constitue l'exosquelette. Elle recouvre les tissus mous.

Figure 2. Tégument d'Écrevisse en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La cuticule apparaît constituée de deux couches principales : une procuticule interne et une épicuticule superficielle.

La procuticule est située au contact de l'épiderme. Épaisse de 10 µm à 1 mm, elle est formée de deux ensembles superposés : une endocuticule surmontant l'épiderme et une exocuticule sous l'épicuticule.

L'endocuticule est constituée de feuillets de chitine. Polymère de N-acétylglucosamine, la chitine est agencée en microfibrilles parallèles dont l'orientation varie d'un feuillet à l'autre. Elle est associée à des protéines appelées arthropodines. En raison de la présence de chitine et de l'organisation en feuillets, l'endocuticule est souple et résistante aux contraintes mécaniques.

L'exocuticule est de même composée de chitine associée à des protéines, les sclérotines. Les sclérotines sont des arthropodines ayant subi un tannage, processus établissant des liaisons entre protéines et conduisant à la formation d'un réseau rigide. Chez les Malacostracés, l'exocuticule est imprégnée de carbonate de calcium. La présence des sclérotines et du carbonate de calcium dans l'exocuticule confère à la cuticule sa rigidité. L'exocuticule contient par ailleurs des pigments, notamment de la mélanine et des caroténoïdes, et est ainsi responsable de la coloration de la cuticule.

Finalement endocuticule et exocuticule diffèrent par l'abondance de la chitine et le niveau de sclérotinisation.

L'épicuticule est la couche superficielle de la cuticule. Épaisse de 0,1 µm à 3 µm, elle comporte deux ensembles superposés : une couche interne et une couche externe appelée ciment. Chez les Euarthropodes aériens comme les Insectes, une troisième couche est intercalée entre les couches interne et externe, la couche cireuse.

La couche interne est composée de cuticulines, lipoprotéines tannées par des quinones et très polymérisées. La couche externe est quant à elle constituée de lipoprotéines.

Quand elle existe, la couche cireuse contient des paraffines, des acides gras et des alcools. De par la présence de ces molécules hydrophobes, elle est imperméable et limite notamment les échanges d'eau entre l'organisme et le milieu extérieur.

Posséder un squelette externe ou interne à partir des exemples des Euarthropodes et des Vertébrés

Secrétée par les cellules épidermiques qu'elle surmonte, la cuticule est ainsi formée de plusieurs strates possédant des caractéristiques physico-chimiques différentes. En relation avec sa composition, elle est à la fois souple et élastique, rigide et résistante, et imperméable.

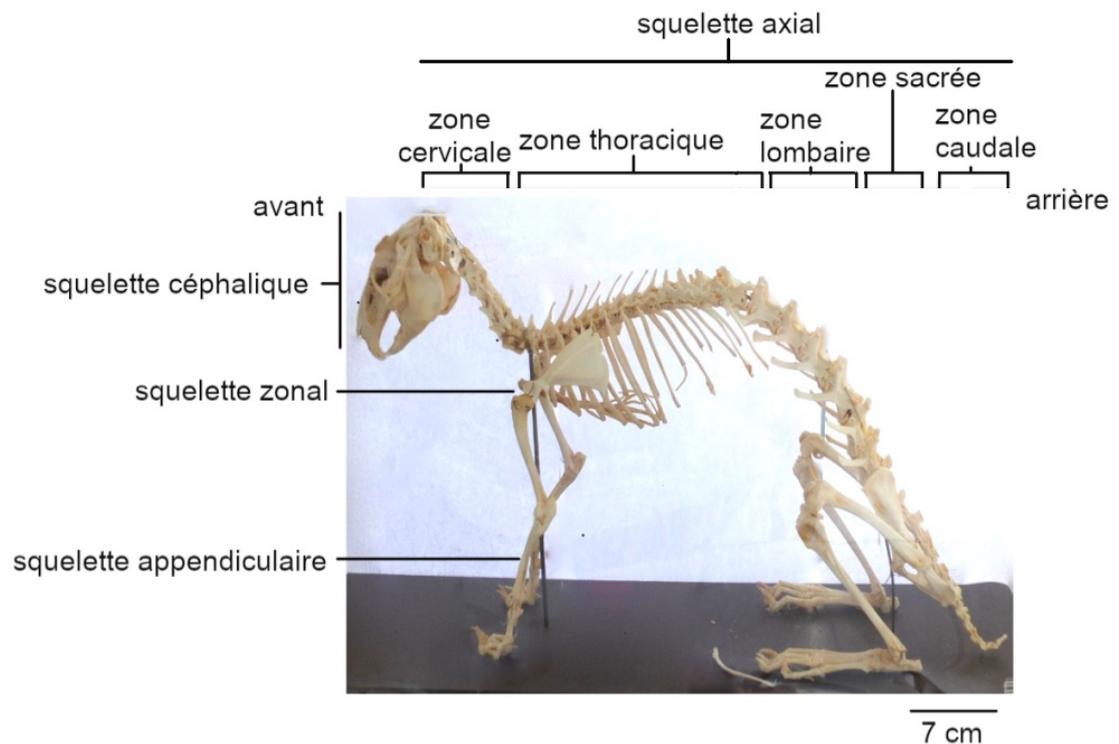
Ses propriétés et sa localisation à la surface du corps lui confèrent un rôle protecteur pour les organes internes, vis-à-vis des contraintes mécaniques comme les chocs ou les tractions mais également des autres agressions physiques et chimiques. Elle est également impliquée dans le camouflage grâce à sa coloration. Les organes internes étant reliés à la cuticule, elle joue par ailleurs le rôle de structure de soutien.

Qu'en est-il du squelette interne des Vertébrés ?

Les os : un endosquelette formé de pièces rigides, protéiques et calcifiées

Les endosquelettes du Lapin et de la Souris sont représentatifs du squelette interne des Vertébrés.

Figure 3. Squelette de Lapin en vue latérale (Collection de l'Université Jean Monnet)



Le squelette du Lapin est formé d'os agencés en plusieurs groupes. Ce sont :

- le squelette céphalique situé dans la tête ;
- le squelette axial, longitudinal, localisé dans le tronc et la queue ;
- le squelette appendiculaire des membres ;
- le squelette zonal correspondant aux ceintures.

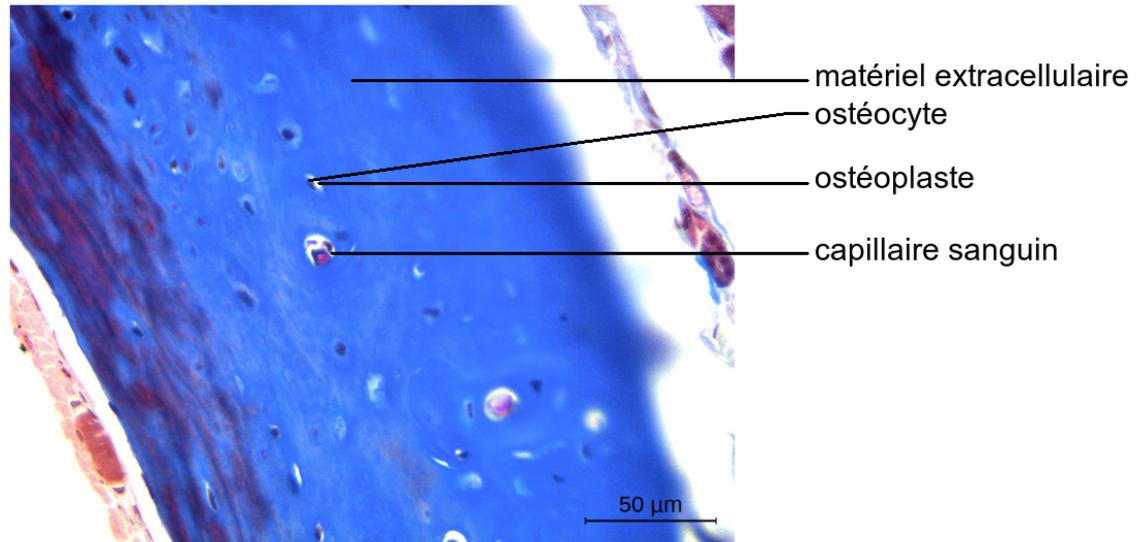
Le squelette céphalique correspond au crâne. Il comporte le neurocrâne, partie supérieure, et le splanchnocrâne, partie inférieure présente au niveau des mâchoires et des arcs pharyngiens notamment.

Posséder un squelette externe ou interne à partir des exemples des Euarthropodes et des Vertébrés

Le squelette axial est représenté par la colonne vertébrale, formée des vertèbres, et les côtes. La colonne vertébrale est divisée en plusieurs régions le long de l'axe antéropostérieur. De l'avant vers l'arrière, ce sont la région cervicale dans le cou, la région thoracique associée aux côtes, la région lombaire du dos, la région sacrée au niveau du bassin et région caudale dans la queue. Selon le groupe de Vertébrés, le développement des différentes régions de la colonne vertébrale varie.

Il apparaît que les os crâniens et les côtes ont une localisation relativement superficielle alors que les os des squelettes axial, appendiculaire et zonal sont situés en profondeur dans l'organisme.

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



Le tissu osseux est constitué d'un abondant matériel extracellulaire dans lequel sont ménagées des logettes, les ostéoplastes, occupées par des cellules, les ostéocytes.

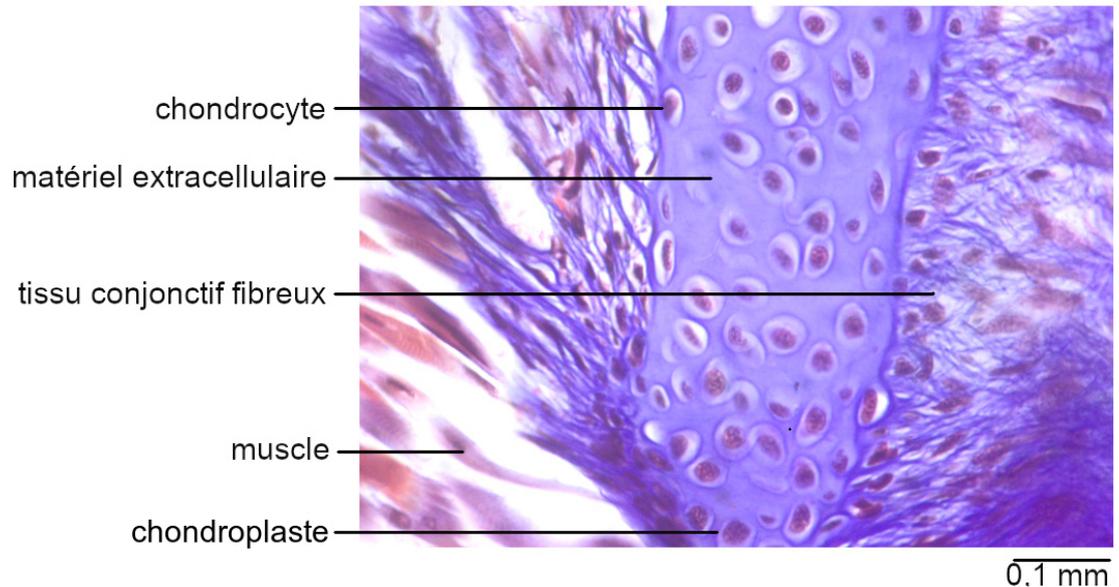
Le matériel extracellulaire est formé de :

- substance fondamentale, composée de glycoprotéines associées à des glycosaminoglycanes, ayant la consistance d'un gel hydraté ;
- protéines fibreuses, notamment de collagène de type I, structurant la substance fondamentale ;
- protéines et glycoprotéines dites de structure comme l'ostéonectine et la fibronectine ;
- cristaux d'hydroxyapatite, phosphate de calcium, distribués parallèlement aux fibres protéiques.

Ainsi, le matériel extracellulaire du tissu osseux est constitué d'une fraction organique et d'une fraction minérale. La substance fondamentale de la fraction organique confère au tissu osseux une importante résistance à la compression en raison de la présence d'eau, alors que les fibres de collagène sont responsables d'une grande résistance à la tension. La fraction minérale est quant à elle à l'origine de la rigidité et de la densité du tissu osseux, tout en contribuant à la résistance à la compression. La combinaison des deux fractions rend le tissu osseux à la fois souple, solide et dans une certaine mesure élastique.

Le matériel extracellulaire du tissu osseux est produit par des cellules appelées ostéoblastes. Au fur et à mesure de son dépôt, les ostéoblastes se trouvent environnés de matériel extracellulaire. Ils occupent alors des logettes, les ostéoplastes, et évoluent en ostéocytes, cellules assurant l'entretien du matériel extracellulaire. Un troisième type cellulaire est généralement présent dans le tissu osseux, les ostéoclastes, responsable de la dégradation du matériel extracellulaire et impliqués dans les remaniements osseux.

Figure 5. Symphyse pubienne de jeune Grenouille en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Si le tissu osseux est le constituant des os de la plupart des Vertébrés adultes, les organismes en développement ainsi que les Chondrichthyens adultes possèdent des os formés de tissu cartilagineux.

Le tissu cartilagineux, à l'instar du tissu osseux, comporte un abondant matériel extracellulaire dans lequel sont ménagées des logettes, les chondroplastes, occupées par des cellules, les chondrocytes.

Le matériel extracellulaire est composé d'une abondante substance fondamentale riche en glycosaminoglycannes sulfatés et de protéines fibreuses en particulier de collagène. À la différence de celui du tissu osseux, le matériel extracellulaire du tissu cartilagineux n'est pas minéralisé.

En relation avec l'abondance de la substance fondamentale, le tissu cartilagineux est très résistant à la compression. La présence du collagène lui confère également une résistance à la tension. En absence de fraction minérale, il est de consistance solide mais demeure flexible et est parfois élastique.

Les cellules responsables de sa formation sont des chondroblastes. De même que les ostéoblastes du tissu osseux, ils sont progressivement entourés de matériel extracellulaire. Ils finissent par occuper des logettes, les chondroplastes, et se transforment en chondrocytes assurant l'entretien du matériel extracellulaire.

Les os du squelette interne sont donc des organes solides, rigides mais souples, qu'ils soient de nature osseuse ou cartilagineuse. Ils sont résistants aux chocs, à la tension et à la compression.

Certains, comme les os du crâne et les côtes, ont une localisation superficielle. Ils jouent un rôle protecteur pour les organes internes comme l'encéphale, le cœur et les poumons. D'autres, comme la colonne vertébrale et les os des membres, sont situés en profondeur entourés des organes et reliés aux muscles. Ils sont responsables du soutien, évitant l'effondrement des tissus mous sous l'action de la gravité.

Finalement, les squelettes externe des Euarthropodes et interne des Vertébrés ont des structures et des origines différentes : la cuticule des Euarthropodes est un dépôt superficiel, produit par l'épiderme mais ne contenant pas de cellule, alors que les tissus osseux et cartilagineux sont formés de matériel extracellulaire et de cellules. Leurs compositions sont également différentes : la cuticule est constituée de chitine, de nature glucidique et agencée en microfibrilles, associée à des protéines parfois sclérotinisées et éventuellement imprégnée de cristaux de carbonate de calcium, alors que le matériel extracellulaire des tissus osseux et cartilagineux est formé de glycoprotéines associées à des

Posséder un squelette externe ou interne à partir des exemples des Euarthropodes et des Vertébrés

glycosaminoglycanes et de fibres de collagène, imprégnées de cristaux d'hydroxyapatite dans le cas du tissu osseux.

En dépit de ces différences, les pièces squelettiques des Euarthropodes et des Vertébrés possèdent des propriétés similaires : elles sont solides et rigides, résistantes aux tensions et aux compressions, mais conservent une relative souplesse et une flexibilité diminuant les risques de rupture. En relation avec ces caractéristiques, elles jouent un rôle protecteur vis-à-vis des contraintes mécaniques notamment lorsqu'elles ont une localisation superficielle. Elles assurent également une fonction de charpente pour les tissus mous, qu'ils soient situés à l'intérieur de l'exosquelette ou à l'extérieur de l'endosquelette, évitant leur effondrement sous l'action de la gravité. En conséquence, elles contribuent à la définition de la forme du corps.

Le squelette, en raison de sa rigidité, est généralement impliqué dans la mobilité. Il exerce sur l'environnement une action provoquant une réaction à l'origine de la propulsion impliquée dans le déplacement.

Comment les squelettes externe des Euarthropodes et interne des Vertébrés contribuent-ils à la mobilité ?

Posséder un squelette externe ou interne : des pièces articulées permettant la mobilité

L'action exercée sur l'environnement par les pièces rigides du squelette consiste en la transmission d'une force.

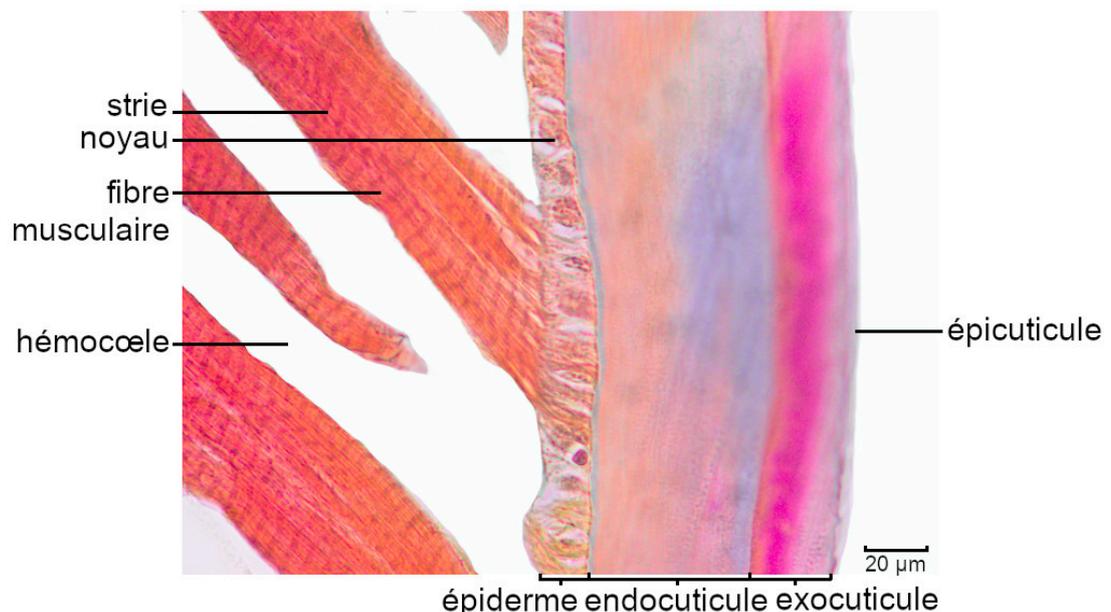
Quelle est l'origine des forces transmises par les pièces squelettiques ?

Comment sont-elles transmises ?

La cuticule : un exosquelette articulé

La cuticule des Euarthropodes apparaît étroitement associée à la musculature.

Figure 6. Paroi corporelle et muscle de Criquet en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Posséder un squelette externe ou interne à partir des exemples des Euarthropodes et des Vertébrés

Chez le Criquet, et de manière plus générale chez les Euarthropodes, les extrémités des fibres musculaires striées sont en contact avec le côté basal, interne, de l'épiderme.

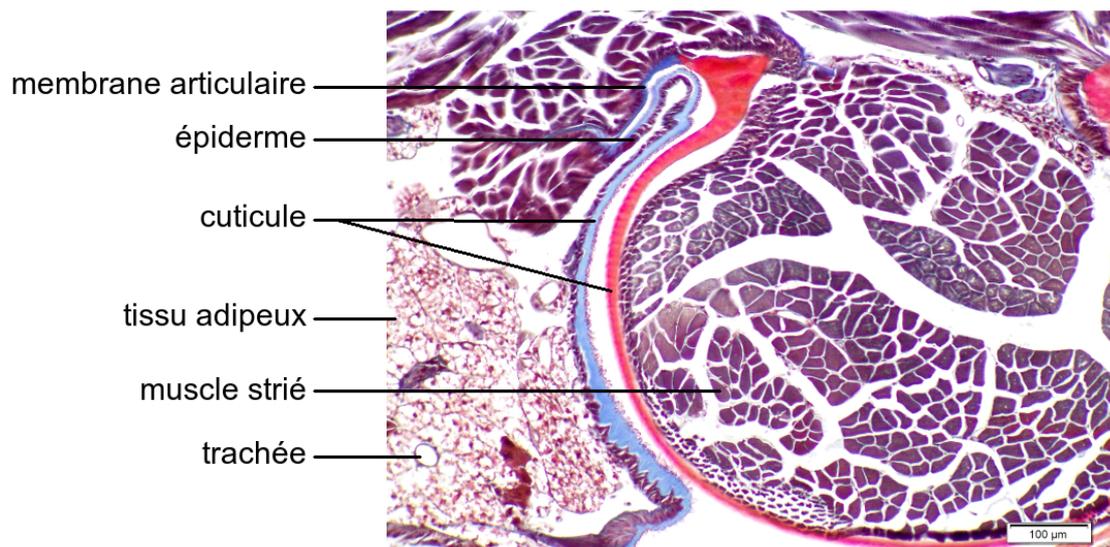
À l'échelle cellulaire, les membranes des fibres musculaires et des cellules épidermiques sont jointes par des desmosomes. Du côté apical, externe, les cellules épidermiques sont reliées à la cuticule par des hémidesmosomes, d'où émanent des fibres courant jusqu'à la face interne de l'épicuticule. Les cellules épidermiques sont par ailleurs traversées par des microtubules ancrés sur les desmosomes d'une part et les hémidesmosomes d'autre part. Ainsi, les fibres musculaires se trouvent ancrées sur la face interne de l'épicuticule grâce aux desmosomes, aux microtubules, aux hémidesmosomes et aux fibres cuticulaires.

Outre cet ancrage sur la face interne de la paroi corporelle, les fibres musculaires sont parfois reliées à des invaginations du tégument appelées apodèmes, par des structures similaires.

Les fibres musculaires, constituant des muscles, sont des cellules allongées. Elles sont capables de se contracter, processus provoquant une diminution de leur longueur, et de se relâcher, leur longueur initiale est alors rétablie. Elles sont en conséquence dites contractiles. Leur contractilité est liée à la présence dans leur cytoplasme de fibres protéiques coulissant les unes par rapport aux autres. La contraction simultanée des fibres musculaires d'un muscle est à l'origine de son raccourcissement global.

Le muscle étant inséré sur des pièces squelettiques, son raccourcissement a pour conséquence l'exercice d'une force tendant à rapprocher les pièces squelettiques, dès lors qu'elles sont reliées par une structure souple.

Figure 7. Membrane articulaire de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les sclérites constituant la cuticule des Insectes comme le Grillon, et de manière générale des Euarthropodes, sont reliés par des membranes articulaires. Elles sont formées d'épiderme surmonté par une cuticule dépourvue d'exocuticule. Or la rigidité de la cuticule est principalement due aux composés de l'exocuticule.

Ainsi, les membranes articulaires sont souples et flexibles, et permettent le déplacement des pièces rigides les unes par rapport aux autres.

Finalement les muscles, par leurs contractions, génèrent des forces provoquant le pivotement des pièces squelettiques autour des membranes articulaires souples. Les muscles sont les moteurs du mouvement et les pièces squelettiques transmettent la force qu'ils développent à l'environnement. En réaction, il exerce une force égale et opposée responsable de la propulsion et ainsi du déplacement du corps.

Posséder un squelette externe ou interne à partir des exemples des Euarthropodes et des Vertébrés

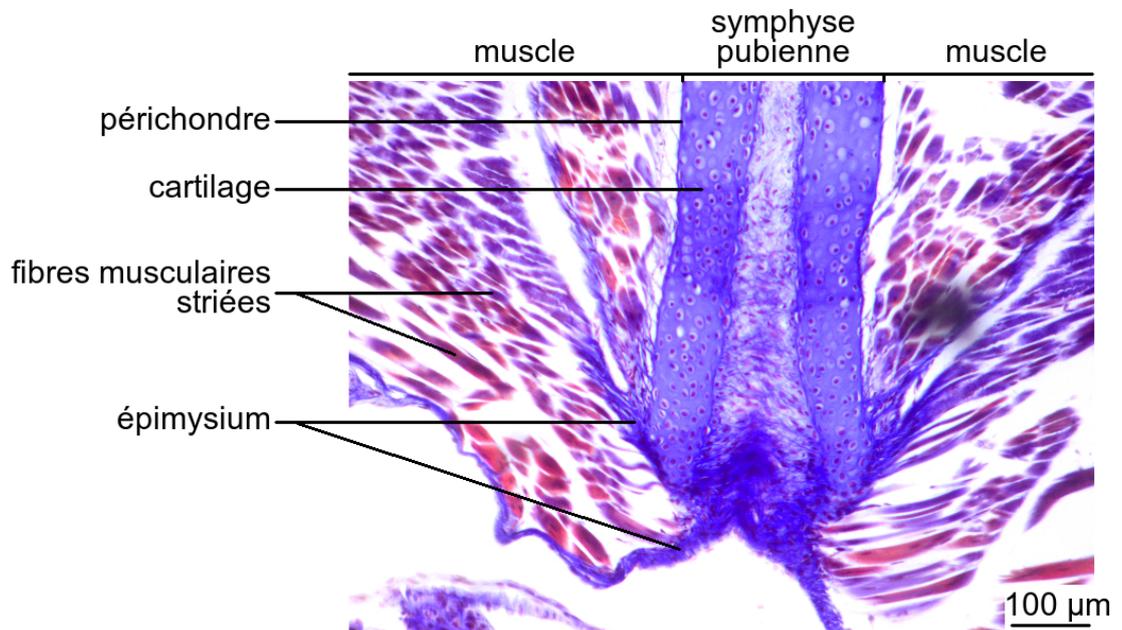
Le squelette externe, du fait de sa rigidité, réalise la transmission des forces produites par les muscles à l'environnement et permet la mobilité des Euarthropodes par la marche, le saut, la nage ou le vol.

Le squelette interne des Vertébrés possède des propriétés similaires. Comment intervient-il dans la mobilité ?

Les os : un endosquelette articulé

De même que pour les pièces squelettiques des Euarthropodes, les muscles des Vertébrés sont reliés au squelette.

Figure 8. Symphyse pubienne de jeune Grenouille en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les muscles striés squelettiques des Lissamphibiens, et plus généralement des Vertébrés, sont formés de fibres musculaires allongées, individuellement entourées de tissu conjonctif fibreux, l'endomysium. Les fibres musculaires sont groupées en faisceaux enveloppés de tissu conjonctif fibreux appelé périenchondre. L'ensemble des faisceaux constituant un muscle est emballé dans un épimysium de nature conjonctive.

Dans le cas de la symphyse pubienne de Grenouille, l'épimysium est en continuité avec l'enveloppe conjonctive du cartilage, le périenchondre. Les muscles sont insérés directement sur les os.

Dans le cas des membres, les muscles sont généralement insérés sur les os par l'intermédiaire de tendons en continuité avec l'épimysium. Ce sont des structures cylindriques formées de tissu conjonctif fibreux dense dans lequel les faisceaux de fibres de collagène sont disposés parallèlement les uns aux autres. Les muscles sont alors insérés indirectement sur les os. Des dispositifs d'insertion en forme de feuillet existent également, appelés aponévroses.

Les os sont mobiles autour de structures appelées articulations. Elles sont formées des extrémités des os voisins, recouvertes de cartilage. Maintenues par des ligaments de nature conjonctive, elles comportent des espaces remplis d'un liquide lubrifiant, le liquide synovial.

Les extrémités d'un muscle étant insérées sur des os voisins, reliés par une articulation, sa contraction provoque leur pivotement. Le cartilage recouvrant les os ainsi que le liquide synovial facilitent le glissement, la forme des os et les ligaments déterminent les mouvements possibles. Le cartilage joue également un rôle d'amortisseur en raison de sa consistance.

Posséder un squelette externe ou interne à partir des exemples des Euarthropodes et des Vertébrés

Finalement, de même que chez les Euarthropodes, les muscles sont les moteurs du mouvement. Les forces qu'ils génèrent sont transmises à l'environnement par des pièces squelettiques. Chez les Vertébrés, le déplacement de l'organisme implique généralement l'action des membres. Les Vertébrés primitivement aquatiques possèdent des nageoires paires, constituant un ptérygium, alors que les Vertébrés aériens, tétrapodes, sont munis de pattes, formant un chirodium. Les pièces squelettiques qui les soutiennent, appartenant au squelette appendiculaire, interagissent avec l'environnement. Elles sont reliées au squelette axial par les ceintures du squelette zonal, scapulaire pour les membres antérieurs et pelvienne pour les membres postérieurs.

Qu'il soit externe ou interne, le squelette est donc étroitement associé à la musculature. Les muscles sont insérés sur des pièces squelettiques différentes, reliées par des articulations prenant la forme de membranes souples chez les Euarthropodes et de zones de contact des extrémités cartilagineuses des os, maintenues par des ligaments, chez les Vertébrés. La contraction des muscles est à l'origine de forces qui, exercées sur les pièces squelettiques, provoquent leur pivotement autour des articulations. Entrant en contact avec l'environnement, de par leur rigidité elles transmettent les forces développées par les muscles. En réaction, l'environnement exerce sur l'organisme une force propulsive.

Charpente reliée aux muscles, le squelette s'accroît au fur et à mesure de la croissance de l'organisme.

Quelles sont les conséquences de la localisation du squelette sur la croissance ?

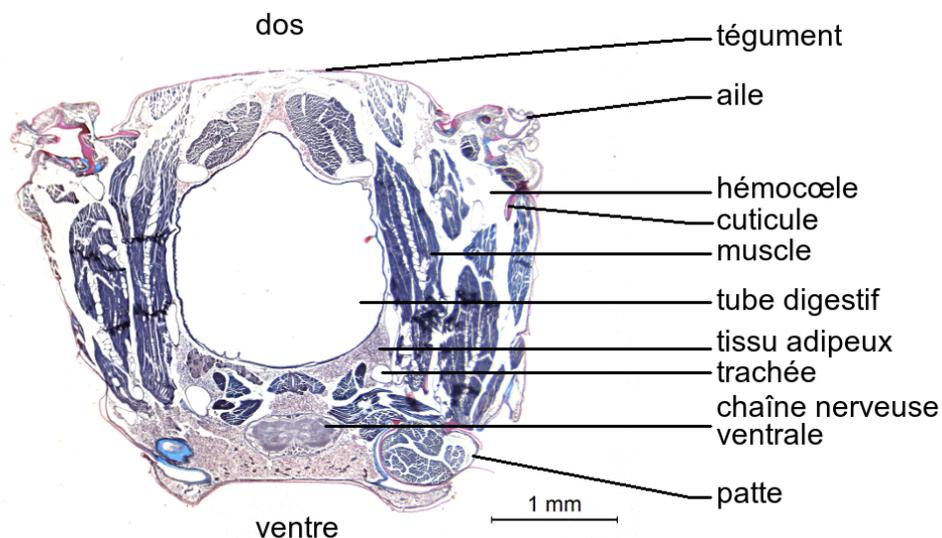
Posséder un squelette externe ou interne : réaliser une croissance discontinue ou continue

La croissance d'un organisme animal est définie comme l'accroissement progressif de sa taille ou de sa masse, sans perte de son individualité.

La cuticule : un exosquelette à l'origine d'une croissance discontinue

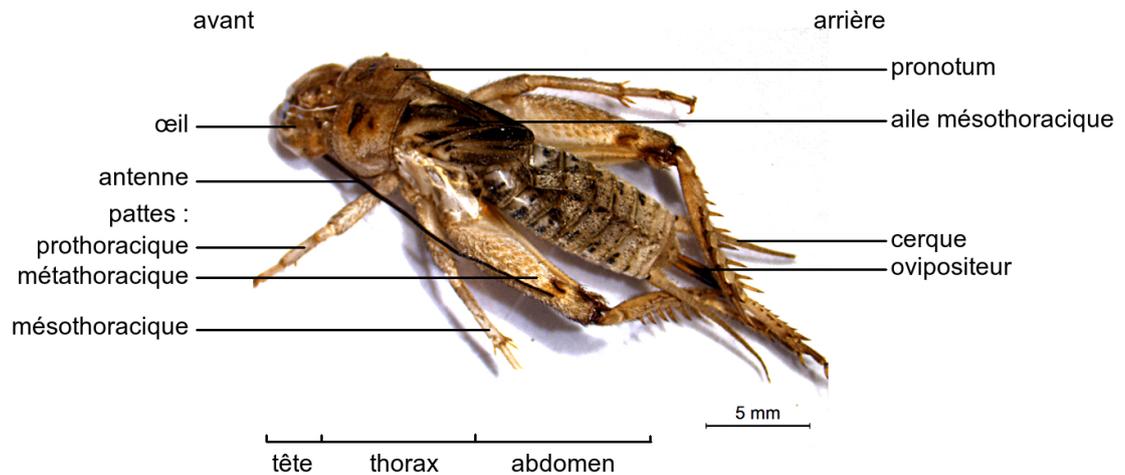
Les conséquences de la présence d'un squelette externe sur la croissance peuvent être illustrées par le cas du Grillon.

Figure 9. Thorax de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le corps du Grillon comme de tous les Euarthropodes est recouvert par la cuticule. Elle constitue une enveloppe rigide peu déformable et inextensible, en relation avec sa fonction de squelette externe. En conséquence, elle détermine le volume du corps et empêche tout accroissement de taille ou de masse.

Figure 10. Exuvie de Grillon en vue dorsale (Collection de l'Université Jean Monnet)



Périodiquement, en période de croissance, le Grillon abandonne son enveloppe de cuticule à la faveur d'un processus appelé exuviation ou ecdysis.

La cuticule éliminée, appelée exuvie, est ouverte selon une ligne ecdysiale par laquelle l'animal s'extrait. L'exuvie comporte non seulement l'enveloppe corporelle mais également la cuticule bordant toutes les invaginations tégumentaires, notamment les trachées et les régions antérieure et postérieure du tube digestif.

Sous l'ancienne cuticule, une nouvelle cuticule est produite. Souple au moment de l'abandon de l'exuvie, elle est étirée alors que le volume du Grillon augmente après qu'il ait avalé de l'air. Elle durcit ensuite, constituant un exosquelette de taille supérieure à celle de l'ancienne cuticule. L'air peut alors être remplacé par de nouveaux tissus.

L'ensemble élimination de l'ancienne cuticule et production de la nouvelle cuticule constitue la mue. Elle comporte plusieurs étapes :

- les cellules de l'épiderme se divisent par mitose et l'ancienne cuticule est décollée de l'épiderme par un processus appelé apolyse, conduisant à la formation d'un espace sous-cuticulaire ;
- les cellules épidermiques produisent un liquide exuvial contenant des enzymes comme la chitinase, déversé dans l'espace sous-cuticulaire à l'état inactif ;
- l'épiderme élabore une nouvelle cuticule alors que les enzymes du liquide exuvial sont activées et réalisent la digestion de l'ancienne endocuticule, seules l'exocuticule et l'épicuticule persistent ;
- l'ancrage des muscles est progressivement transféré de l'ancienne à la nouvelle cuticule ;
- l'ancienne cuticule cède sous la pression de l'hémolymphe au niveau de lignes de moindre résistance d'où l'exocuticule est absente, et est rejetée.

Pendant la mue, les Euarthropodes sont dépourvus d'enveloppe corporelle rigide. Avant que leur nouvelle cuticule durcisse, elle n'offre ni protection, ni soutien et ne permet pas de transmettre des forces. Ils sont vulnérables et le plus souvent demeurent cachés.

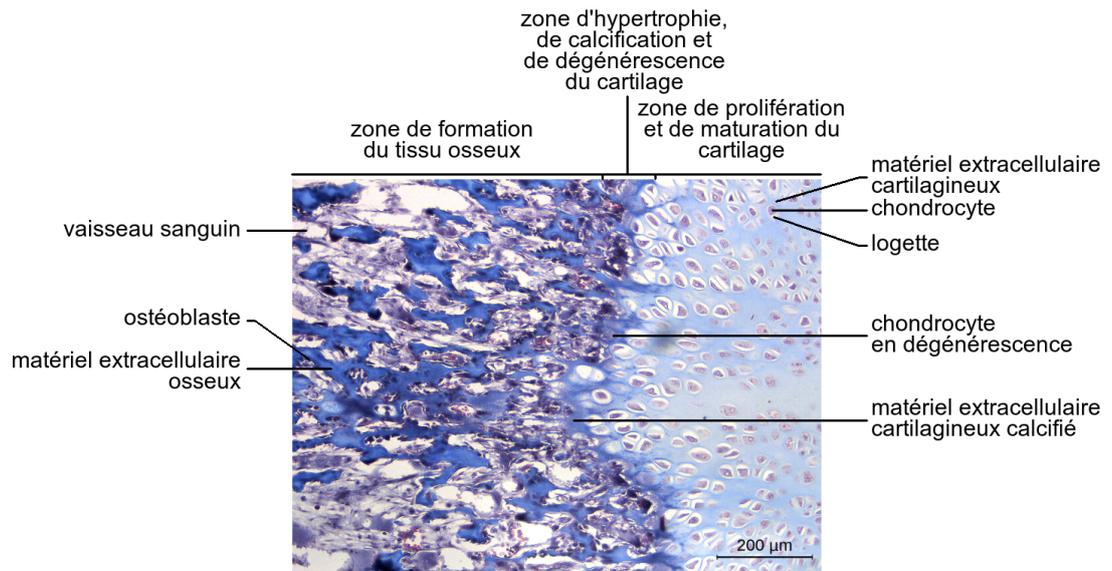
En raison d'un tel accroissement de taille, se produisant ponctuellement au moment de mues, la croissance du Grillon et des Euarthropodes en général est dite discontinue.

La présence d'un squelette interne autorise une croissance simultanée du corps et de sa structure de soutien.

Les os : un endosquelette à l'origine d'une croissance continue

Les os longs des Mammifères sont représentatifs de la croissance de l'endosquelette des Vertébrés possédant du tissu osseux.

Figure 11. Cartilage de conjugaison humain (Collection de l'ENS de Lyon)



Au cours du développement, les os longs sont constitués de tissu cartilagineux. Il est progressivement remplacé par du tissu osseux. Les chondrocytes deviennent hypertrophiés et résorbent le matériel extracellulaire cartilagineux. De vastes lacunes sont ainsi formées, dans lesquelles s'insinuent des vaisseaux sanguins et du tissu mésenchymateux, alors que le matériel extracellulaire est calcifié. Les chondrocytes meurent et les cellules mésenchymateuses évoluent en ostéoblastes produisant du matériel extracellulaire osseux. Ce processus d'ossification concerne les épiphyses, aux extrémités des os longs, et les diaphyses, correspondant à leurs fûts.

Entre épiphyse et diaphyse persiste une bande de cartilage appelé cartilage de conjugaison. Les chondrocytes s'y divisent et forment des files cellulaires. Ils produisent du matériel extracellulaire cartilagineux et provoquent l'éloignement de l'épiphyse par rapport à la diaphyse. Du côté de la diaphyse, les chondrocytes deviennent hypertrophiés et le matériel extracellulaire calcifié. Des lacunes sont formées, colonisées par des vaisseaux sanguins et des ostéoblastes provenant de la diaphyse alors que les chondrocytes dégénèrent. Les ostéoblastes produisent alors du matériel extracellulaire osseux. Ainsi, par addition de tissu cartilagineux puis transformation en tissu osseux, la longueur des os longs augmente. La croissance prend fin lorsque la totalité du cartilage de conjugaison est transformée en tissu osseux.

Parallèlement le périoste, tissu conjonctif entourant la diaphyse, comporte des cellules évoluant en ostéoblastes. Elles produisent du tissu osseux déposé à la surface de l'os. Ainsi, par addition directe de tissu osseux, le diamètre des os augmente.

Des processus de résorption et de dépôt combinés sont par ailleurs responsables de modifications de la forme des os.

L'accroissement de taille se produit ainsi progressivement et sans interruption chez les Vertébrés. La croissance est dite continue à la différence de la croissance des Euarthropodes.

Conclusion

Les squelettes externe des Euarthropodes et interne des Vertébrés jouent donc des rôles similaires. Charpente du corps, ils en assurent le soutien, mais également la protection. Ils contribuent par ailleurs à la mobilité grâce aux articulations et à leur association avec la musculature. Ces fonctions partagées sont liées à leurs propriétés communes : solidité et rigidité, souplesse et flexibilité, élasticité.

Pourtant leurs compositions diffèrent. Le squelette externe des Euarthropodes, correspondant à la cuticule, est de nature chitineuse et protéique. Il est parfois minéralisé mais ne contient pas de cellule. Le squelette interne des Vertébrés, correspondant aux os est formé de glycoprotéines à glycosaminoglycane et de protéines principalement. Il est de même parfois minéralisé mais il contient des cellules. Finalement, des compositions distinctes conduisent à des propriétés comparables.

Leurs localisations les distinguent également. Le squelette des Euarthropodes forme l'enveloppe corporelle alors que celui des Vertébrés est profond. Des expansions internes existent cependant chez les premiers, favorisant l'insertion des muscles, et des os superficiels sont présents chez les seconds, autorisant une fonction protectrice.

Exosquelette et endosquelette sont à l'origine de contraintes concernant la croissance et la taille des organismes. La croissance des Euarthropodes possédant un exosquelette est discontinue. Elle implique un processus de mue consistant à renouveler le squelette. À l'inverse la croissance des Vertébrés présentant un endosquelette est continue. Elle consiste en un allongement et un épaissement du squelette concomitants de la croissance des tissus mous.

En relation avec leur capacité à renouveler leur cuticule, le processus de cicatrisation des Euarthropodes est relativement rapide. Chez les Vertébrés, la cicatrisation osseuse est beaucoup plus lente.

L'exosquelette est vraisemblablement un facteur limitant la taille maximale des Euarthropodes. En effet, la masse de la cuticule croît considérablement avec la taille de l'organisme alors que le volume du corps n'augmente pas proportionnellement. En conséquence, la musculature ne peut se développer suffisamment et la mobilité devient impossible. L'endosquelette en revanche n'a pas d'impact sur le volume corporel.

Bien que les squelettes des Euarthropodes présentent des caractéristiques communes, ils se révèlent divers en relation avec le milieu de vie et le mode de vie notamment. Il en va de même des Vertébrés. Ainsi en milieu aquatique, où la poussée d'Archimède est importante, les squelettes sont fréquemment denses, alors qu'en milieu aérien peu porteur ils sont généralement plus légers.

Bibliographie et sitographie

Livres

Sandrine Heusser et Henri-Gabriel Dupuy. *Atlas de biologie animale, les grands plans d'organisation*. 3ème édition. Dunod. 2008. 138 p.. *Science sup.* [978-2-10-051816-6]

Jean-Claude Baehr, Jame Maissiat, et Jean-Louis Picaud. *Biologie animale, Vertébrés*. Dunod. 2000. 298 p.. *Science sup.* [2-10-004547-4]

Sites internet

Jean-Paul Camus et Armand De Ricqlès. *Os*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 30 mars 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/os/> .

Posséder un squelette externe ou
interne à partir des exemples des
Euarthropodes et des Vertébrés

Yves François et Armand De Ricqlès. *Squelette. In Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [date de consultation : 22 mars 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/squelette/> .

Julien Nowak. *Les Arthropodes. EntomoLOGIC, l'entomologie à la portée de tous [en ligne]*. Julien Nowak. [date de consultation : 29 mars 2019]. Disponible sur : <https://entomologic.jimdo.com/les-arthropodes/> .

Le vol à partir de l'exemple des Insectes

Aïmen Belkhiat <aimen.belkhiat@etu.univ-st-etienne.fr>

Driss Ben Mouhamed

<driss.ben.mouhamed@etu.univ-st-etienne.fr>

James Eav <james.eav@etu.univ-st-etienne.fr>

Zackaria Mchachti

<zackaria.mchachti@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les animaux sont des êtres vivants eucaryotes et pluricellulaires, hétérotrophes pour le carbone et généralement mobiles.

Le nombre d'espèces animales est estimé à 10 000 000, seules 10% sont actuellement connues. Les espèces animales présentant des caractères morphologiques, génétiques et physiologiques communs sont classées dans un même groupe, excluant les espèces qui en sont dépourvues. La classification ainsi construite rend compte des liens de parentés entre espèces et de l'évolution.

Parmi les groupes animaux, celui des Euarthropodes est le plus vaste en termes de nombres d'espèces et d'individus. Ses représentants sont caractérisés par une enveloppe corporelle rigide, la cuticule, agencée en plaques articulées entre elles par des membranes articulaires souples. Le corps est constitué de segments se succédant le long de l'axe antéropostérieur, groupés en régions fonctionnelles appelées tagmes.

Les Insectes sont des Euarthropodes dont le corps comporte trois tagmes :

- la tête antérieure, portant la bouche en position ventrale associée à des pièces buccales et notamment des mandibules, munie d'une paire d'antennes, d'yeux composés, d'ocelles et contenant les centres nerveux ;
- le thorax moyen comprenant trois segments, le prothorax, le mésothorax et le métathorax, portant chacun une paire de pattes ventrale et pour les segments mésothoracique et métathoracique une paire d'ailes dorsale ;
- l'abdomen postérieur, dépourvu d'appendices, contenant l'essentiel des viscères et portant l'anus.

Les Insectes se déplacent dans leur milieu de vie par la marche, le saut, la nage et pour nombre d'entre eux par le vol.

En première approximation, le vol est défini comme un mode de déplacement dans l'air, sans contact avec le sol. Il implique d'une part une sustentation et d'autre part une propulsion, le plus souvent assurées par des dispositifs anatomiques appelés ailes. Il s'agit d'un déplacement volontaire et prolongé, à la différence du saut. Il existe deux sortes de vol : le vol actif lié à des battements des ailes et le vol passif, également dit vol plané, dans lequel les ailes sont immobiles.

Comment les Insectes volent-ils ?

Quelles sont les structures corporelles impliquées ?

Comment fonctionnent-elles ?

Le vol des Insectes : des ailes assurant la transmission de forces

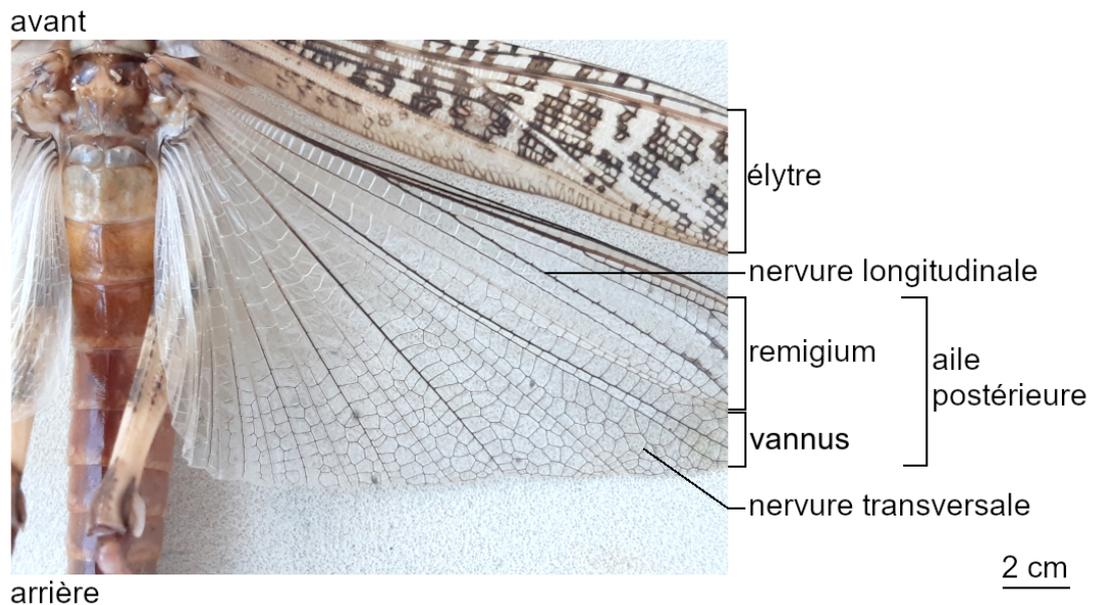
Les organes du vol des Insectes sont les ailes portées par le mésothorax et le métathorax.

Quelles sont leurs caractéristiques structurales et fonctionnelles ?

Les ailes des Insectes : des organes de grande surface

Le Criquet est un exemple d'Insecte dont les ailes sont caractéristiques.

Figure 1. Ailes de Criquet en vue dorsale



Le Criquet possède deux paires d'ailes insérées dorsalement sur le mésothorax et le métathorax.

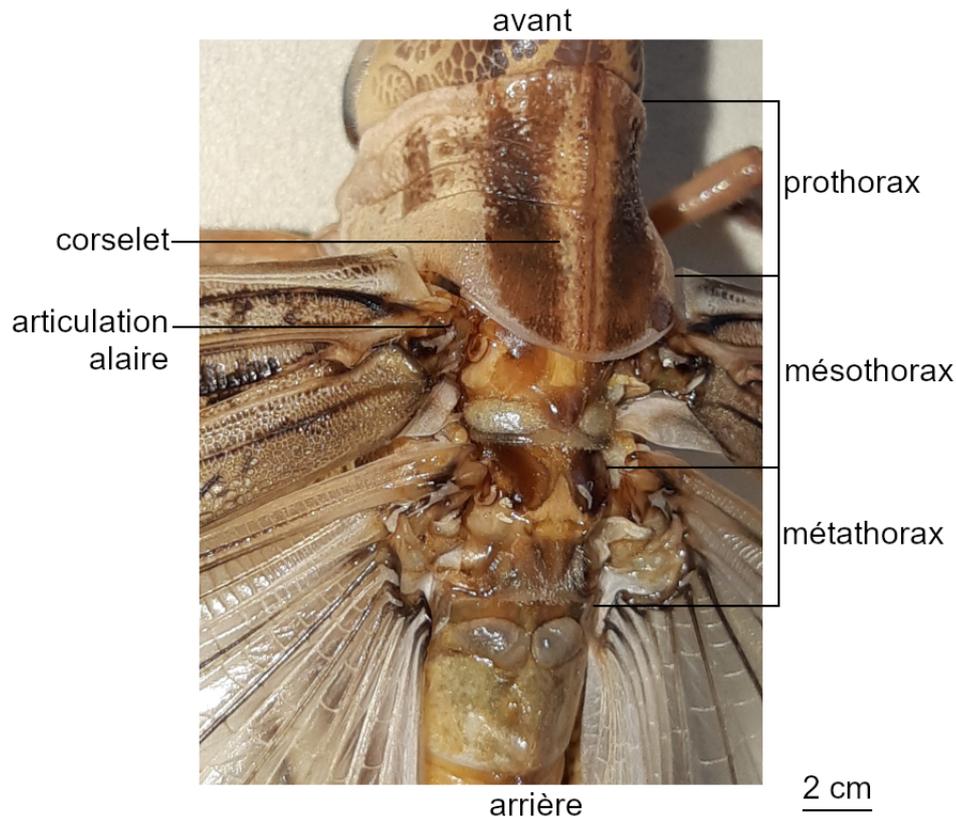
Les ailes mésothoraciques antérieures sont étroites et rigides. Elles sont appelées élytres et sont repliées au repos.

Les ailes métathoraciques postérieures sont membraneuses et possèdent une grande surface. Elles comportent deux régions, un remigium antérieur allongé et un vannus postérieur en forme d'éventail. Elles sont repliées sous les élytres au repos et déployées lors du vol.

De manière générale, les ailes sont structurées par des nervures longitudinales et transversales délimitant des cellules.

Comment les ailes sont-elles reliées au thorax ?

Figure 2. Thorax de Criquet en vue dorsale

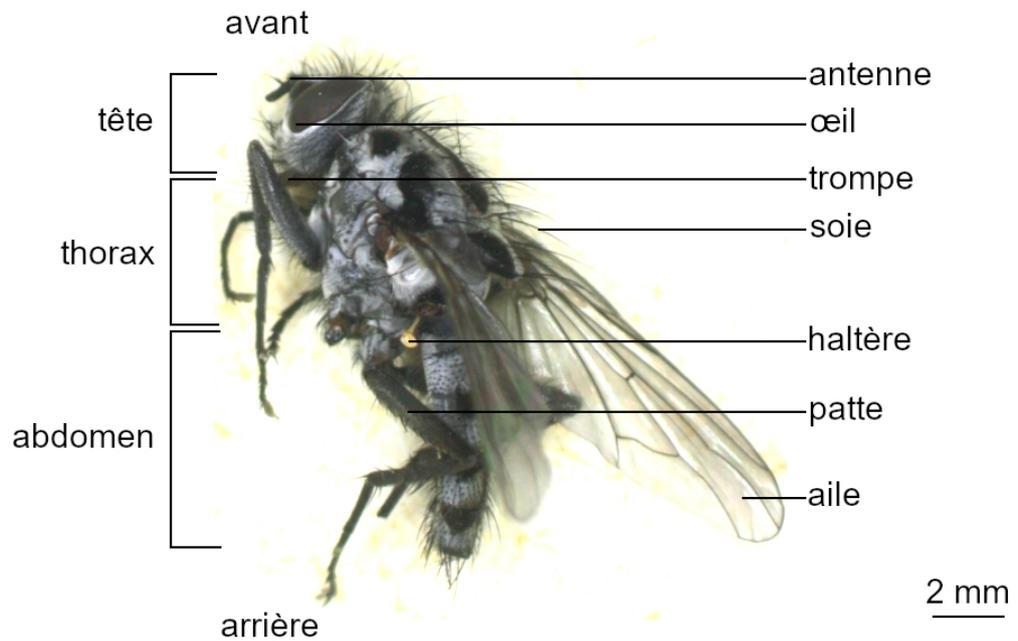


Les ailes antérieures et postérieures sont respectivement articulées avec les plaques cuticulaires dorsales et latérales du mésothorax et du métathorax, appelées tergites et pleurites. Des membranes articulaires souples relient le mésothorax et le métathorax aux ailes, dans lesquelles sont enchâssées des expansions des tergites et des pleurites ainsi que pièces cuticulaires, les sclérites axillaires et articulaires.

Les formes et les dispositions des expansions des plaques cuticulaires et des sclérites axillaires déterminent les mouvements possibles des ailes. Les ailes s'appuient notamment sur les expansions des pleurites, autour desquelles elles pivotent.

En relation avec l'organisation de ses ailes notamment, le Criquet est classé dans le groupe des Orthoptères caractérisés par la possession d'ailes antérieures transformées en élytres.

Figure 3. Morphologie de la Mouche en vue latérale



À la différence du Criquet, la Mouche possède une unique paire d'ailes mésothoraciques membraneuses. Le métathorax présente une paire d'organes formés d'une sphère portée par une tige, appelés haltères ou balanciers. Ils correspondent à des ailes métathoraciques modifiées.

En relation avec la présence d'une unique paire d'ailes, la Mouche est classée dans le groupe des Diptères.

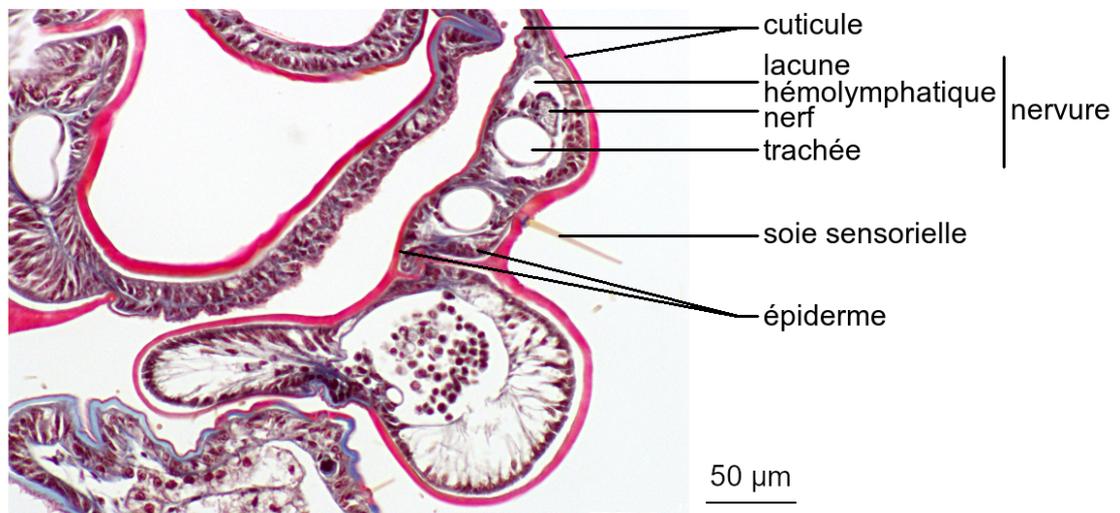
Ainsi, les ailes des Insectes sont diversifiées en nombre comme en structure.

Quelle est leur organisation tissulaire ?

Quelles sont leurs propriétés en relation avec cette structure ?

Les ailes des Insectes : des replis tégumentaires à la fois souples et rigides

Figure 4. Aile de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



En coupe transversale, l'aile de Grillon apparaît délimitée par un épithélium simple et cubique recouvert de cuticule, correspondant au tégument. Les deux feuillets sont quasiment accolés. Localement ils ménagent entre eux des espaces contenant de l'hémolymphe, liquide circulant des Insectes. Ils comportent également des structures circulaires creuses, bordées d'un épithélium fin surmonté d'une cuticule hérissée de reliefs. Elles correspondent à des trachées, tubes de l'appareil respiratoire acheminant l'air aux cellules. Des unités circulaires de petite taille et pleines leurs sont associées, il s'agit de nerfs. Hémolymphe, trachées et nerfs sont les constituants des nervures visibles en surface.

Finalement, les ailes des Insectes sont des replis tégumentaires, constitués d'épiderme recouvert de cuticule.

La cuticule est un dépôt dont l'épaisseur varie de 15 à 1000µm, constitué de trois couches principales :

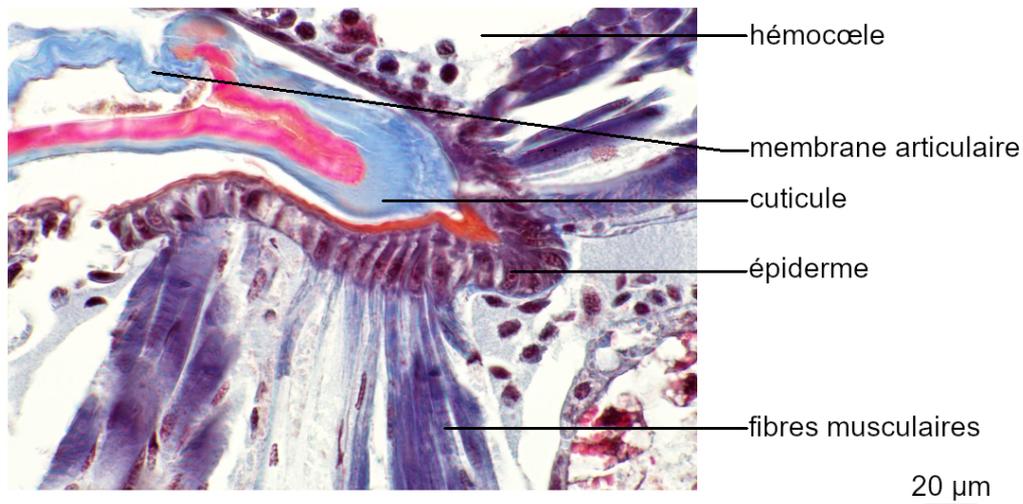
- une épicuticule externe, composée notamment de lipoprotéines et de cires ;
- une exocuticule moyenne, formée de chitine et de protéines, les sclérotines ;
- une endocuticule interne, comportant de la chitine et des protéines, les arthropodines.

La chitine est un polymère de N-acétylglucosamine, souple et formant des microfibrilles. Dans l'endocuticule, elles sont associées à des arthropodines et disposées parallèlement au sein de feuillets empilés. Les orientations des microfibrilles varient d'un feuillet à l'autre. Un tel agencement confère à la cuticule souplesse et résistance à la tension. Dans l'exocuticule, les arthropodines sont tannées et transformées en sclérotines organisées en réseau rigide, conférant rigidité et dureté à la cuticule.

Les nervures contribuent à la rigidité des ailes, en particulier en raison de la présence des trachées et de la mise sous pression de l'hémolymphe. Elles déterminent également les lignes de pliage des ailes au repos.

Les régions des ailes impliquées dans leur articulation avec le thorax sont par ailleurs particulièrement riches en résiline, protéine élastique, ayant la capacité à se déformer sous l'effet d'une force et à retrouver sa forme initiale lorsque la force n'est plus appliquée.

Figure 5. Membrane articulaire de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les membranes articulaires reliant les ailes et les pièces squelettiques sont constituées d'épiderme surmonté par une cuticule dépourvue d'exocuticule. En conséquence, elles demeurent souples.

Comment les ailes ainsi décrites participent-elles au vol ?

Les ailes des Insectes : des organes de sustentation et de propulsion

En relation avec leur position et leur organisation, les ailes des Insectes possèdent une face dorsale, une face ventrale ainsi qu'un bord d'attaque à l'avant et un bord de fuite à l'arrière. Lors du vol, elles battent d'avant en arrière et à chaque changement de sens effectuent une rotation, elles décrivent ainsi une sorte de 8. Les ailes en mouvement exercent sur l'air environnant une action provoquant une réaction formée d'une composante verticale, la portance, et d'une composante orientée vers l'avant, la propulsion.

Dans le cas des Oiseaux, les ailes possèdent de même des faces dorsale et ventrale, et des bords d'attaque et de fuite. Le bord d'attaque est élargi et le bord de fuite effilé. Un tel profil autorise un écoulement laminaire de l'air le long de l'aile. Le bord d'attaque sépare le flux d'air en un flux circulant sur la face dorsale de l'aile et un flux circulant sous sa face ventrale. La vitesse de l'air s'écoulant sur la face dorsale est supérieure à celle de l'air s'écoulant sur la face ventrale, en conséquence la pression sur la face dorsale est inférieure à la pression sur la face ventrale. La différence de pression ainsi générée est à l'origine d'une force orientée vers le haut, la portance.

L'angle d'attaque de l'aile des Insectes est généralement de 25° à 45° . Dans ces conditions, l'écoulement de l'air n'est pas laminaire mais turbulent et aucune portance n'étant générée, il y a décrochage. Le vol des Insectes ne peut donc être modélisé comme celui des Oiseaux. Il semble que les battements des ailes provoquent la formation de tourbillons au niveau de leur bord d'attaque, à l'origine de dépressions temporaires générant ponctuellement une portance précédant le décrochage. La fréquence de battement des ailes est telle que le décrochage dû à un battement d'ailes n'est pas achevé avant le battement suivant. Par ailleurs, des tourbillons sont générés à l'arrière de l'animal par les battements des ailes vers l'arrière. Ils sont à l'origine d'une portance s'exerçant sur les ailes lors de leurs battements vers l'avant. Il semblerait également que la portance résulte des rotations des ailes.

Dans le cas du Criquet les élytres, étroits et rigides, protègent au repos les ailes postérieures. Pendant le vol, ils contribuent à l'équilibre.

Ainsi, la sustentation est principalement due à la formation d'un vortex de bord d'attaque lors d'un battement d'ailes, générant une aspiration vers le haut, portance rapidement renouvelée par le battement suivant. Les battements d'ailes sont également à l'origine de la propulsion.

Les ailes exercent une force sur l'air environnant grâce à leurs mouvements.

Quelle est leur origine ?

Le vol des Insectes : une musculature à l'origine des forces

De manière générale, les mouvements des animaux impliquent des organes contractiles, les muscles. De forme allongée, les cellules qui les constituent contiennent des unités longitudinales appelées myofibrilles, dans lesquelles des protéines fibreuses sont présentes, disposées parallèlement à leur axe longitudinal. Schématiquement, le coulisement des protéines fibreuses les unes par rapport aux autres provoque le raccourcissement des myofibrilles, des cellules et des muscles, processus correspondant à la contraction.

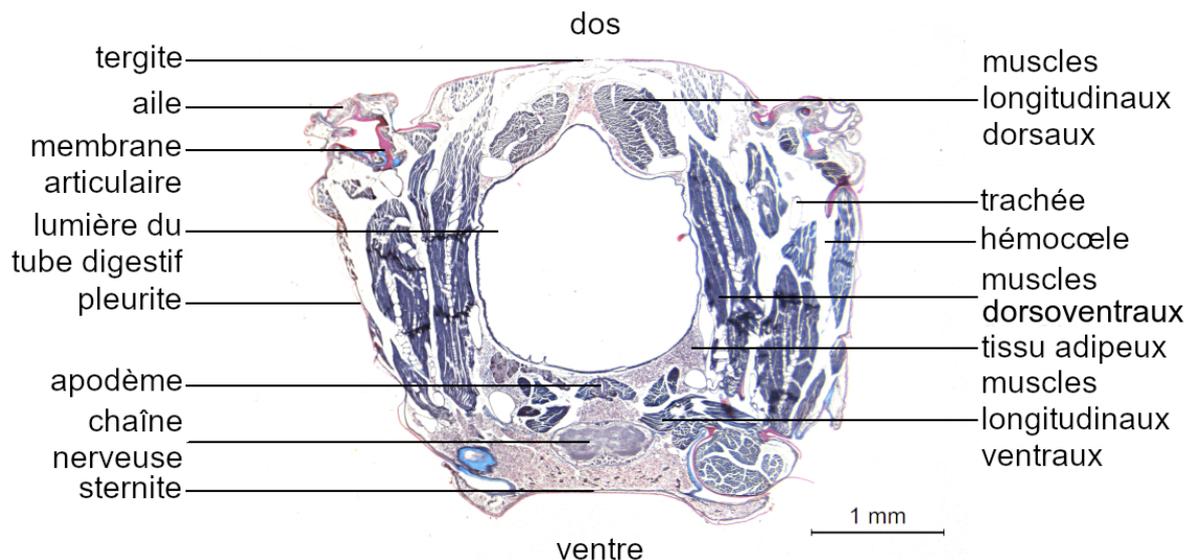
Quelles sont les relations entre muscles et ailes chez les Insectes ?

Les muscles du vol des Insectes : des organes thoraciques insérés sur la cuticule

Les muscles impliqués dans la mise en mouvement des ailes sont vraisemblablement localisés dans le thorax, tagme sur lequel les ailes sont insérées.

De même que le Criquet, le Grillon est un Insecte orthoptère chez qui les muscles thoraciques sont caractéristiques.

Figure 6. Anatomie du thorax de Grillon en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les segments mésothoracique et métathoracique du Grillon contiennent des muscles striés s'étendant de la région dorsale à la région ventrale, situés de part et d'autre du tube digestif, parallèlement aux

pleurites. Qualifiés de dorsoventraux ou de transverses, ils sont insérés soit sur les sclérites et les sternites, soit sur les tergites et le sternites.

Des muscles longitudinaux sont également présents, situés au-dessus du tube digestif et dits dorsaux ou en-dessous et dits ventraux.

De manière générale, les muscles sont insérés sur la face interne de pièces de cuticule reliées par une membrane articulaire. Leur contraction se traduit par un raccourcissement provoquant le déplacement des pièces de cuticule l'une par rapport à l'autre autour de la membrane articulaire. Les muscles exercent une force sur les pièces de cuticule, qui de par leur rigidité la transmettent à l'environnement. À l'inverse, le relâchement des muscles provoque leur allongement et le retour des pièces de cuticule à leurs positions originelles.

Figure 7. Apodème du thorax de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les fibres musculaires sont insérées sur l'épiderme au niveau de desmosomes. Ils sont en relation avec des microtubules traversant les cellules épidermiques et reliés à des hémidesmosomes associés à la face interne de la cuticule. Des fibres en partent et rejoignent la face interne de l'épicuticule.

Les fibres musculaires sont ainsi en continuité mécanique avec la face interne de l'épicuticule.

Localement, le tégument forme des invaginations appelées apodèmes, sur lesquels les muscles sont insérés de la même manière. Les muscles dorsaux longitudinaux sont ainsi insérés sur des apodèmes situés à l'avant et à l'arrière des segments mésothoracique et métathoracique.

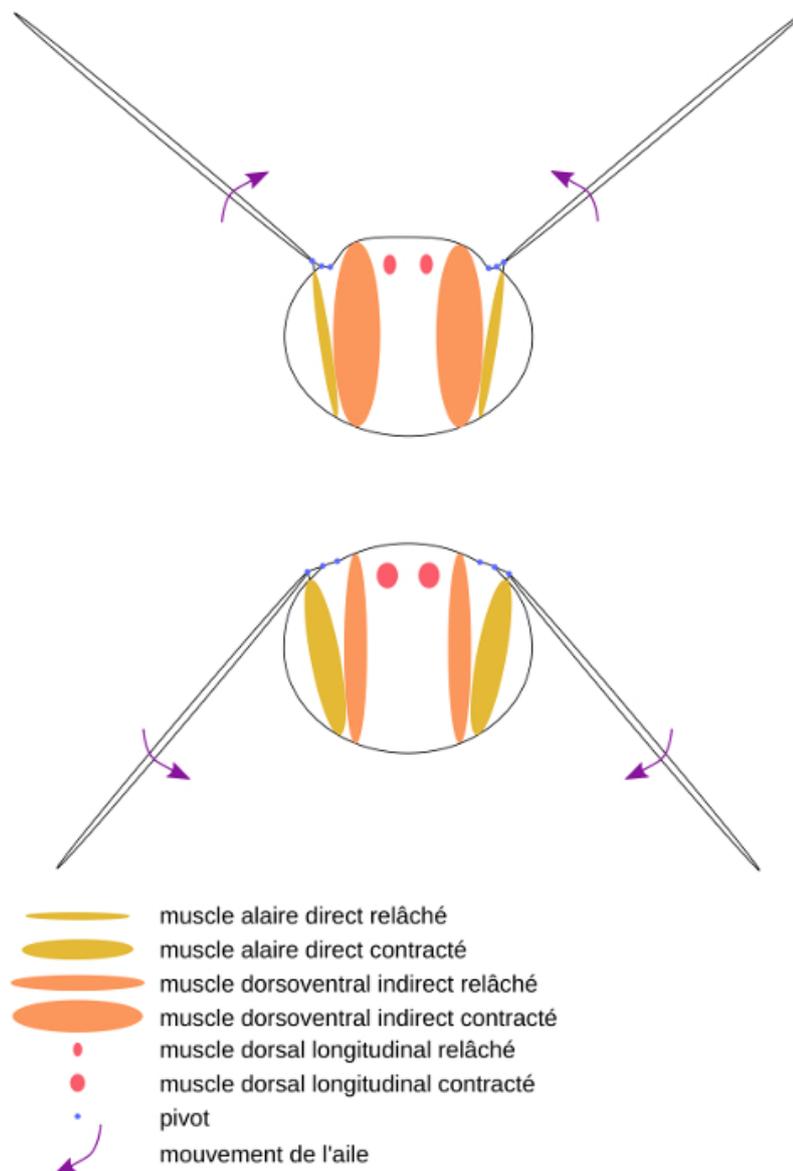
Comment les muscles prennent-ils part au vol ?

Les muscles du vol des Insectes : une action directe ou indirecte sur les ailes

Parmi les muscles thoraciques, certains sont insérés à la base des ailes au niveau des sclérites et d'autres sur les plaques cuticulaires du thorax.

Quels sont leurs rôles respectifs ?

Figure 8. Mécanisme du vol direct des Insectes (d'après Richard C. Brusca et Gary J. Brusca)



Les muscles dorsoventraux insérés sur les sclérites alaires d'une part et sur le sternite d'autre part sont qualifiés de directs. Les muscles dorsoventraux reliés aux tergites et aux sternites sont dit indirects.

Lorsque les muscles dorsoventraux sont contractés et les muscles directs relâchés, une traction est exercée sur le tergite et les ailes sont relevées.

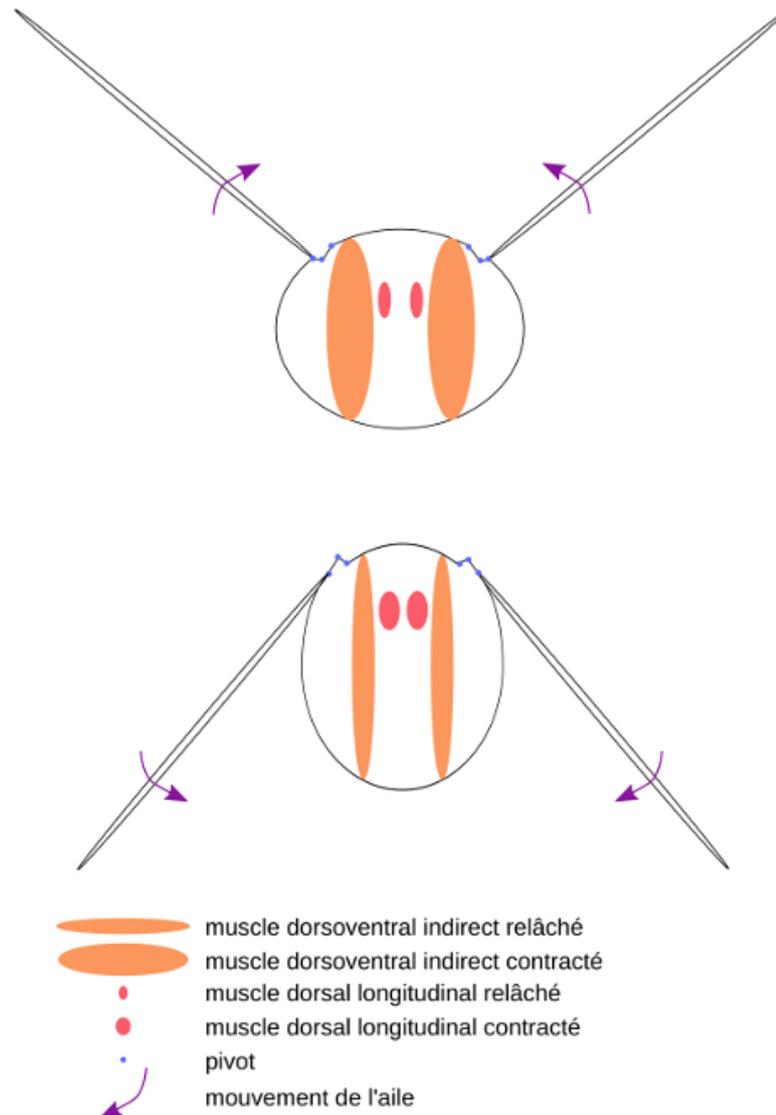
Inversement, lorsque les muscles dorsoventraux sont relâchés et les muscles directs contractés, un relèvement du thorax intervient ainsi que l'abaissement des ailes.

Les ailes pivotent autour d'expansions du pleurite.

Ainsi les muscles dorsoventraux directs, en coordination avec les muscles dorsoventraux indirects, sont parfois les moteurs principaux des mouvements des ailes. Le vol est alors qualifié de direct. Il est rencontré dans quelques groupes d'Insectes comme les Odonates représentés notamment par les Libellules.

Les muscles directs sont également impliqués dans la détermination de l'inclinaison de la surface des ailes ainsi que leur ouverture et leur fermeture.

Figure 9. Mécanisme du vol indirect des Insectes (d'après Richard C. Brusca et Gary J. Brusca)



À l'instar des muscles dorsoventraux indirects, les muscles dorsaux longitudinaux reliés aux apodèmes antérieurs et postérieurs sont dits indirects.

La contraction des muscles dorsoventraux indirects provoque un abaissement du tergite du segment thoracique et le relèvement des ailes. Elle est accompagnée d'un relâchement des muscles dorsaux longitudinaux.

La contraction des muscles dorsaux longitudinaux est responsable d'un raccourcissement du segment thoracique arquant le tergite et provoquant l'abaissement des ailes. Concomitamment les muscles dorsoventraux indirects sont relâchés.

Ainsi les mouvements des ailes sont principalement dus aux actions coordonnées de muscles indirects antagonistes, les muscles dorsoventraux et dorsaux longitudinaux. Elles sont à l'origine de déformations rapides du mésothorax et du métathorax.

Le vol est dans ce cas dit indirect.

Les muscles du vol des Insectes : un rythme synchrone ou asynchrone

La fréquence des battements des ailes des Orthoptères comme le Criquet, des Odonates comme la Libellule, des Lépidoptères diurnes comme le Souffré ou encore des Coléoptères comme le Hanneton est relativement faible, variant entre 10 et 50 battements par minute. En revanche, elle atteint des valeurs comprises entre 200 et 1000 battements par minute chez les Diptères comme la Mouche et les Hyménoptères comme l'Abeille. La fréquence des battements d'ailes varie donc considérablement, posant le problème du contrôle de l'activité des muscles qui en sont responsables.

De manière générale, les contractions des muscles sont contrôlées par le système nerveux. Les neurones forment avec les cellules musculaires des synapses au niveau desquelles les influx nerveux sont convertis en stimulations des cellules musculaires, provoquant leurs contractions. Dans le cas d'une faible fréquence de battements d'ailes, chaque contraction musculaire fait suite à un influx nerveux. Il existe une synchronisation entre les deux processus, les muscles sont qualifiés de synchrones.

En revanche dans le cas d'une fréquence de battements d'ailes élevée, le délai entre deux battements est inférieur à celui séparant deux stimulations nerveuses et les réponses musculaires en découlant. Les contractions des muscles sont désynchronisées des influx nerveux, les muscles sont dits asynchrones. Comment leurs contractions sont-elles provoquées ?

Les muscles asynchrones sont représentés par les muscles indirects. Ils ont la particularité de se contracter en réponse à un étirement.

Lorsque les muscles dorsoventraux se contractent, ils provoquent un aplatissement du segment thoracique qui les contient. Leur relâchement est responsable d'un retour brutal du thorax à sa forme initiale suivi d'un rebond, en raison de l'élasticité de la cuticule. Les muscles dorsaux longitudinaux sont alors étirés et en réponse se contractent. Ils provoquent un raccourcissement du segment thoracique qui les contient. Leur relâchement est à l'origine d'un retour brutal du thorax à sa forme initiale et d'un rebond élastique provoquant l'étirement des muscles dorsoventraux. L'ensemble muscles-cuticule constitue ainsi un dispositif oscillant. Dans le cas des muscles asynchrones, les stimulations nerveuses initient les battements des ailes et lorsque la fréquence atteinte est suffisante les oscillations prennent le relais. Les stimulations nerveuses contribuent ensuite à leur maintien.

L'élasticité de la cuticule est due à la présence de résiline. Élastique, cette protéine a la capacité de se déformer en accumulant de l'énergie et de reprendre sa forme d'origine en restituant l'énergie accumulée. Elle est ainsi responsable du rebond observé lors du retour brutal du thorax à sa forme initiale.

Finalement, les muscles sont de manière générale les moteurs du vol du fait de leurs contractions et leurs relâchements. Les modalités selon lesquelles ils interviennent sont cependant diverses, qu'il s'agisse des pièces de cuticule sur lesquelles ils agissent ou du déclenchement de leurs contractions.

L'activité musculaire requiert de l'énergie, issue du métabolisme respiratoire consommant notamment des glucides, des lipides et du dioxygène.

Par ailleurs, le vol implique une perception de l'environnement et de la position du corps, une intégration des informations et l'élaboration de réponses.

Le vol est une fonction intégrée, impliquant le fonctionnement coordonné de divers organes.

Le vol des Insectes : un mode de locomotion intégré

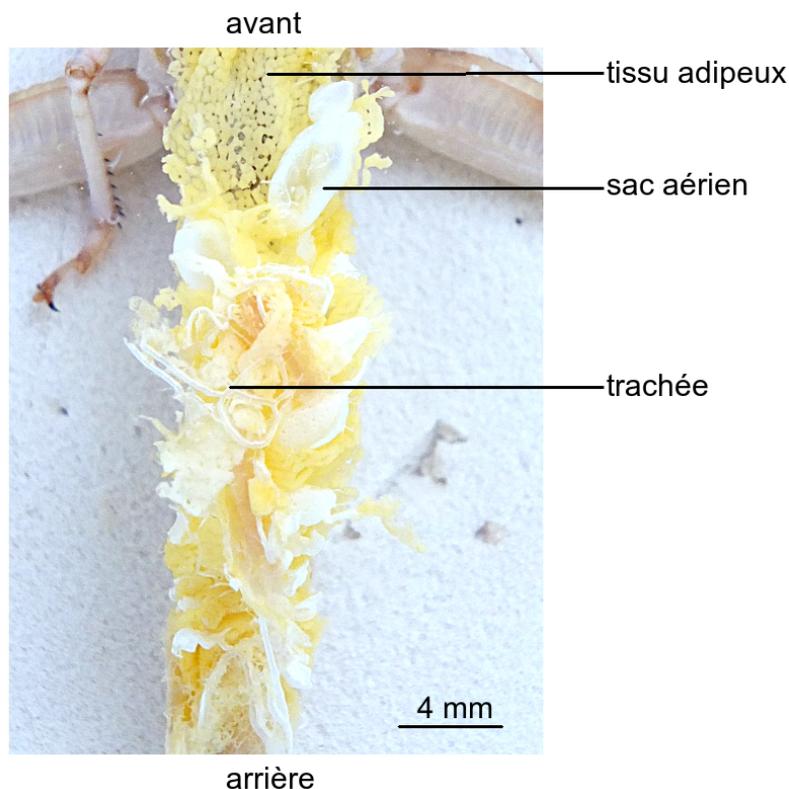
Les Insectes, et plus généralement les animaux, puisent dans leur environnement les molécules indispensables à leur métabolisme, molécules organiques et dioxygène notamment, et y rejettent les déchets qu'il produit, dioxyde de carbone et molécules azotées en particulier. Les échanges de matière et d'énergie sont réalisés par des dispositifs anatomiques spécialisés. L'appareil digestif assure la fonction d'alimentation procurant les molécules organiques, l'appareil respiratoire réalise les échanges de gaz respiratoires, absorption de dioxygène et rejet de dioxyde de carbone, et l'appareil excréteur évacue les déchets azotés. Les fonctions d'alimentation, d'échange des gaz respiratoires et d'excrétion constituent les fonctions de nutrition.

Le vol des Insectes : une intégration avec les fonctions de nutrition

Les molécules d'origine alimentaire sont distribuées dans l'organisme par l'hémolymphe déversée dans la cavité générale, l'hémocœle. Les cellules musculaires y puisent les glucides et lipides qu'elles dégradent par respiration et d'où elles extraient l'énergie.

Le dioxygène est pris en charge et distribué par l'appareil respiratoire, qui draine également le dioxyde de carbone.

Figure 10. Anatomie de l'appareil respiratoire du Criquet en vue dorsale

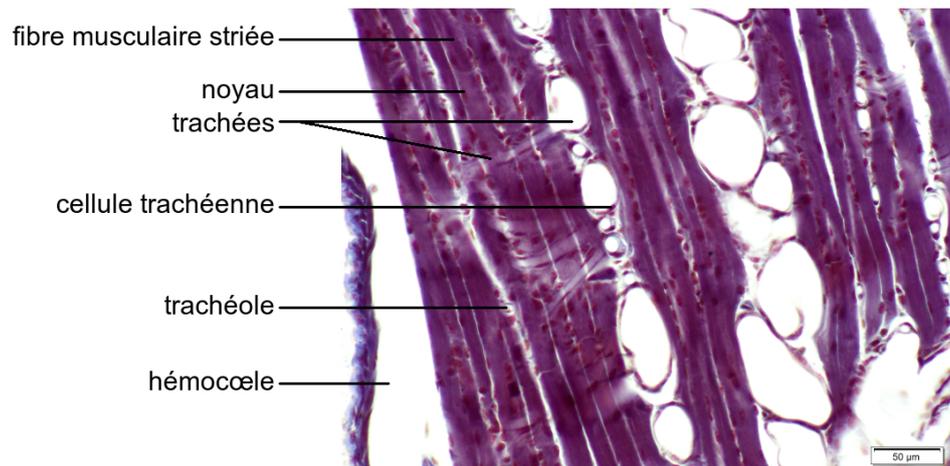


L'appareil respiratoire du Criquet, et plus généralement des Insectes, est formé de tubes ramifiés dans l'organisme, les trachées. Elles sont en relation avec l'air environnant grâce à des orifices, les stigmates. Localement elles portent des renflements appelés sacs aériens.

L'appareil respiratoire trachéen est issu d'une invagination de l'ectoderme et sa lumière est bordée d'une fine cuticule. Il contient de l'air, dont le dioxygène est renouvelé lorsque les stigmates sont ouverts. Des mouvements des muscles abdominaux y contribuent parfois.

Les sacs aériens remplis d'air permettent de diminuer la densité de l'organisme, favorisant ainsi la sustentation.

Figure 11. Muscle dorsoventral de thorax de Grillon en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Les ultimes ramifications des trachées, les trachéoles, sont situées dans les organes et courent à proximité des cellules. Elles apportent le dioxygène qui diffuse directement vers les cellules consommatrices.

Les déchets du métabolisme sont pour leur part pris en charge par l'hémolymphe puis traités par les tubes de Malpighi, organes excréteurs.

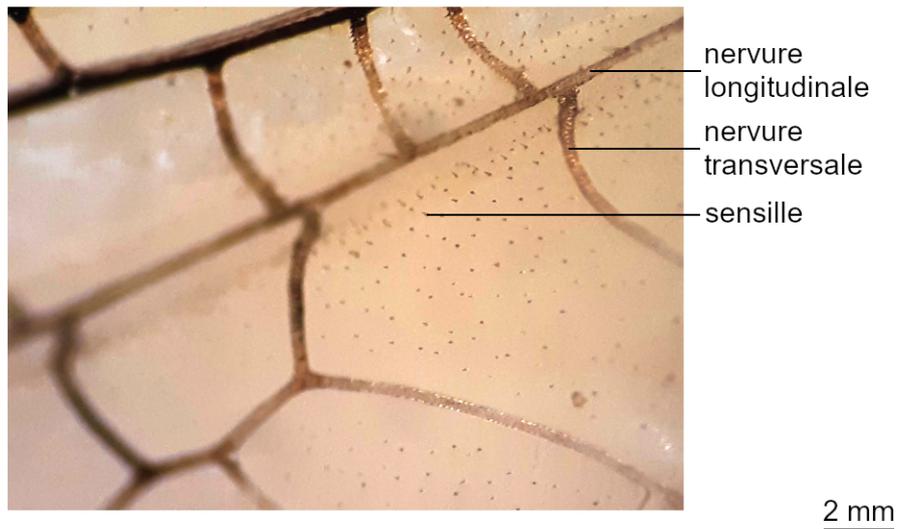
Ainsi, le vol mobilise les appareils digestif, respiratoire et excréteur, approvisionnant la musculature en nutriments, énergie et dioxygène, et prenant en charge les déchets produits.

Les paramètres du vol comme l'orientation et la position des ailes sont par ailleurs déterminés en fonction d'informations provenant de l'environnement et des acteurs du vol.

Le vol des Insectes : une intégration avec les fonctions de relation

La réception d'informations provenant de l'environnement ou de l'organisme, leur traitement, leur intégration et l'élaboration de réponses ont pour support anatomique le système nerveux. Ils relèvent des fonctions de relation.

Figure 12. Sensille d'aile de Criquet en vue dorsale



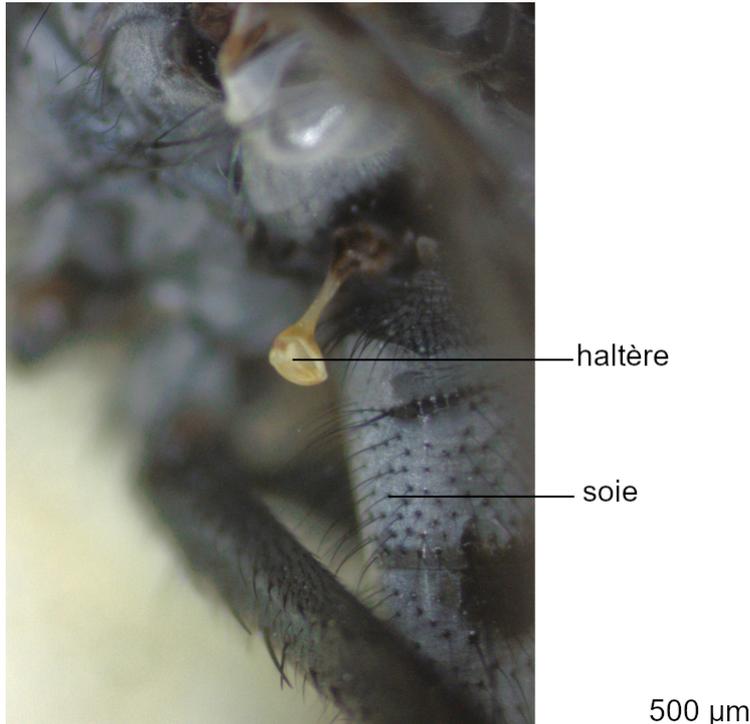
La surface de l'aile du Criquet comme des autres Insectes apparaît hérissée de petites excroissances coniques. Elles correspondent à des sensilles, structures réceptrices superficielles.

En l'occurrence, les sensilles des ailes se présentent comme des expansions de cuticule, les soies, dont la base est associée à un groupe de cellules épidermiques et une cellule nerveuse. Lorsque la soie est déplacée en raison d'une action mécanique, la cellule nerveuse produit un influx nerveux. Les soies sont des mécanorécepteurs sensibles au déplacement de l'air, en particulier au vent.

De telles sensilles sont également distribuées sur la tête et le thorax. Elles renseignent l'organisme sur sa vitesse, sa direction et sa position pendant le vol. Les informations qu'elles apportent sont traitées par le système nerveux.

Figure 13. Haltère de Mouche en vue latérale

avant



arrière

Les ailes métathoraciques des Mouches et des autres Diptères sont transformées en haltères ou balanciers, constituées d'une tige portant à son extrémité une sphère. Elles se comportent comme des gyroscopes : leur axe conserve la même direction malgré les changements de direction de l'organisme. Des sensilles mécanoréceptrices en forme de cupules détectent les forces exercées sur les haltères et renseignent l'organisme sur sa direction.

Ainsi de multiples sensilles mécanoréceptrices, distribuées sur les ailes comme sur les segments corporels, apportent des informations relatives aux paramètres du vol, comme la vitesse, l'intensité et la direction du vent, la déformation de la cuticule.

Par ailleurs, les informations visuelles donnent accès à la position du corps par rapport à l'horizon mais également à l'altitude et à la vitesse parfois.

Le traitement des informations est réalisé par le système nerveux, localement pour des réactions rapides et par les centres nerveux pour des réactions intégrées avec un délai plus important.

La cible du vol est quant à elle fréquemment indentifiée par des récepteurs visuels ou des chimiorécepteurs, sous forme d'image ou d'odeur.

Conclusion

Le vol des Insectes, à l'instar de tout déplacement animal, implique une action sur le milieu qui en retour exerce une réaction responsable de la propulsion.

L'action est appliquée par les ailes portées par le thorax, expansions tégumentaires recouvertes de cuticule constituant l'exosquelette rigide. Elles sont mises en mouvement par les muscles thoraciques, qui développent les forces transmises au milieu par les ailes. Les battements des ailes assurent à la fois la portance, responsable du maintien en suspension, et la propulsion, à l'origine de la progression. La dépense énergétique élevée liée à l'activité musculaire est couverte grâce aux appareils digestif, circulatoire et respiratoire.

Le vol est un déplacement dans un espace tridimensionnel. Il est rendu possible par la perception de nombreuses informations relatives à la position verticale et horizontale de l'organisme, à la vitesse et à la pression, et à leur intégration. Elles autorisent un contrôle précis de l'orientation des ailes et de la trajectoire.

La capacité de voler a contribué au succès évolutif des Insectes, facilitant la dispersion et la colonisation de nouveaux milieux, la recherche de nourriture ou de partenaires, la fuite face à des prédateurs par exemple.

L'étude du vol chez les Insectes a inspiré de nombreux spécialistes du biomimétisme. Ainsi l'Institut de Wyss à Harvard a développé un insecte robotique intelligent nommé RoboBee, inspiré des Abeilles, pouvant interagir avec son environnement à la fois aérien et aquatique. Le vol de microdrone utilise le battement d'ailes au lieu de la rotation d'hélices, grâce à des muscles artificiels qui se contractent sous l'action d'un courant électrique. L'énergie est fournie par électrolyse de l'eau, réalisée grâce à des électrodes placées sur les pattes. Un tel appareil est susceptible d'être utilisé pour des missions de reconnaissance et de sauvetage voire pour la pollinisation des plantes.

Bibliographie et sitographie

Livres

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

Articles revoir la forme numéros pages etc.

Michael Dickinson, Fritz-Olaf Lehmann, et Sanjay Sane. *Wing rotation and the aerodynamic basis of insect flight*. *Science*. 1999. 284. 5422. 1954-1960. [1095-9203]

Christian Ellington. *The aerodynamics of hovering Insect flight*. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B, Biological sciences*. 1984. 305. 1122. [0962-8436]

Sites internet

Armand De Ricqlès. *Le vol animal. Le vol des insectes*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. [consulté le 21 février 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/vol-animal/4-le-vol-des-insectes/> .

Benoît Gilles. *Le vol chez les insectes (2) - Aérodynamique, musculature et système de contrôle de l'aile*. In *Office pour les Insectes et leur environnement [en ligne]*. *Insectes*. 2015. 178. 27-31. [0994-3544]INRA. 2015 [consulté le 21 février 2019]. Disponible sur : <http://www7.inra.fr/opie-insectes/pdf/i178-gilles.pdf> .

Benoît Gilles. *Récepteurs sensoriels chez les insectes : les mécanorécepteurs*. In *Passion entomologie, magazine en ligne spécialisé [en ligne]*. Benoît Gilles. 2015 [consulté 29 mars 2019]. Disponible sur : <http://passion-entomologie.fr/mecanorecepteurs-cuticulaires-insectes/> .

Guillaume. *Licence 3. Biologie animale. Chapitre 5-2 : Locomotion des arthropodes* In *Biodeug [en ligne]*. Biodeug . 2012 [consulté le 12 mars 2019]. Disponible sur : <http://www.biodeug.com/licence-3-biologie-animale-chapitre-5-2-locomotion-des-arthropodes> .

Vivre fixé à partir de l'exemple des Eumollusques

Cassandra Batin

<cassandra.batin@etu.univ-st-etienne.fr>

Antoine Chapelon

<antoine.chapelon@etu.univ-st-etienne.fr>

Sylvain Maia <sylvain.maia@etu.univ-st-etienne.fr>

Manon Quiblier

<manon.quiblier2@etu.univ-st-etienne.fr >

Introduction

Les animaux sont des êtres vivants eucaryotes pluricellulaires, hétérotrophes et généralement mobiles. Divers par leurs formes, leurs milieux et leurs modes de vie, ils sont classés en groupes dont les membres partagent des caractères communs, excluant les animaux qui en sont dépourvus.

Parmi les groupes animaux figure celui des Eumollusques incluant des espèces comme l'Escargot et la Patelle, la Moule et l'Huître, la Seiche et le Chiton. Ses représentants sont caractérisés par un corps formé :

- d'une tête antérieure portant la bouche en position ventrale, associée à un ruban hérissé de dents, la radula ;
- d'une masse viscérale dorsale contenant la plupart des viscères ;
- d'un pied ventral, organe locomoteur ;
- d'un manteau, repli du tégument, délimitant une cavité en continuité avec le milieu extérieur, la cavité palléale, dans laquelle sont situées les branchies, organes respiratoires, et où s'ouvrent les orifices excréteur, génital et anal ;
- d'une coquille sécrétée par le manteau.

Le terme Eumollusques est une référence au corps mou de ses représentants. Plusieurs sous-groupes sont distingués selon la forme du pied et de la coquille notamment. Ainsi, l'Escargot et la Patelle appartiennent au sous-groupe des Gastéropodes possédant un pied formant une sole de reptation et une coquille spiralée. La Moule et l'Huître sont des représentants du sous-groupe des Bivaves, ou Lamellibranches, dont le pied a une forme de hache et la coquille est constituée de deux valves. La Seiche est un membre du sous-groupe des Céphalopodes, dont le pied est transformé en bras insérés sur la tête et la coquille réduite voire absente. Le Chiton quant à lui appartient au sous-groupe des Polyplacophores et possède un pied en forme de sole de reptation et une coquille constituée de plaques articulées au nombre de sept à huit.

Figure 1. Moules et Patelles sur l'estran rocheux à marée basse



Les Eumollusques occupent les milieux aquatiques, marin et d'eau douce, et aérien. Leurs modes de vie sont divers. En milieu aquatique par exemple, certaines espèces vivent au contact du fond et sont dites benthiques, d'autres évoluent en pleine eau et sont qualifiées de pélagiques. Si la plupart des Eumollusques sont mobiles, quelques formes comme la Moule et la Patelle sont sédentaires et vivent généralement accrochées à un substrat en l'occurrence un rocher. Elles mènent une vie fixée.

La vie des organismes animaux implique des échanges de matière et d'énergie avec le milieu extérieur, consistant en un prélèvement d'aliments et de dioxygène et un rejet de dioxyde de carbone et de déchets métaboliques. Ils couvrent les besoins matériels liés à la synthèse et au renouvellement des molécules de l'organisme, et énergétiques liés à son fonctionnement. Ils constituent les fonctions de nutrition. Elle comporte également des interactions avec le milieu et les autres organismes, ainsi qu'au sein de l'organisme, groupées en fonctions de relation. Enfin, elle se traduit par la production d'une descendance, fonction de reproduction.

Comment les Eumollusques sédentaires sont-ils fixés à leur substrat ?

La plupart des fonctions vitales des animaux sont réalisées par le biais de déplacements.

Quelles sont les conséquences de la vie fixée sur les fonctions de nutrition, de relation et de reproduction ?

Vivre fixé : posséder un dispositif de liaison avec le substrat

Les Eumollusques menant une vie fixée sont pour la plupart des représentants des groupes des Bivalves et des Gastéropodes. Les exemples de la Moule, de l'Huître et de la Patelle sont représentatifs des diverses modalités de fixation sur le substrat.

Le byssus : des filaments résistants et élastiques terminés par un disque adhésif

Figure 2. Byssus de Moule



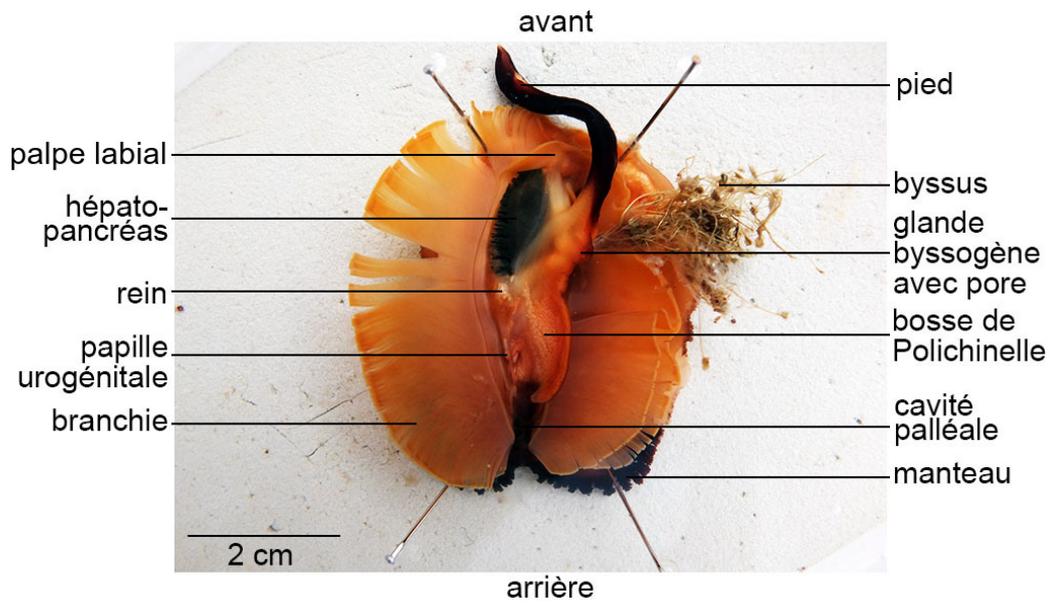
La Moule (*Mytilus edulis*) vit fixée sur les rochers dans la zone intertidale, soumise aux marées. Elle y adhère par un ensemble de filaments rigides mais élastiques, portant à leur extrémité libre un disque adhésif. Il émerge entre les deux valves de la coquille sur la face ventrale de l'animal et porte le nom de byssus (du grec *bussos*, « lin fin »).

Le byssus est formé de 50 à 100 filaments entourés d'une cuticule protéique, rigide mais extensible. Chaque filament est composé de fibres de collagène, associées à de l'élastine dans sa région proximale, proche du corps, et reliées par des ponts transversaux dans sa région distale, proche du disque adhésif. En conséquence, la région proximale des filaments est élastique et la région distale rigide et peu déformable. Les filaments du byssus amortissent ainsi la force des vagues et assurent un ancrage solide sur le substrat. Ils sont en outre protégés de l'abrasion par la cuticule les enveloppant.

Le disque adhésif est quant à lui composé de protéines agencées en réseau du fait de liaisons intermoléculaires. Une telle organisation augmente l'adhérence mais surtout la résistance.

Quelle est l'origine du byssus ?

Figure 3. Anatomie de la Moule en vue ventrale

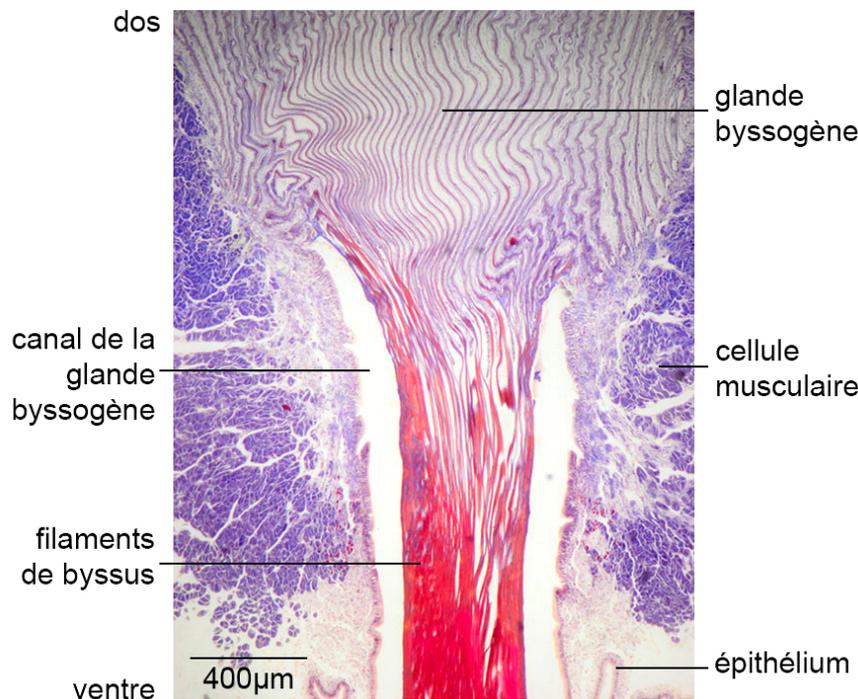


Ventralement, les deux valves de la coquille sont libres. Le manteau de la Moule est formé de deux lobes soudés dorsalement et libres ventralement. Chacun court sur la face interne d'une des valves de la coquille et ensemble ils délimitent la cavité palléale.

La cavité palléale abrite deux paires de branchies lamelleuses latérales. La région ventrale de la masse viscérale présente de l'avant vers l'arrière la bouche entourée de quatre palpes labiaux, le pied portant à sa base un renflement muni d'un orifice d'où émergent les filaments du byssus et une bosse dite de Polichinelle abritant les gonades.

Les filaments du byssus sont donc en relation avec un renflement situé à la base du pied, ouvert sur la cavité palléale par un orifice. Il s'agit de la glande byssogène.

Figure 4. Glande byssogène de Moule en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



La glande byssogène est constituée d'unités sécrétrices tubuleuses formées par les replis d'un épithélium sécréteur, soutenus par du tissu conjonctif fibreux. Simple et prismatique, il est formé de cellules sécrétrices séreuses et ciliées. Les produits synthétisés, protéines et mucopolysaccharides, sont déversés dans la lumière des unités sécrétrices où elles forment des filaments acheminés vers le canal de la glande grâce aux battements de la ciliature des cellules sécrétrices. Ils constituent la racine du byssus.

Le sillon du pied est bordé trois types de glandes produisant le collagène du cœur des filaments du byssus, les composés phénoliques impliqués dans la formation du disque adhésif, et les constituants de la cuticule. Elles libèrent leurs sécrétions dans le sillon sous forme de solution visqueuse. Le pied assure leur modelage en filaments, reliés à la racine du byssus par du collagène, ainsi que leur positionnement et leur fixation. L'extrémité du pied est posée à la surface du substrat puis sa région centrale est soulevée, ce qui provoque la formation d'une cavité et génère une dépression à l'origine d'une adhérence temporaire. Des protéines, désignées par l'acronyme mfp (*mussel foot protein*), sont alors déversées dans la cavité et adsorbées sur le substrat. Parmi elles, les mpf-3 et mpf-5 sont riches en tyrosine, acide aminé oxydé en dihydroxyphénylalanine (DOPA) par une enzyme, la tyrosine oxydase. La DOPA permet l'adhérence au substrat mais en présence de dioxygène, elle subit une transformation en DOPAquinone. La DOPAquinone contribue à la formation d'un réseau protéique, responsable de la cohésion des molécules dans le disque adhésif mais ne possède pas de propriété adhésive. La protéine mpf-6, riche en groupements thiols, a une fonction antioxydante et limite la formation de DOPAquinone. Ainsi un compromis entre adhérence et solidité du disque est établi. Une fois le disque adhésif assemblé et consolidé, l'extrémité du pied est retirée et la cuticule déposée.

La fixation de la Moule implique donc des protéines adhésives, contenant de la DOPA, organisées en réseau, et formant un disque dont la surface en contact avec le substrat est relativement importante. Le disque est relié au corps par l'intermédiaires de filaments de collagène à la fois rigides et élastiques, protégés par une cuticule, en continuité avec une racine fibreuse.

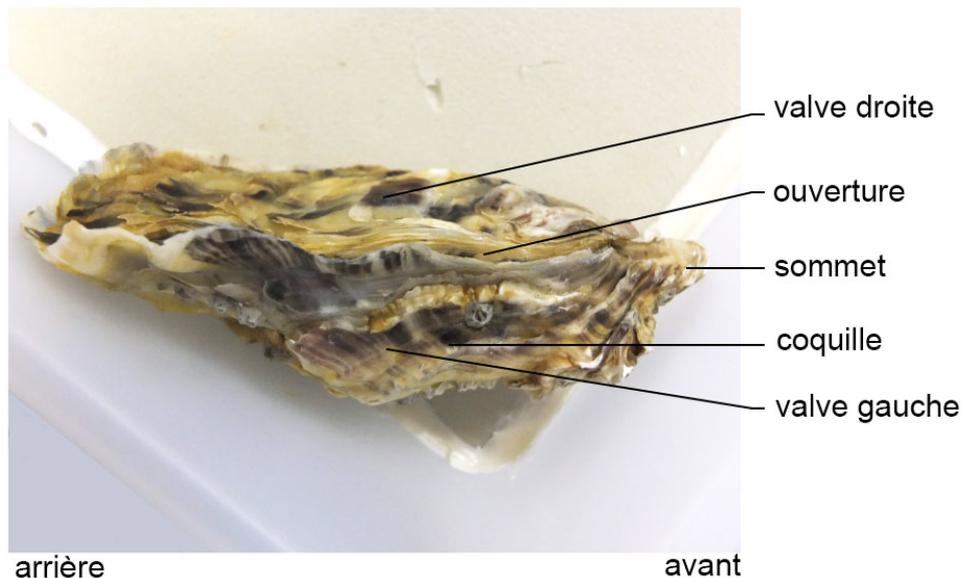
Pour autant, la fixation de la Moule n'est pas définitive : elle est capable de rompre son ancrage, de se déplacer et de se fixer à nouveau.

D'autres Bivalves comme l'Huître semblent posés sur le substrat mais y sont également solidement fixés.

Comment la fixation est-elle réalisée dans ce cas ?

La coquille : une valve cimentée au substrat

Figure 5. Huître en vue latérale



De même que la Moule, l'Huître creuse (*Crassostrea gigas*) possède une coquille formée de deux valves. Elle en diffère par le fait que la valve gauche est convexe et la valve droite plate. Elle est en conséquence qualifiée d'inéquivalve.

L'Huître vit fixée au substrat rocheux par la valve gauche, un ciment assurant l'adhérence.

Au moment de la fixation, des glandes localisées dans le pied libèrent un mélange de mucopolysaccharides et de protéines riches en acides aminés aromatiques, subissant un tannage quinonique. Il durcit et forme un complexe fibreux soudant la valve gauche au substrat. Des glandes du manteau prennent ensuite le relais, sécrétant de même des produits durcissant et adoptant une consistance fibreuse.

Après la fixation, des cristaux de carbonate de calcium et de magnésium se forment dans le ciment, les constituants organiques fournissant une surface de nucléation. Les substances minérales proviennent vraisemblablement de l'eau de mer présente dans les interstices existant entre la valve gauche et le substrat.

À la différence de la Moule, l'Huître est fixée par toute la surface d'une des valves de sa coquille, et adhère au substrat par un ciment organique fibreux imprégné de cristaux de nature minérale.

La fixation est dans ce cas définitive.

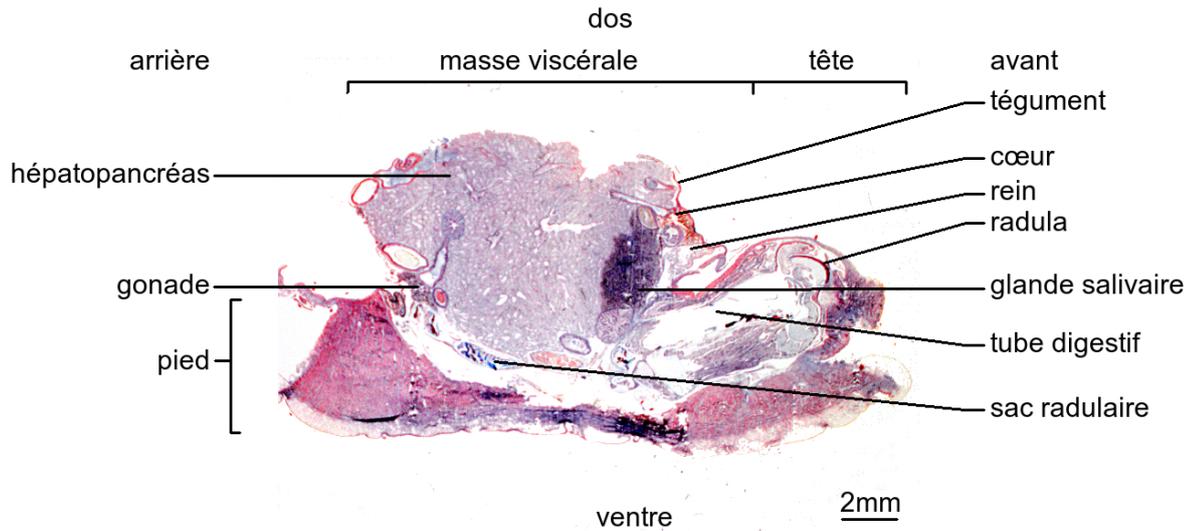
Outre les Bivalves, quelques Gastéropodes mènent une vie fixée.

Quel est leur mode de fixation ?

Le pied : une ventouse impliquant une succion

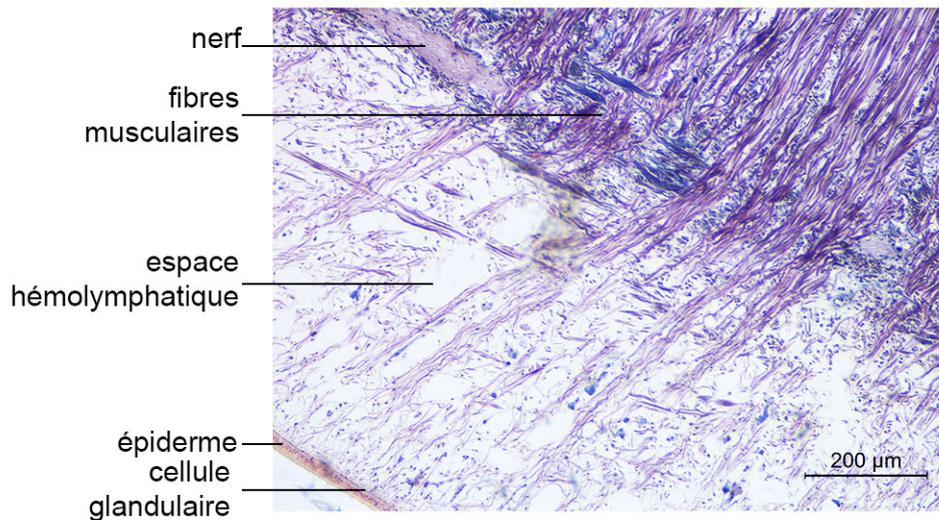
La Patelle (*Patella vulgata*) est un Gastéropode fréquemment fixé dans la zone intertidale. Seule sa coquille est alors visible.

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



Le corps de la Patelle, protégé par une coquille conique, est formé d'une tête antérieure, d'un pied ventral et d'une masse viscérale dorsale.

Figure 7. Pied de Patelle en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



Le pied de la Patelle forme une sole de reptation. Il est bordé d'un épithélium simple et cilié, associé à des cellules glandulaires. Il est formé de tissu conjonctif fibreux parcouru par des muscles transversaux et longitudinaux denses. Les lacunes du tissu conjonctif contiennent de l'hémolymphe, liquide circulant de l'organisme.

Le pied est au contact du substrat sur toute sa surface. Lorsqu'il est soulevé en son centre, du fait de la contraction de la musculature, une cavité est formée entre le substrat et la périphérie du pied, dans laquelle la pression est inférieure à la pression du milieu environnant. En conséquence, une force d'attache est générée, pouvant atteindre $100000 \text{ Newtons.m}^{-2}$. La pression atmosphérique étant de 10^5 Pascals ou $100000 \text{ Newtons/m}^2$, avec une pression sous le pied de la Patelle de 0 Pascal , la force générée est de $100000 \text{ Newtons.m}^{-2}$.

La Patelle réalise donc sa fixation par succion et effet ventouse.

Cependant, si ce mécanisme assure la fixation durant les premières heures, il est suppléé ensuite par le dépôt d'une solution adhésive sécrétée par le pied. Il pourrait s'agir de mucus associé à des molécules adhésives ou de tannage. Elle joue le rôle de joint, et contribue à l'attachement de la périphérie du pied au substrat notamment s'il est irrégulier, par adhérence capillaire. Elle présente vraisemblablement une viscosité variable en fonction des contraintes exercées, permettant une augmentation de l'adhérence en cas de traction.

Ainsi, la Patelle est fixée par effet ventouse et par une solution adhésive, les deux processus se succédant ou coexistant. Sa fixation n'est pas définitive, elle se détache et se déplace régulièrement.

Finalement, les modalités de fixation des Eumollusques sur un substrat solide sont variées. La fixation peut être permanente, quasi-permanente ou temporaire. Deux catégories de processus sont impliqués : la sécrétion de substances adhésives de nature protéique et mucopolysaccharidique, secondairement minéralisées le cas échéant, et la succion avec effet ventouse. Elles peuvent coexister et prendre des formes diverses.

En absence de déplacement, comment les Eumollusques fixés réalisent-ils les fonctions de nutrition et de relation ?

Vivre fixé : une adaptation des fonctions végétatives

Les fonctions de nutrition, alimentation, échanges gazeux respiratoires et excrétion, constituent avec les fonctions de relation les fonctions végétatives, par opposition aux fonctions de reproduction.

Réaliser ses échanges de gaz respiratoires et s'alimenter

Figure 8. Battements ciliaires de la branchie de Moule



Écouter/Voir la vidéo au format .mp4 [media/videos/24_video_01.mp4] au format .webm [media/videos/24_video_01.webm]

L'appareil respiratoire de la Moule, comme de l'Huître, est représenté par des branchies situées de part et d'autre de la masse viscérale, dans la cavité palléale. Elles sont formées de deux lames, constituée chacune de filaments successifs solidarisés par des jonctions tissulaires et ciliaires. Chaque filament est replié sur lui-même : il est inséré dorsalement, se déploie en direction de la région ventrale puis forme un pli et chemine en direction de la région dorsale. L'ensemble des filaments s'étendant du dos au ventre forme un feuillet direct, et l'ensemble des filaments s'étendant du ventre au dos forme un feuillet réfléchi.

Les filaments sont délimités par un épithélium simple dont plusieurs cellules sont ciliées et quelques-unes sécrétrices de mucus. Les battements ciliaires mettent en mouvement l'eau de la cavité palléale et sont à l'origine d'un courant d'eau qui la parcourt. L'eau entre dans la cavité palléale par la face ventrale, traverse les lames branchiales puis est évacuée par la face dorsale, dans la région postérieure. La cavité palléale est ainsi divisée en une chambre inhalante ventrale et une chambre exhalante dorsale, séparées par les branchies.

Le cœur des filaments est occupé par une lacune dans laquelle circule l'hémolymphe.

La pression partielle du dioxygène dans l'eau entrant dans la cavité palléale est supérieure à celle de l'hémolymphe, et inversement pour le dioxyde de carbone. En conséquence, le dioxygène diffuse de l'eau vers l'hémolymphe et le dioxyde de carbone de l'hémolymphe à l'eau.

Les branchies sont donc le siège des échanges de gaz respiratoires entre le milieu et l'hémolymphe, le renouvellement du milieu étant assuré par des mouvements ciliaires.

La Patelle possède également un appareil respiratoire branchial, constitué de branchies localisées dans un sillon entourant le pied. Elles sont bordées par un épithélium simple et cilié et contiennent des lacunes dans lesquelles l'hémolymphe circule. L'eau du milieu, mise en mouvement par la ciliature, pénètre dans le sillon par la région antérieure gauche et est majoritairement orientée vers la région droite. Elle circule ensuite de l'avant vers l'arrière avant de sortir du sillon. En raison des différences de pressions partielles des gaz respiratoires entre l'hémolymphe et l'eau, le dioxygène est absorbé et le dioxyde de carbone rejeté.

Finalement, les modalités de réalisation des échanges de gaz respiratoires sont comparables chez les divers Eumollusques fixés décrits.

L'appareil respiratoire branchial de la Moule, de même que celui de l'Huître, est parcouru par un courant d'eau ventrodorsal apportant du dioxygène et drainant du dioxyde de carbone. Il est également chargé de particules en suspension. Lorsqu'elles entrent en contact avec les cils des cellules épithéliales branchiales, elles sont prises en charge et acheminées progressivement vers le bord libre de la branchie au niveau duquel les filaments repliés ménagent un sillon cilié. Elles sont enrobées de mucus et conduites vers l'avant puis avalées par la bouche. Les branchies agissent comme un filtre traversé par l'eau, retenant les particules alimentaires en suspension.

La Moule et l'Huître ingèrent donc des particules alimentaires de petite taille par rapport à leur propre taille. Elles pratiquent la microphagie en l'occurrence par filtration, également appelée suspensivorie.

La Patelle pour sa part se nourrit d'algues et de microorganismes, fixés ou adhérant aux rochers. Elle racle le substrat grâce à la radula associée à sa bouche, portant de multiples dents, animée de mouvements de va-et-vient. Elle détache ainsi des particules qu'elle ingère ensuite. Elle pratique la macrophagie par broutage.

Finalement, les Bivalves fixés de manière permanente ou quasipermanente se nourrissent par filtration, générant un courant d'eau respiratoire et alimentaire, alors que les Gastéropodes fixés temporairement se nourrissent par broutage à l'occasion de déplacements, tout en présentant un courant d'eau respiratoire. De manière générale, les déchets du métabolisme sont également pris en charge et évacués par le courant d'eau.

Les Eumollusques fixés occupent fréquemment la zone intertidale, soumise aux marées. Ils connaissent une alternance de périodes d'immersion pendant lesquelles ils sont soumis à l'action des vagues, et d'émersion pendant lesquelles ils sont au contact de l'air.

Comment font-ils face aux contraintes de leur environnement ?

Résister aux contraintes abiotiques et biotiques

Immergés, les Eumollusques vivant fixés sont soumis à l'agitation de l'eau, notamment aux courants et aux vagues. De manière générale, leurs dispositifs de fixation leur évitent d'être emportés par le

courant, qu'il s'agisse du byssus de la Moule à la fois résistant et souple, ou du ciment de l'Huître et du pied de la Patelle dont la surface de contact avec le substrat est importante. La fixation de la Patelle est parfois augmentée par le creusement du substrat calcaire réalisé grâce à la sécrétion de liquide acide, la légère dépression formée permettant l'encastrement de la coquille dans le substrat.

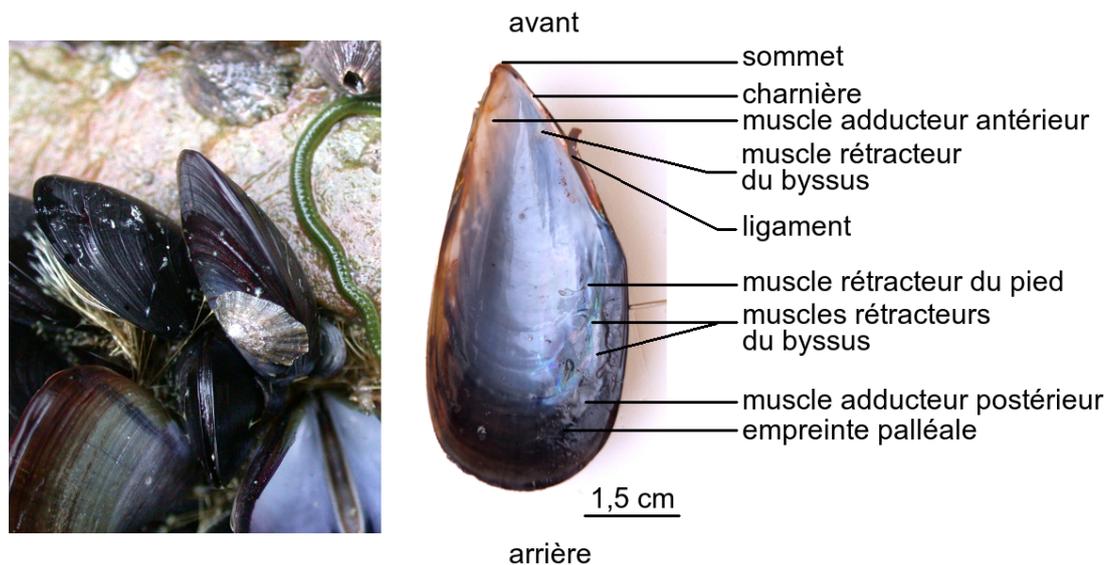
La forme et la dimension des coquilles des Eumollusques vivant fixés varient avec l'agitation de l'eau. Une forme conique comme celle de la coquille de la Patelle offre peu de prise au courant, mais en milieu agité elle est fréquemment abaissée réduisant la surface exposée. Dans un tel environnement, de la même manière, la taille des individus est souvent réduite. Les Moules y sont fréquemment groupées en formations denses, appelées moulières, dans lesquelles les individus sont protégés les uns par les autres. Elles sont également susceptibles de se déplacer vers une zone plus calme.

Si les coquilles des Bivalves fixés sont entrouvertes à marée haute, elles sont fermées à marée basse. De même, les Patelles se déplacent généralement à marée haute et sont immobiles à marée basse.

Comment la fermeture de la coquille et l'immobilité sont-elles réalisées ?

Quelles sont leurs conséquences ?

Figure 9. Coquille de Moule en vue externe et face interne



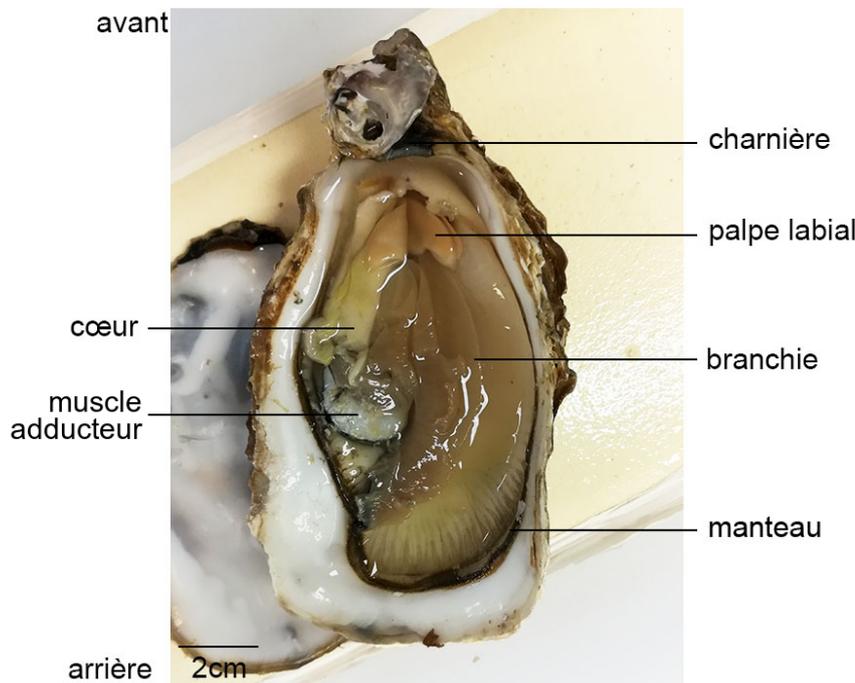
À marée basse, les deux valves de la coquille de la Moule, mais également de l'Huître, sont étroitement accolées l'une à l'autre.

Sur la face interne des valves, outre l'empreinte palléale matérialisant la ligne d'adhérence du bord du manteau à la coquille, des empreintes musculaires sont présentes. Elles correspondent à :

- un muscle adducteur postérieur, de diamètre important, situé en position postérieure et dorsale ;
- trois muscles rétracteurs du byssus, étroits et plus antérieurs ;
- un muscle rétracteur du pied, également peu épais et dorsal ;
- un muscle adducteur antérieur, de diamètre réduit, localisé en position antérieure et ventrale.

La contraction des muscles adducteurs rapproche les deux valves de la coquille et conduit à sa fermeture.

Figure 10. Anatomie de l'Huître en vue latérale



De la même manière que la Moule, l'Huître possède un muscle adducteur inséré sur les faces internes des deux valves de la coquille. Il est formé d'une région blanche opaque et d'une région translucide grise, comportant respectivement des fibres musculaires lisses à contractions lentes et durables et des fibres musculaires striées à contractions rapides et brèves. Si elles ne sont pas distinctes dans les muscles adducteurs de la Moule, elles sont cependant présentes.

La fermeture de la coquille à marée basse résulte de l'action des fibres musculaires lisses. En réponse à l'acétylcholine libérée par le système nerveux, les fibres musculaires lisses se contractent : schématiquement, la concentration intracellulaire d'ions calcium augmente, provoquant le coulisement de protéines fibreuses, l'actine et la myosine, ce qui conduit au raccourcissement de la cellule et en conséquence du muscle. Une protéine se lie à la fois à l'actine et la myosine, les maintenant en place en absence d'ions calcium, de sorte que l'état contracté perdure avec une consommation d'énergie minimale. Le relâchement est déclenché par la sérotonine à l'origine de l'inactivation de la protéine de liaison notamment.

La cavité palléale des Bivalves dont la coquille est fermée contient de l'eau de mer. Baignant la surface des organes, elle contribue à éviter la dessiccation en association avec la couche externe de la coquille, le périostracum, imperméable. Elle autorise en outre les échanges de gaz respiratoires. L'eau n'étant pas renouvelée, elle est progressivement appauvrie en dioxygène et enrichie en dioxyde de carbone. Les valves de la coquille sont périodiquement entrebâillées de sorte et le dioxygène de l'air se dissout dans l'eau de la cavité palléale et le dioxyde de carbone diffuse vers l'air.

L'adhérence de la Patelle au rocher lui permet également de conserver de l'eau de mer dans la cavité ménagée entre la coquille et le substrat, limitant la dessiccation et autorisant le maintien des échanges de gaz respiratoires.

Par ailleurs des voies métaboliques anaérobies sont mises en œuvre pendant les périodes d'émersion.

En revanche l'alimentation est généralement absente en période d'émersion. Elle est discontinue.

La coquille des Eumollusques est une enveloppe épaisse et rigide, en particulier en raison de sa minéralisation. Elle joue un rôle protecteur vis-à-vis des prédateurs, dès lors que les valves sont accolées dans le cas des Bivalves ou que l'individu se retire dans sa coquille dans le cas des Gastéropodes. Seules les espèces capables de percer les coquilles comme les Nucelles ou d'en forcer

L'ouverture comme les Étoiles de mer sont susceptibles de se nourrir des Eumollusques vivant fixés. La coquille les protège également de la fixation d'autres organismes.

Vivant fixés, les Eumollusques décrits sont soumis à des contraintes auxquelles ils ne peuvent se soustraire. Ils sont capables de résister à l'agitation de l'eau, à l'émersion et de se protéger des prédateurs grâce à leurs dispositifs de fixation et à leur coquille.

Si le déplacement des animaux implique le recueil, l'analyse et l'intégration d'informations relatives à l'environnement, ces processus semblent moins fondamentaux en cas de vie fixée.

Quel est le développement des fonctions de relation chez les Eumollusques fixés ?

Percevoir le milieu

La Moule et l'Huître adultes mènent une vie fixée respectivement quasipermanente et permanente. Elles ne possèdent ni tête ni organes sensoriels centraux, à l'instar de la plupart des Bivalves. Leur système nerveux est formé de trois paires de ganglions, cérébroïdes, pédieux et viscéraux. L'absence de tête et la simplification du système nerveux sont interprétés comme des conséquences de la vie fixée. Cependant, des terminaisons sensorielles multiples sont présentes dans leur manteau. Sensibles à la lumière, à la température, aux caractéristiques de l'eau comme la salinité et la composition, elles leur permettent d'appréhender leur milieu et ses variations, et le cas échéant de sélectionner un site de fixation.

À la différence des Bivalves, la Patelle est fixée temporairement.

Figure 11. Homing de *Patella vulgata*



La Patelle quitte l'emplacement où elle est fixée notamment lorsqu'elle s'alimente, puis y retourne, phénomène désigné par le terme « homing ». Elle se déplace sur des distances variant de 10 à 150cm. Elle possède une tête portant des tentacules et des yeux, organes sensoriels lui permettant d'explorer son environnement.

Comment retourne-t-elle précisément à son emplacement ?

Au cours de son déplacement elle dépose du mucus à la surface du substrat, formant une piste. Elle suit ce chemin en sens inverse et retrouve ainsi son site de fixation. Le mucus contiendrait des substances à l'origine d'un chimiotactisme.

La vie fixée a donc un impact sur les fonctions végétatives des Eumollusques. Il concerne les modalités de leurs réalisations et s'exprime notamment par une rythmicité des fonctions de nutrition.

Qu'en est-il de la fonction de reproduction ?

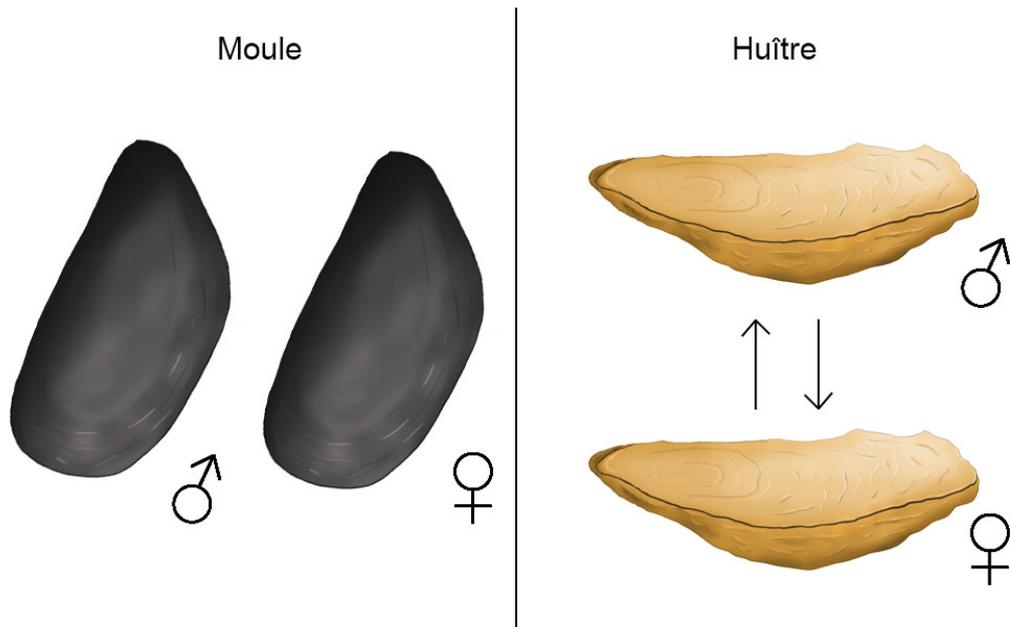
Vivre fixé : une adaptation de la fonction de reproduction

Les Eumollusques sont des animaux réalisant une reproduction sexuée. Les individus adultes sont généralement diploïdes. Ils produisent des gamètes haploïdes de types complémentaires, les ovules femelles, et les spermatozoïdes mâles. La fusion de deux gamètes de types complémentaires, appelée fécondation, est à l'origine d'un zygote diploïde, nouvel individu dont le développement conduit à un nouvel adulte.

Quelles sont les caractéristiques de la reproduction des Eumollusques fixés ?

Produire des gamètes et assurer la fécondation

Figure 12. Stratégies sexuelles des Eumollusques fixés



Parmi les Moules, il existe des individus femelles, produisant des ovules, et des individus mâles, produisant des spermatozoïdes. Dans cette espèce, les sexes sont séparés, elle est qualifiée de gonochorique. Les gonades sont localisées dans la bosse de Polichinelle mais à maturité, elles peuvent envahir le manteau. Elles sont diffuses, formées d'unités renflées drainées par des canaux convergeant en gonoductes, ouverts dans la cavité palléale au niveau des papilles urogénitales. Les gamètes sont libérés dans la cavité palléale. Chez la femelle, les ovules sont agglomérés en cordons et sortent de la cavité palléale emportés par le courant ventilatoire. Des contractions musculaires favorisent parfois leur évacuation. Chez le mâle, les spermatozoïdes forment un filet continu s'écoulant hors de la cavité palléale avec le courant ventilatoire. La rencontre des gamètes se déroule dans l'eau de mer et la fécondation est externe. La probabilité de rencontre des gamètes est faible, mais partiellement compensée par leurs nombres élevés et la synchronisation des gamétogenèses dans les deux sexes. La proportion de Moules hermaphrodites est de l'ordre de une pour mille.

Les Huîtres sont en revanche hermaphrodites. Les Huîtres creuses du genre *Crassostrea* peuvent changer de sexe d'une saison à l'autre, mais pas systématiquement. Elles pratiquent l'hermaphroditisme successif, alternant et irrégulier. Les Huîtres plates du genre *Ostrea* changent de sexe régulièrement.

au cours d'une saison ou d'une saison à l'autre, elles sont hermaphrodites successives, alternantes et régulières. De même que chez les Moules, les gonades sont diffuses. De manière générale la transition femelle-mâle est rapide alors que la transition mâle-femelle est lente.

Chez les Huîtres creuses en phase femelle, les ovules sont libérés dans la région exhalante de la cavité palléale. Ils transitent vers la cavité inhalante à travers les branchies et sont ensuite libérés dans le milieu. Des mouvements de la valve droite de la coquille, dus à des contractions et relâchements des muscles adducteurs, sont responsables de leur déplacement. Chez les individus en phase mâle, les spermatozoïdes sont libérés sous forme de filet de même que chez les Moules. La fécondation est également externe dans cette espèce.

Chez les Huîtres plates en phase femelle par contre, les ovules libérés dans la chambre exhalante sont transférés dans la cavité inhalante. Chez les individus en phase mâle, les spermatozoïdes sont émis dans la cavité palléale et suivent le courant d'eau ventilatoire qui les évacue dans l'eau environnante. Ils sont emportés par l'eau entrant dans la cavité palléale des individus voisins en phase femelle. La fécondation se déroule alors dans la chambre inhalante des individus en phase femelle, ainsi que le début du développement.

La Patelle pratique également l'hermaphroditisme successif, les individus jeunes sont en phase mâle et les individus âgés en phase femelle. Les gamètes sont libérés dans l'eau de mer où se déroule la fécondation.

Ainsi, la reproduction sexuée implique généralement une fécondation externe, le transport et la rencontre des gamètes étant confiés au milieu environnant. Elle est parfois abritée par la cavité palléale, exploitant la proximité des individus en phase femelle et en phase mâles, le transfert des gamètes mâles étant réalisé par le milieu environnant.

De même que les fonctions végétatives, la fonction de reproduction des Eumollusques est affectée par la vie fixée. Dépendant de facteurs externes comme la température et la salinité de l'eau, ou la disponibilité de la nourriture, auxquels les individus ne peuvent se soustraire, la gamétogenèse intervient lorsque les conditions sont favorables, de même que le changement de sexe. Des interruptions se produisent lorsque les conditions deviennent défavorables.

Comment évoluent les zygotes issus de la fécondation ?

Alterner des phases de vie libre et de vie fixée

Figure 13. Larve véligère d'Huître en montage *in toto* (Collection de l'Université Jean Monnet)



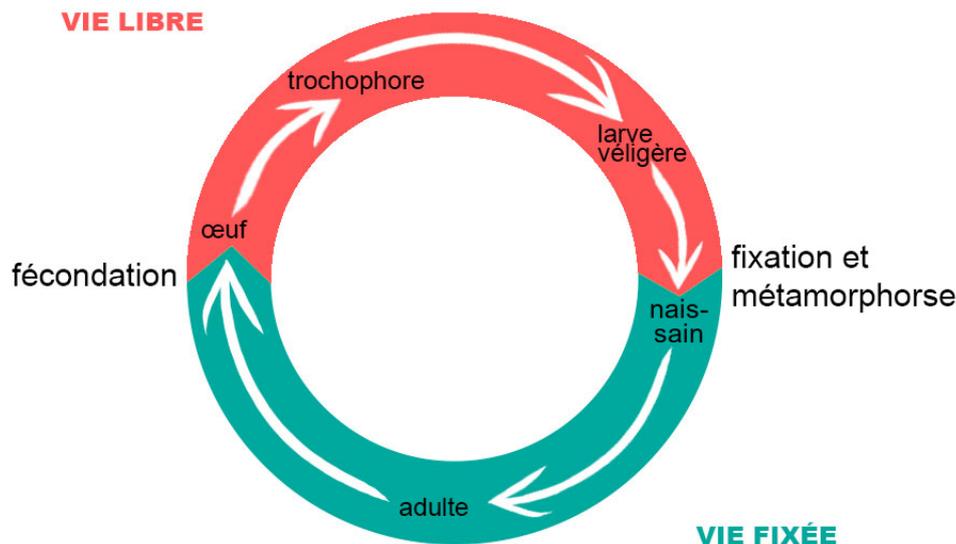
Chez les Bivalves, le développement embryonnaire dure de 24 à 60h. Il prend fin avec l'éclosion qui libère une larve dite trochophore. De forme approximativement ovale, la larve trochophore porte une couronne de cils antérieure et parfois une touffe ciliée apicale lui permettant de se déplacer. Elle possède une glande coquillière produisant une ébauche de coquille et un tube digestif complet. Planctonique, elle évolue progressivement en larve véligère, stade atteint en 24 à 48h. La larve véligère présente une coquille formée de deux valves reliées par une charnière et une expansion ciliée, le vélum, à l'aide duquel elle se déplace et capte le plancton dont elle se nourrit. Après 18 à 30 jours, la larve développe un pied et des ébauches de branchies, se transformant en larve pédivéligère. Des taches ocellaires apparaissent également chez l'Huître. La larve gagne le fond et devient benthique. Elle se déplace au niveau du substrat grâce à son pied, ou dans l'eau grâce à son vélum, à la recherche d'un site de fixation à l'aide de ses structures sensorielles. Une fois un substrat favorable trouvé, la larve pédivéligère de Moule produit du byssus alors que la larve pédivéligère d'Huître élabore du ciment, sur lequel elle place sa valve gauche.

La fixation est suivie d'une profonde modification de l'organisation corporelle, impliquant notamment le développement des branchies et des palpes labiaux, ainsi que la régression du vélum voire du pied chez l'Huître. Appelée métamorphose, elle transforme la larve en individu juvénile semblable à l'adulte par son organisation et son mode de vie. Ce stade est appelé naissain dans le contexte de la conchyliculture.

Après une période de croissance de plusieurs mois, la maturité sexuelle est atteinte.

Le développement de la Patelle est semblable à celui décrit pour les Bivalves.

Figure 14. Cycle de vie des Eumollusques fixés

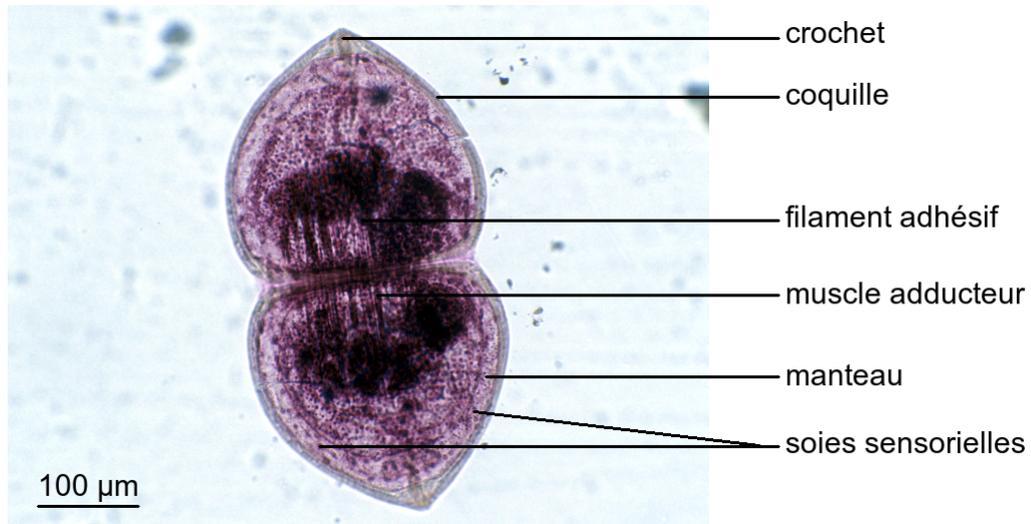


Finalement, le cycle de vie des Eumollusques menant une vie fixée comporte deux formes successives dont les modes de vie et les durées diffèrent. Les stades juvénile et adulte sont caractérisés par un mode de vie sédentaire et une durée moyenne de 4 ans pour la Moule, de 20 ans pour l'Huître et 15 ans pour la Patelle. Le stade larvaire possède en revanche un mode de vie planctonique et une durée moyenne de quelques semaines. Les deux formes du cycle de vie occupent des niches écologiques distinctes et n'entrent pas en compétition l'une avec l'autre.

En relation avec ses particularités, la larve mobile est responsable de la dissémination et de la colonisation de nouveaux sites, du fait du hasard et/ou d'une sélection par les structures sensorielles, alors que le juvénile réalise la croissance et l'adulte la reproduction.

Cependant la transition entre la forme larvaire mobile et la forme juvéniles fixée implique une transformation profonde de l'organisme accompagnant le changement de niche écologique et est à l'origine d'une mortalité importante.

Figure 15. Larve glochidium de Moule d'eau douce, montage *in toto* (Collection de l'Université de Lorraine)



La Moule perlière d'eau douce, comme les autres espèces appartenant au groupe des Bivalves unionoïdes, mène une vie sédentaire à l'âge adulte mais ne possède pas de dispositif de fixation et est susceptible de se déplacer.

La reproduction sexuée est réalisée de la même manière que pour l'Huître plate. L'éclosion libère une forme larvaire originale, appelée glochidium. Elle possède une coquille formée de deux valves réunies par une charnière et munies de crochets ainsi qu'un filament adhésif. Ces structures lui permettent de se fixer dans les branchies d'un Téléostéen comme la Truite ou le Saumon sur lequel elle se développe en parasite. Au terme du développement post-embryonnaire, la larve glochidium se transforme en juvénile et quitte son hôte.

Le cycle de vie des Unionides comporte donc deux formes successives dont les modes de vie sont distincts. À l'inverse des cas décrits précédemment, la forme fixée correspond au stade larvaire alors que la forme libre correspond aux stades juvénile et adulte.

Conclusion

Diverses espèces du groupe des Eumollusques mènent donc une vie fixée. De manière générale, la vie fixée concerne une phase du cycle de vie alternant avec une phase de vie libre. Dans la plupart des cas, la forme fixée correspond aux stades juvénile et adulte et la forme libre au stade larvaire, mais des exceptions existent, les Moules d'eau douce notamment.

L'adoption d'un mode de vie fixé est accompagné du développement de dispositifs de fixation, permanents ou temporaires, impliquant des substances adhésives et/ou un mécanisme de succion. Inversement, les structures de la vie de relation, en particulier locomotrices et sensorielles, connaissent une régression. Conséquence de la sédentarité, les fonctions de nutrition et de reproduction sont réalisées localement et rythmiquement pour les espèces installées dans la zone intertidale.

À l'instar des Eumollusques, de nombreux autres groupes mènent une vie fixée pendant une période de leur cycle de vie. Ce sont par exemple les Porifères, les Cnidaires sous leur forme polype, les Bryozoaires ou encore nombre d'espèces parasites.

Les dispositifs impliqués dans la fixation sont divers, mais sont des objets d'étude, les propriétés adhésives et la résistance aux contraintes mécaniques ayant un grand intérêt pour l'industrie.

Bibliographie et sitographie

Articles

Li Lin et Zeng Hongbo. *Marine mussel adhesion and bio-inspired wet adhesives*. *Biotribology*. 2016. 5. 44-51. [2352-5738]

Alain Thiéry et Cécile Breton. *La colle de moule*. *Espèces, revue d'histoire naturelle*. 2013. 8. [2256-6384]

Sites internet

Christian Cantin et Edouard His. *Biologie et physiologie des coquillages*. In *Archimer [en ligne]*. Ifremer. 1995 [date de consultation : 16 mars 2019]. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00095/20628/> .

Gilbert Cochet. *État de l'art sur la moule perlière*. In *DREAL Auvergne-Rhône-Alpes [en ligne]*. Françoise Noars. 2010 [date de consultation : 05 mars 2019]. Disponible sur : http://www.auvergne-rhone-alpes.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/etat_art_moule_V4_cle249aaa.pdf .

André Franc. *Mollusques*. In *Universalis éducation [en ligne]*. Encyclopaedia Universalis. 2010 [date de consultation : 2 mai 2019]. Disponible sur : <http://www.universalis-edu.com/encyclopedie/mollusques/> .

Sandrine Heusser. *La moule et son rocher*. In *Codex virtualis [en ligne]*. Sandrine Heusser. 2011 [date de consultation : 11 février 2019]. Disponible sur : <http://codexvirtualis.fr/codex/cabinet-de-curiosites-virtuel/images-insolites-instructives/la-moule-et-son-rocher> .

Sandrine Heusser. *L'organe byssogène et l'élaboration du byssus*. In *Codex virtualis [en ligne]*. Sandrine Heusser. 2011 [date de consultation : 12 février 2019]. Disponible sur : <http://codexvirtualis.fr/codex/de-lorganisation-interne/organe-byssogene-moule> .

Sandrine Heusser. *Semaine 38-2014*. In *Codex virtualis [en ligne]*. Sandrine Heusser. 2014 [date de consultation : 02 avril 2019]. Disponible sur : <https://codexvirtualis.fr/codex/semaine-38-2014> .

Louis Marteil. *La conchyliculture française. 2eme partie. Biologie de l'Huître et de la Moule*. In *Archimer [en ligne]*. Ifremer. 1976 [date de consultation : 25 février 2019]. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1796/> .

Christian Scoupe, Frederic Ziemski, et Yves Müller. *Patella vulgata Linnaeus 1758*. In *Doris [en ligne]*. Fédération française d'études et de sports sous-marins - FFESSM. 2018 [date de consultation : 12 mars 2019]. Disponible sur : <http://doris.ffessm.fr/Especes/Patella-vulgata-Patelle-commune-1191> .

Le complexe hypothalamo-hypophysaire des Mammifères et son fonctionnement

Eva Brunon <eva.brunon@etu.univ-st-etienne.fr>
Pauline Defour <pauline.defour2@etu.univ-st-etienne.fr>
Justine Fayolle
<justine.fayolle2@etu.univ-st-etienne.fr>
Anaëlle Joassard
<anaelle.joassard@etu.univ-st-etienne.fr>

Introduction

Les animaux sont des êtres vivants eucaryotes pluricellulaires, hétérotrophes et généralement mobiles. Ils sont classés en groupes dont les membres partagent des caractères communs et dont sont exclus les animaux dépourvus de ces caractères.

Ainsi, les Vertébrés regroupent des animaux dont le corps est formé d'une tête antérieure, d'un tronc portant deux paires de membres et d'une queue. Il est soutenu par un squelette interne, de nature cartilagineuse ou osseuse, agencé en squelette céphalique situé dans la tête, squelette axial localisé dans le tronc et la queue, squelette appendiculaire dans les membres et squelette zonal reliant le squelette appendiculaire au squelette axial. Le squelette axial est formé de pièces se succédant le long de l'axe antéropostérieur, les vertèbres. Elles constituent une colonne vertébrale à l'origine du nom du groupe. Les Vertébrés sont présents en milieu aquatique comme en milieu aérien. Les Vertébrés aquatiques sont représentés notamment par les Téléostéens et les Sélaciens, et les Vertébrés aériens par les Lissamphibiens, les Lépidosauriens, les Mammifères et les Oiseaux entre autres.

Les Mammifères sont donc un sous-groupe de Vertébrés évoluant en milieu aérien, comprenant par exemple la Souris, le Rat et l'espèce humaine. Ils sont caractérisés par la présence de glandes mammaires chez les individus femelles, dont les produits composent un lait servant à l'alimentation des individus juvéniles. Le terme Mammifère provient de « mamma » qui signifie mamelle et de « ferre » qui signifie porter. Les Mammifères possèdent par ailleurs des phanères appelés poils, un appareil respiratoire pulmonaire ainsi qu'un cœur entièrement cloisonné formé de deux atriums et deux ventricules.

L'organisme des Mammifères est constitué d'appareils spécialisés comme l'appareil respiratoire réalisant les échanges de gaz respiratoires avec le milieu, l'appareil digestif responsable de la fonction d'alimentation, l'appareil excréteur assurant l'élimination d'urine contenant une grande partie des déchets du métabolisme, l'appareil reproducteur impliqué dans la production d'une descendance pour ne citer que quelques exemples. Leurs activités sont contrôlées et coordonnées par deux dispositifs anatomiques complémentaires, supports des fonctions de relation, le système nerveux et le système endocrinien.

Le système nerveux est agencé en un système nerveux central, représenté par l'encéphale, la moelle épinière et les organes sensoriels céphaliques, et un système nerveux périphérique comportant les nerfs, les ganglions nerveux et les récepteurs sensoriels périphériques. Il est formé de cellules nerveuses, les neurones, dont la propriété fondamentale est l'excitabilité, capacité à répondre à une stimulation par la production d'un influx nerveux. Les neurones sont organisés en un réseau présent dans tout l'organisme, conduisant les influx nerveux de proche en proche des centres nerveux aux organes et inversement.

Le complexe hypothalamo-
hypophysaire des Mammifères
et son fonctionnement

Le système endocrinien est constitué de cellules sécrétrices groupées en glandes, en unités sécrétrices, voire isolées. Elles synthétisent des molécules informatives, les hormones, déversées dans l'appareil circulatoire. Le sang en assure la distribution dans l'organisme. Les hormones modulent l'activité des cellules qui y sont sensibles, appelées cellules cibles.

Système nerveux et système endocrinien assurent ainsi le transfert d'informations dans l'organisme, le premier par conduction de proche en proche, processus relativement rapide, et le second par voie circulatoire, processus plutôt lent.

Quelles relations existent entre système nerveux et système endocrinien chez les Mammifères ?

Comment leurs fonctionnements sont-ils eux-mêmes coordonnés ?

L'hypothalamus et l'hypophyse : deux organes agencés en un complexe structural

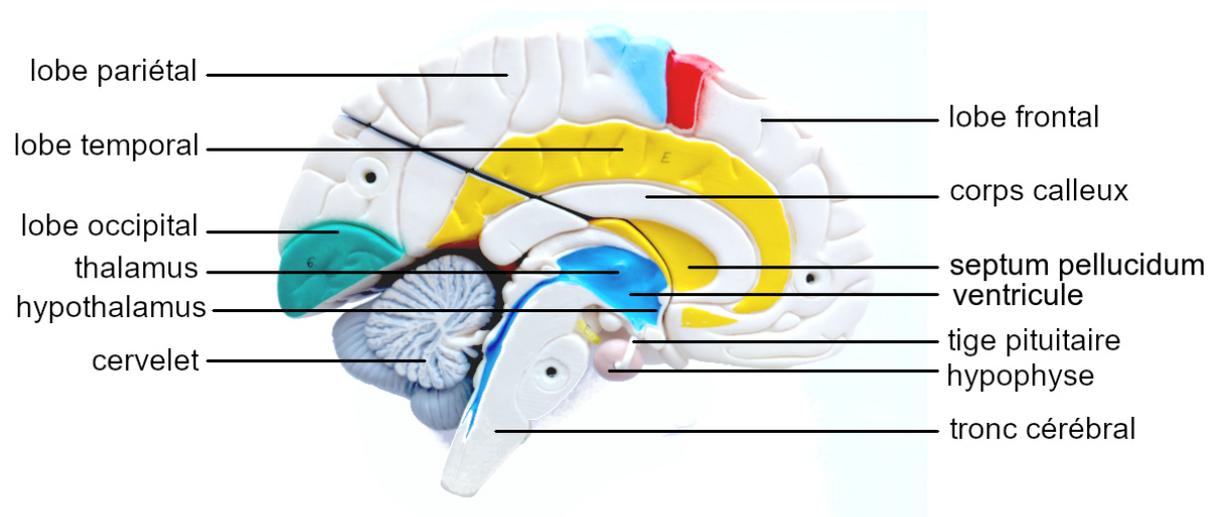
L'encéphale des Mammifères, et plus généralement des Vertébrés, est formé de cinq vésicules creuses. De la région antérieure vers la région postérieure, ce sont :

- le télencéphale représenté par les hémisphères cérébraux et les bulbes olfactifs ;
- le diencephale formé de l'épithalamus, du thalamus et de l'hypothalamus ;
- le mésencéphale constitué des tubercules quadrijumeaux et des pédoncules cérébraux ;
- le métencéphale comprenant le cervelet et le pont ;
- le myélocéphale avec le bulbe rachidien.

Les cavités creusées dans les vésicules sont appelées ventricules.

L'hypothalamus et l'hypophyse : une association du plancher du diencephale et d'une glande endocrine

Figure 1. Encéphale et hypophyse humains en coupe sagittale (Collection de l'Université Jean Monnet)



Le complexe hypothalamo-
hypophysaire des Mammifères
et son fonctionnement

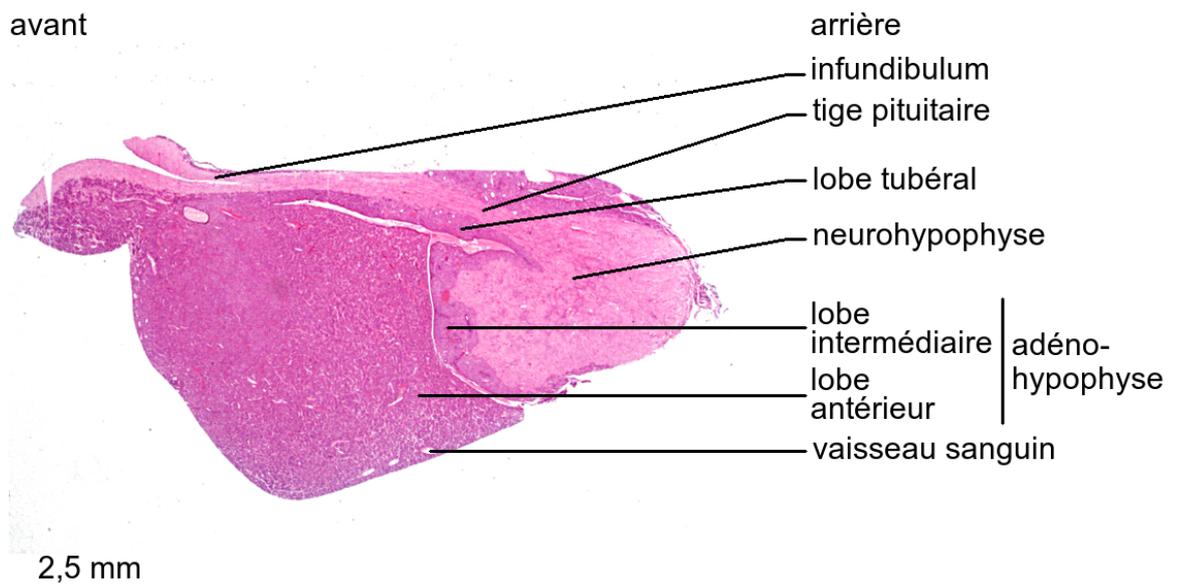
Chez les Mammifères, les hémisphères cérébraux sont particulièrement développés et comportent plusieurs régions. Ils couvrent presque totalement le diencéphale et le mésencéphale.

La région ventrale du diencéphale est représentée par l'hypothalamus, qui forme les parois inférieure et latérales ainsi que le plancher du troisième ventricule. Il est constitué de neurones dont les corps cellulaires sont agencés en noyaux, définissant trois régions hypothalamiques : antérieure, médiane et postérieure.

Sous l'hypothalamus est localisée l'hypophyse, de forme approximativement sphérique, logée dans une cavité de l'os sphénoïde appelée selle turcique ou fosse hypophysaire.

Hypothalamus et hypophyse sont reliées par un pédoncule, la tige pituitaire ou tige hypophysaire.

Figure 2. Hypophyse de Mammifère en coupe longitudinale (Collection de l'ENS de Lyon)



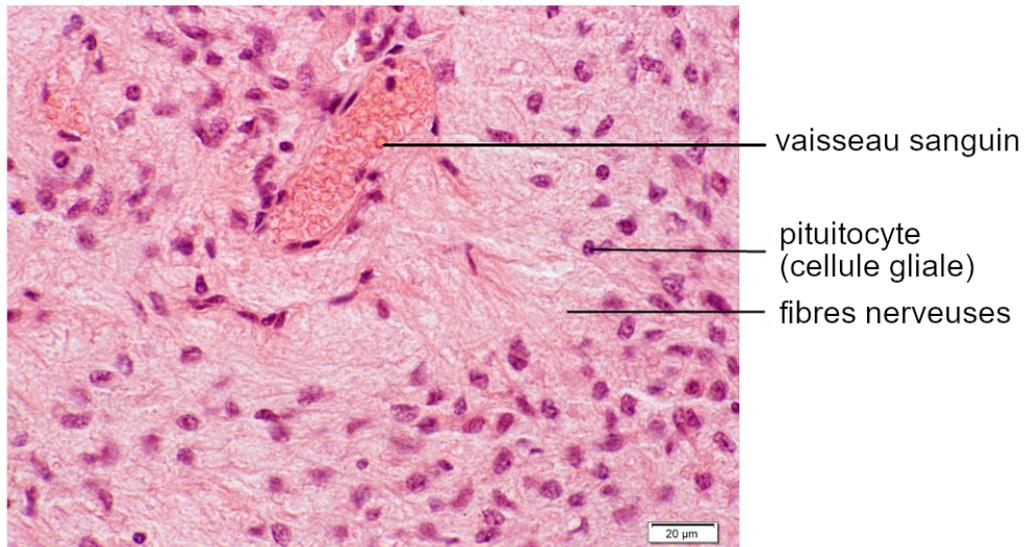
L'hypophyse apparaît constituée de deux régions principales : la neurohypophyse postérieure et l'adénohypophyse antérieure. La neurohypophyse est formée d'un unique lobe, en continuité avec la tige pituitaire et l'infundibulum relié à l'hypothalamus. L'adénohypophyse comporte un lobe antérieur, un lobe intermédiaire accolé à la neurohypophyse et un lobe tubéral, entourant la tige pituitaire.

L'hypophyse est donc un organe comportant deux régions accolées, la neurohypophyse en continuité avec l'hypothalamus et l'adénohypophyse indépendante de l'hypothalamus.

Quelles sont les caractéristiques de ces deux régions ?

L'hypothalamus et l'hypophyse : une association de tissu nerveux et de tissu endocrinien

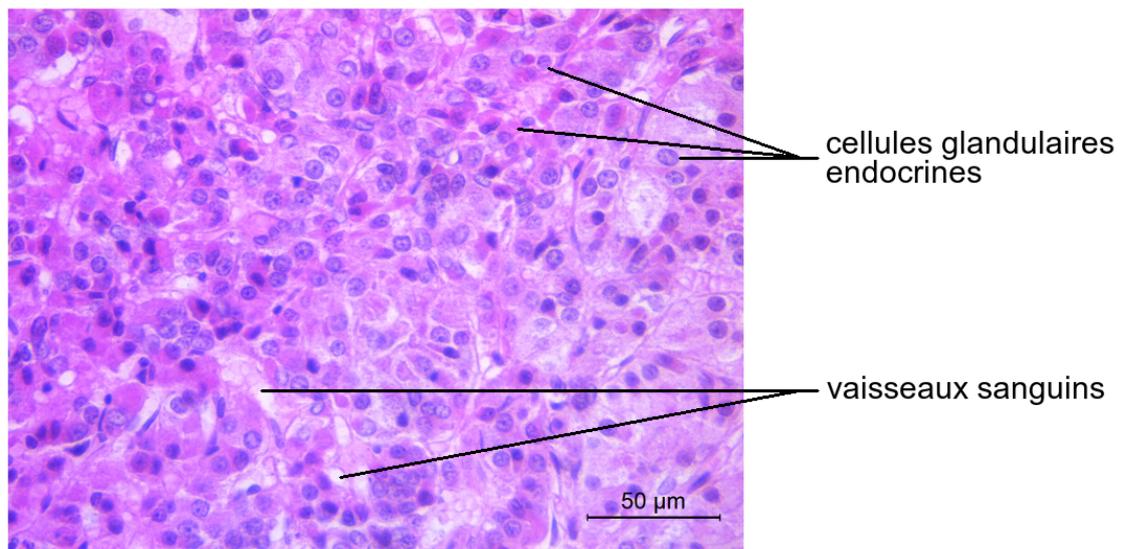
Figure 3. Neurohypophyse de Mammifère en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)



La neurohypophyse apparaît constituée de fibres nerveuses correspondant à des axones et des terminaisons de neurones, de cellules gliales appelées pituicytes et de vaisseaux sanguins capillaires. Elle est donc formée de tissu nerveux.

Reliée à l'hypothalamus, la neurohypophyse résulte en fait de l'association des axones de neurones dont les corps cellulaires sont situés dans l'hypothalamus, en particulier dans les noyaux paraventriculaire, supra-optique et arqué.

Figure 4. Adénohypophyse de Mammifère en coupe transversale (Collection de l'université Jean Monnet)



L'adénohypophyse apparaît formée de cellules relativement volumineuses dont le cytoplasme est granuleux. Elles sont groupées en amas ou en cordons entrent lesquels cheminent des vaisseaux sanguins. Une telle organisation est caractéristique des glandes endocrines.

Finalement, l'hypophyse est un organe mixte dans lequel coexistent du tissu nerveux, constituant la neurohypophyse, et du tissu épithélial glandulaire, constituant l'adénohypophyse. Les deux régions sont accolées mais également reliées par l'appareil circulatoire. L'artère hypophysaire supérieure irrigue l'hypothalamus, dans lequel elle se ramifie en vaisseaux capillaires. Ils convergent en une veine gagnant l'adénohypophyse où elle se ramifie en vaisseaux capillaires, convergeant en une veine hypophysaire. En relation avec sa situation, intercalée entre deux réseaux de capillaires veineux, la veine provenant de l'hypothalamus et irriguant l'adénohypophyse est dite veine porte hypothalamo-hypophysaire. La neurohypophyse quant à elle est irriguée par l'artère hypophysaire inférieure et le sang en est drainé par la veine hypophysaire.

Finalement, hypothalamus et hypophyse forment un complexe du point de vue structural.

Qu'en est-il du point de vue fonctionnel ?

Le complexe hypothalamo- neurohypophysaire

La neurohypophyse est un prolongement de l'hypothalamus, dans la mesure où elle contient les axones et les terminaisons de neurones dont les corps cellulaires sont localisés dans l'hypothalamus.

Les terminaisons des neurones contiennent généralement les molécules informatives produites par leurs corps cellulaires.

Qu'en est-il des terminaisons nerveuses de la neurohypophyse ?

L'ocytocine : une hormone neurohypophysaire contrôlant la fonction reproductrice

Certaines terminaisons nerveuses de la neurohypophyse contiennent une molécule appelée ocytocine, de nature protéique et formée de neuf acides aminés. Elle est libérée dans les vaisseaux capillaires fenêtrés issus de la ramification de l'artère hypophysaire inférieure et distribuée dans l'organisme par la veine hypophysaire.

La libération d'ocytocine conduit à :

- une accélération de la parturition, par augmentation des contractions utérines ;
- une éjection du lait produit par les glandes mammaires, dans les canaux galactophores.

L'ocytocine a pour cellules cibles les fibres musculaires lisses de l'utérus et les cellules myoépithéliales des unités sécrétrices des glandes mammaires dont elle stimule les contractions.

L'ocytocine, de par les modalités de sa distribution et de son action, est une hormone. En raison de son origine nerveuse, elle est dite neurohormone.

La libération de l'ocytocine est pulsatile. Dans le cas de la parturition, elle intervient en réponse à la descente du fœtus et à la dilatation du col de l'utérus. Dans le cas de la lactation, elle est la conséquence de la succion du mamelon par le nouveau-né.

La stimulation mécanique de l'utérus comme du mamelon est à l'origine de messages nerveux provoquant la libération de l'hormone. Ainsi le contrôle de la décharge de l'ocytocine est principalement nerveux.

Par ailleurs, les œstrogènes, augmentant le nombre de récepteurs à l'ocytocine, favorisent son action.

L'hormone antidiurétique : une hormone neurohypophysaire contrôlant l'équilibre hydrique et le diamètre des vaisseaux sanguins

Certaines terminaisons nerveuses de la neurohypophyse contiennent une molécule appelée hormone antidiurétique (ADH) ou vasopressine. À l'instar de l'ocytocine, elle est formée de neuf acides aminés et libérée dans les vaisseaux capillaires issus de l'artère hypophysaire inférieure, le sang la distribuant dans l'organisme.

La libération de l'hormone antidiurétique provoque :

- une diminution de la quantité d'eau contenue dans l'urine produite par le rein, appelée diurèse ;
- une réduction du diamètre des vaisseaux sanguins, dite vasoconstriction, responsable d'une augmentation de la pression artérielle.

Le rein des Mammifères est constitué d'unités structurales et fonctionnelles appelées néphrons. Les néphrons sont responsables de la production de l'urine. Ils sont formés d'une capsule de Bowman associée à un glomérule, bouquet de vaisseaux capillaires, et d'un tubule urinaire. Ils réalisent l'ultrafiltration du sang, conduisant à l'urine primitive, au niveau de la capsule de Bowman. La composition de l'urine primitive est modifiée dans le tubule urinaire par des processus de réabsorptions et de sécrétions. Il en va de même dans le tube collecteur acheminant l'urine vers l'uretère. L'urine primitive est ainsi transformée en urine définitive, qui quitte le rein. La diurèse dépend de la réabsorption de l'eau de l'urine primitive réalisée dans la portion terminale du tubule urinaire et surtout dans le tube collecteur : plus la réabsorption est importante, plus la diurèse est réduite.

La réabsorption de l'eau est un processus passif, le tube collecteur est situé dans un environnement dont la concentration osmotique est supérieure à celle de l'urine qu'il contient. Son épithélium étant perméable à l'eau, en conséquence elle quitte l'urine et gagne le milieu environnant. La perméabilité des cellules du tube collecteur à l'eau est due à la présence de protéines membranaires formant des pores dans la membrane plasmique, les aquaporines.

L'hormone antidiurétique agit sur les tubes collecteurs rénaux, induisant leur perméabilité à l'eau et ainsi favorise la réabsorption de l'eau urinaire, réduisant le volume d'urine définitive. Elle se fixe sur des récepteurs membranaires dits V2 des cellules du tube collecteur et par l'intermédiaire d'un second messager, l'AMPC (adénosine monophosphate cyclique), provoque l'activation des aquaporines.

Ainsi, l'hormone antidiurétique participe au contrôle de l'équilibre hydrique de l'organisme.

Par ailleurs, l'hormone antidiurétique provoque une vasoconstriction. La paroi des vaisseaux sanguins est formée de trois tuniques concentriques. Au contact de la lumière, l'intima comporte un endothélium, épithélium simple et pavimenteux, et une couche sous-endothéliale, constituée de tissu conjonctif fibreux. Elle est entourée de la média comprenant du tissu conjonctif fibreux et des fibres musculaires lisses à disposition circulaire, particulièrement abondantes dans les artères dites musculaires. L'adventice, périphérique, est quant à elle formée de tissu conjonctif fibreux.

La vasoconstriction résulte de la contraction des fibres musculaires lisses de la média. Il s'agit de leur raccourcissement, dû au coulisement de protéines fibreuses présentes dans le cytoplasme, l'actine et la myosine. L'hormone antidiurétique se fixe sur des récepteurs membranaires dits V1a des fibres musculaires et par l'intermédiaire d'un second messager, l'IP3 (inositol triphosphate), provoque la libération d'ions calcium par le réticulum endoplasmique lisse. Les ions calcium permettent la fixation de la myosine sur l'actine et autorisent leur coulisement.

Ainsi l'hormone antidiurétique contribue au contrôle des paramètres cardiovasculaires, et notamment de la pression artérielle.

La libération de l'hormone antidiurétique par les terminaisons nerveuses de la neurohypophyse intervient lorsque la concentration osmotique du milieu intérieur s'élève, ainsi qu'en cas de diminution

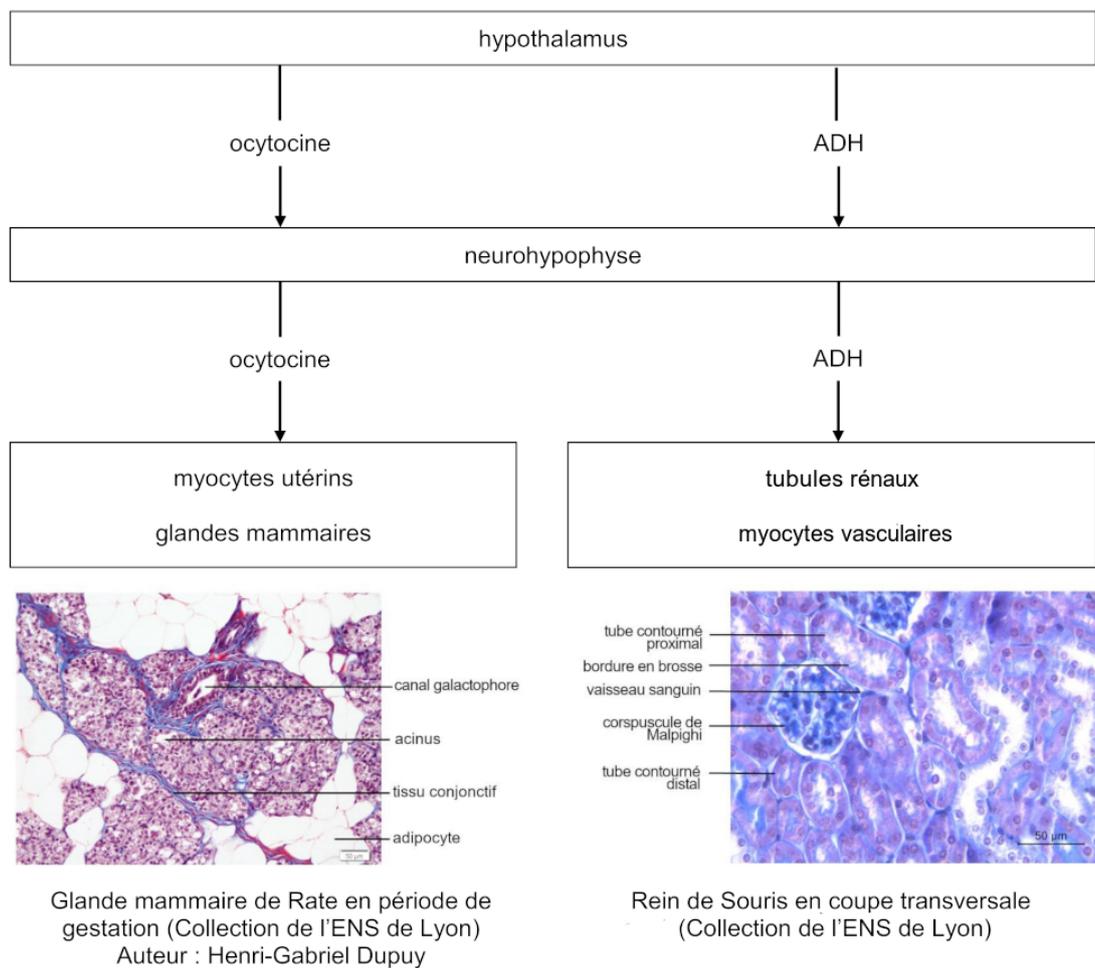
Le complexe hypothalamo-
hypophysaire des Mammifères
et son fonctionnement

du volume sanguin ou de la pression artérielle. L'hypothalamus comporte des récepteurs sensibles à la concentration osmotique du milieu intérieur, appelés osmorécepteurs. Leur stimulation provoque la libération de l'hormone qui, favorisant la réabsorption d'eau rénale, conduit à une diminution de la concentration osmotique du milieu intérieur. De même la paroi de l'oreillette gauche possède des récepteurs sensibles au volume sanguin, les volorécepteurs. Leur stimulation aboutit à la libération de l'hormone dont l'action rénale permet également d'augmenter le volume sanguin. La crosse de l'artère aorte comporte quant à elle des récepteurs sensibles à la pression artérielle, les barorécepteurs, dont la stimulation est à l'origine de la décharge d'hormone antidiurétique. Son action vasculaire contribue à augmenter la pression artérielle.

De même que l'ocytocine, l'hormone antidiurétique est une neurohormone dont la libération est contrôlée par voie nerveuse principalement.

Ainsi l'hormone antidiurétique est impliquée dans la régulation de l'équilibre hydrique, du fait de son action rénale limitant la diurèse, et la régulation de la circulation, en raison de son action sur les vaisseaux sanguins provoquant la vasoconstriction.

Figure 5. Axes hypothalamus-neurohypophyse



Finalement, la neurohypophyse libère des neurohormones synthétisées dans les corps cellulaires des neurones hypothalamiques et acheminées par transport axonal dans les terminaisons nerveuses où elles sont stockées. Elles sont libérées par exocytose dans les vaisseaux sanguins capillaires en réponse à une stimulation nerveuse.

Extension de l'hypothalamus stockant et libérant dans le sang les neurohormones qu'il produit la neurohypophyse est un organe neurohémal.

Ainsi l'hypothalamus et la neurohypophyse forment un complexe fonctionnel à la fois nerveux et endocrinien. Il contribue à la coordination du fonctionnement des deux systèmes.

Qu'en est-il des relations fonctionnelles entre hypothalamus et adénohypophyse ?

Le complexe hypothalamo- adénohypophysaire-organes cibles

Si l'hypothalamus et l'adénohypophyse ne sont pas reliés par voie nerveuse, au contraire de l'hypothalamus et de la neurohypophyse, ils sont reliés par voie circulatoire grâce au système porte hypothalamo-hypophysaire.

Quelles sont les conséquences fonctionnelles d'un tel agencement ?

La production d'hormones glandulotropes contrôlant le fonctionnement de glandes endocrines

L'adénohypophyse est constituée de multiples cellules endocrines distinctes par leurs dimensions, leurs localisations, leurs propriétés tinctoriales et la nature des molécules qu'elles synthétisent.

Les cellules corticotropes produisent une hormone appelée corticostimuline, également désignée par le terme corticotrophine et l'acronyme ACTH (adrenocorticotrophic hormone).

En présence de corticostimuline les glandes corticosurrénales, formant la région périphérique des glandes surrénales, produisent et libèrent dans le sang des molécules comme le cortisol, l'aldostérone ainsi que des androgènes. En raison de leur origine, elles sont qualifiées de corticoïdes.

Les glandes corticosurrénales sont formées de trois régions. De la périphérie vers le centre, ce sont :

- la zone glomérulée, élaborant l'aldostérone, minéralocorticoïde impliqué dans le contrôle de l'équilibre ionique ;
- la zone fasciculée, produisant principalement du cortisol, glucocorticoïde jouant un rôle dans le contrôle du métabolisme ;
- la zone réticulée, synthétisant essentiellement des androgènes.

L'action de la corticostimuline sur les cellules cibles de la glande corticosurrénale implique une fixation sur des récepteurs membranaires conduisant à la synthèse d'un second messenger, l'AMPc. Il provoque l'activation d'enzymes transformant le cholestérol en précurseur des hormones corticoïdes.

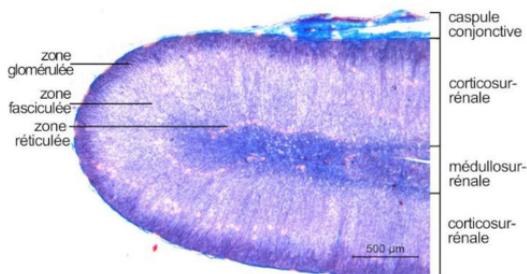
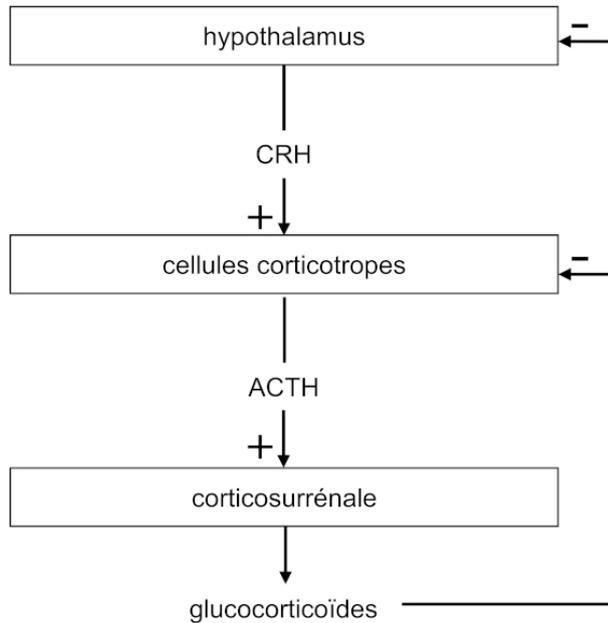
La libération de la corticostimuline par les cellules corticotropes est pulsatile et obéit à un rythme circadien, elle est ainsi plus élevée en fin de nuit. Elle est stimulée par un facteur hormonal sécrété par l'hypothalamus, appelé corticolibérine, également désigné par l'acronyme CRH (corticotropin releasing hormone).

Comment expliquer la sécrétion rythmique ?

La corticostimuline stimule la sécrétion des hormones par la glande corticosurrénale. Lorsque leurs concentrations plasmatiques, et notamment celle du cortisol, sont élevées, elles provoquent une diminution de la libération de corticolibérine par l'hypothalamus et de corticostimuline par l'hypophyse. Ces processus sont appelés rétrocontrôles négatifs. La réduction de la libération de corticolibérine hypothalamique entraîne une amplification de la diminution de la libération de corticostimuline. En conséquence, la concentration plasmatique de corticostimuline atteint un niveau très faible, au début de la nuit. En absence de stimulation par la corticostimuline, la

sécrétion des hormones par la glande corticosurrénale diminue ainsi que leurs concentrations plasmatiques. Le rétrocontrôle négatif s'affaiblissant, la libération de corticolibérine hypothalamique et de corticostimuline hypophysaire reprend de sorte que la concentration plasmatique de la seconde est élevée en fin de nuit.

Figure 6. Axe hypothalamus-adénohypophyse-glande corticosurrénale



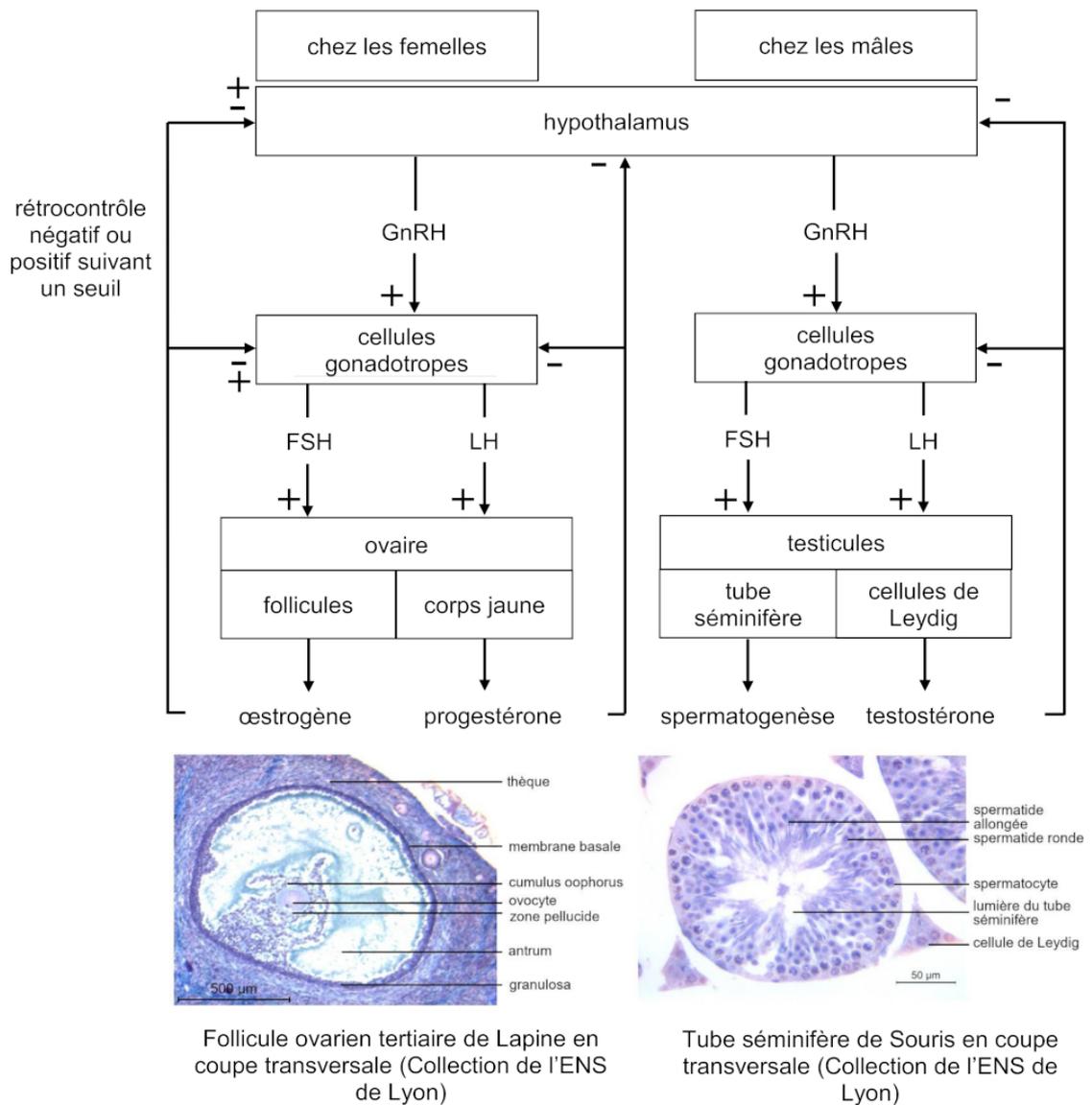
Coupe longitudinale de glande surrénale
de Lapin (Collection de l'ENS de Lyon)

Ainsi, l'hypothalamus produit une neurohormone, la corticolibérine, déversée dans les vaisseaux sanguins capillaires du système porte hypothalamo-hypophysaire. Elle agit sur les cellules corticotropes de l'hypophyse, stimulant la sécrétion de l'hormone qu'elles synthétisent, la corticostimuline. Libérée dans le sang, elle contrôle le fonctionnement de la glande corticosurrénale, dont elle augmente l'activité, en l'occurrence la production d'hormones corticoïdes, qui exercent en retour un rétrocontrôle négatif sur l'hypothalamus et les cellules corticotropes de l'hypophyse.

À l'instar de l'hypothalamus et la neurohypophyse, l'hypothalamus et l'adénohypophyse forment un complexe fonctionnel. Son fonctionnement implique une communication hormonale par voie sanguine, empruntant le système porte hypothalamo-hypophysaire. Les neurohormones hypothalamiques agissent directement sur les cellules endocrines de l'adénohypophyse, sans être préalablement distribuées dans l'ensemble de l'organisme. Les hormones hypophysaires contrôlent pour leur part l'activité de glandes endocrines périphériques, elles sont qualifiées de glandulotropes.

Outre la glande corticosurrénale, d'autres glandes endocrines périphériques sont intégrées dans un axe hypothalamo-adénohypophysaire.

Figure 7. Axes hypothalamus-adénohypophyse-gonade



Parmi les cellules endocrines de l'adénohypophyse figurent les cellules gonadotropes produisant des hormones appelées gonadostimulines ou gonadotrophines : la FSH (follicle stimulating hormone), hormone folliculostimulante, et la LH (luteinizing hormone), hormone lutéinisante.

Schématiquement, chez la femelle l'hormone folliculostimulante et l'hormone lutéinisante stimulent la production d'œstrogènes par les follicules ovariens et la production de progestérone par le corps jaune. Toutes deux ont par ailleurs des actions directes sur les follicules ovariens, favorisant leur croissance et leur transformation en corps jaunes, l'hormone lutéinisante déclenchant par ailleurs l'ovulation.

Chez le mâle, l'hormone folliculostimulante agit sur les cellules de Sertoli et stimule la production d'inhibine tout en favorisant la spermatogénèse. L'hormone lutéinisante stimule la production de testostérone par les cellules de Leydig du testicule.

De la même manière que dans l'axe hypothalamus-adénohypophyse-glande corticosurrénale, la libération des gonadostimulines par l'hypophyse est contrôlée par une hormone hypothalamique, la gonadolibérine également désignée par l'acronyme GnRH (gonadotropin releasing hormone).

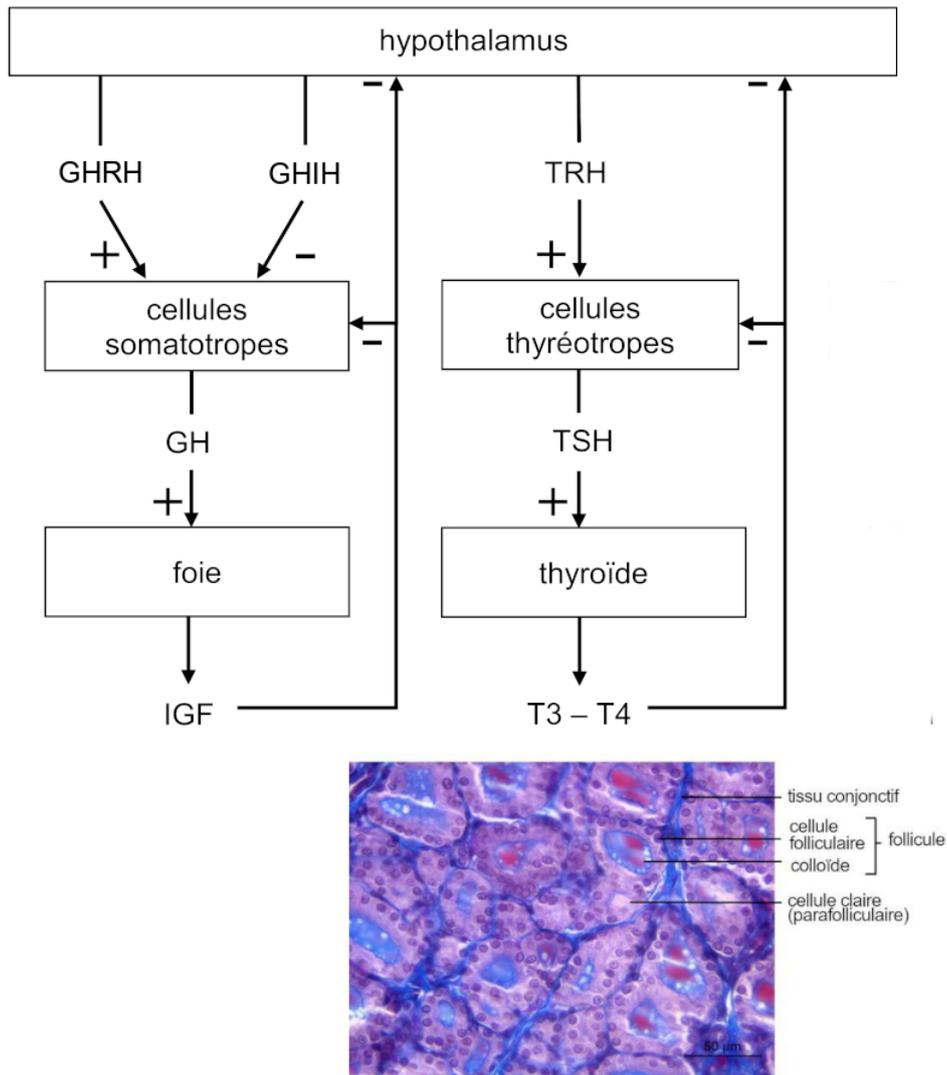
Testostérone et inhibine libérées par les testicules en réponse à la stimulation par les hormones folliculostimulante et lutéinisante exercent un rétrocontrôle négatif sur les cellules gonadotropes de l'hypophyse et sur l'hypothalamus.

Le complexe hypothalamo-
hypophysaire des Mammifères
et son fonctionnement

Œstrogènes et progestérone libérés par les ovaires exercent un rétrocontrôle négatif pendant la phase préovulatoire du cycle ovarien, puis un rétrocontrôle positif à l'origine d'une décharge d'hormone lutéinisante provoquant l'ovulation. Le rétrocontrôle négatif reprend pendant la phase postovulatoire.

Finalement, le principe du fonctionnement de l'axe hypothalamus-adénohypophyse-gonades est semblable à celui de l'axe hypothalamus-adénohypophyse-glande corticosurrénale. Toutefois, les gonadostimulines exercent également une action directe sur les gonades.

Figure 8. Axes hypothalamus-adénohypophyse-glandes endocrines



Glande thyroïde en coupe transversale
(Collection de l'ENS de Lyon)

Les cellules somatotropes de l'adénohypophyse produisent l'hormone de croissance, appelée somatostimuline, somatotrophine et également désignée par les acronymes STH (somatotropic hormone) et GH (growth hormone). Elle stimule la production de somatomédine C, ou IGF (insulin-like growth factor), par le foie, hormone agissant notamment sur le cartilage dont elle provoque la croissance.

L'activité des cellules somatotropes est contrôlée par deux hormones hypothalamiques antagonistes, la somatolibérine ou GHRH (growth hormone releasing hormone) et la somatostatine ou GHIH (growth hormone release inhibiting hormone) stimulant et inhibant respectivement la sécrétion de somatostimuline par l'adénohypophyse.

Le complexe hypothalamo-hypophysaire des Mammifères et son fonctionnement

Parallèlement la somatomédine C exerce un rétrocontrôle négatif sur la libération de somatostimuline par l'adénohypophyse et de somatolibérine par l'hypothalamus de sorte que la sécrétion de somatostimuline est pulsatile.

Les cellules thyrotropes pour leur part synthétisent la thyrostimuline ou thyrotrophine, également désignée par l'acronyme TSH (thyroid stimulating hormone), stimulant l'activité de la glande thyroïde. En réponse elle libère les hormones thyroïdiennes, T3 (triiodothyronine) et T4 (tétraiodothyronine), contrôlant la croissance et le métabolisme.

L'activité des cellules thyrotropes est stimulée par une hormone hypothalamique, la thyrolibérine ou TRH (thyrotropin releasing hormone) et inhibée par les hormones thyroïdiennes en raison d'un rétrocontrôle négatif s'exerçant de même sur l'hypothalamus.

Ainsi, l'adénohypophyse sécrète divers hormones glandulotropes, la corticostimuline (ACTH), les gonadostimuline (FSH et LH), la somatostimuline (GH) et la thyrostimuline (TSH). Elles agissent sur les glandes endocrines périphériques dont elles stimulent l'activité, respectivement la glande corticosurrénale, les cellules endocrines des gonades, le foie et la glande thyroïde.

Les neurones de l'hypothalamus pour leur part sécrètent des neurohormones contrôlant l'activité des cellules de l'adénohypophyse. Ce sont la corticolibérine, la gonadolibérine, la somatolibérine et la thyrolibérine qui stimulent la libération des stimulines hypophysaires, et la somatostatine qui a une action inhibitrice. Elles sont libérées dans le système porte hypothalamo-hypophysaire.

De manière générale, les neurones hypothalamiques et les cellules adénohypophysaires subissent un rétrocontrôle négatif exercé par les hormones des glandes endocrines périphériques de sorte que la production hormonale est en permanence ajustée.

Cependant, les hormones adénohypophysaires agissent parfois directement sur des organes effecteurs, à l'instar des gonadostimulines voire de la somatostimuline.

La production d'hormones effectrices

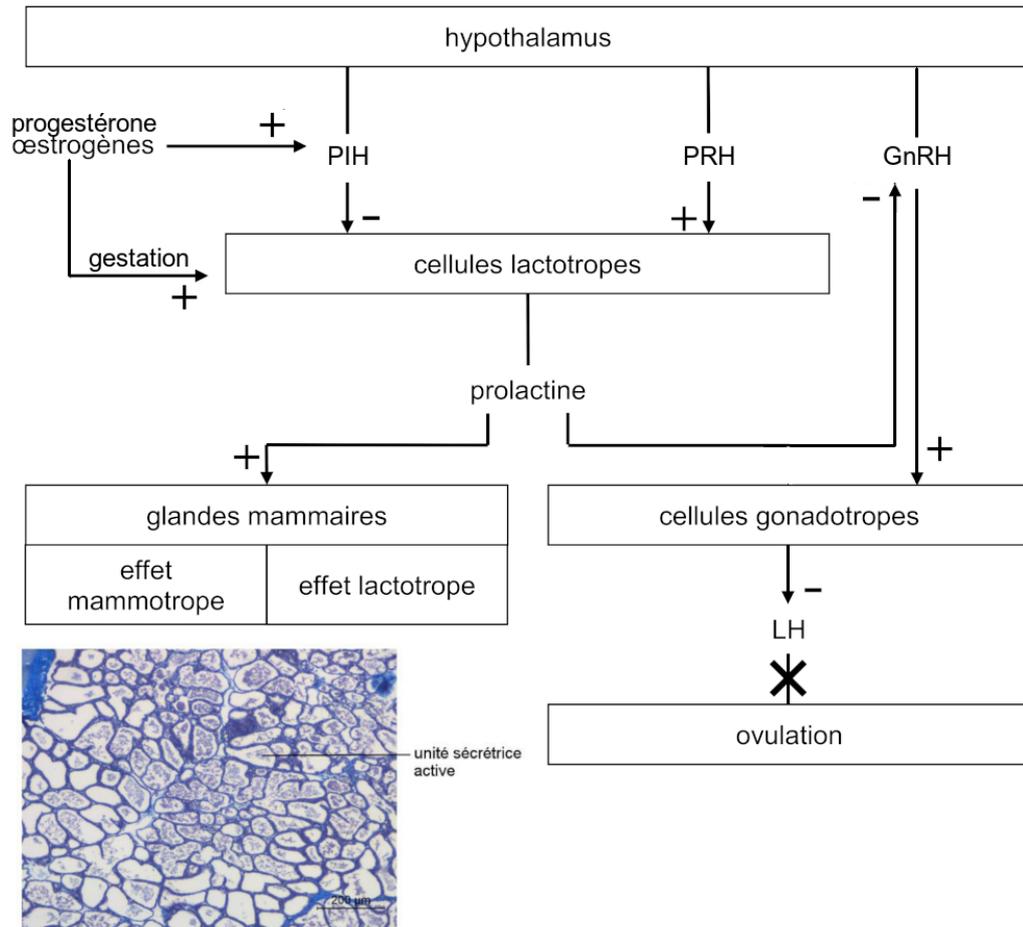
L'adénohypophyse contient des cellules lactotropes produisant une hormone appelée prolactine, lactostimuline ou mammotrophine. Elle stimule la prolifération et la différenciation des cellules sécrétrices des mamelles pendant la gestation, ainsi que la production des constituants du lait après la parturition. Durant la lactation, la prolactine provoque une diminution de la sécrétion de gonadolibérine, induisant une diminution de la concentration plasmatique d'hormone lutéinisante, qui inhibe l'ovulation.

La sécrétion de prolactine par les cellules lactotropes est pulsatile, suit un rythme circadien et le cycle ovarien. La sécrétion est élevée la nuit, pendant la gestation et en période de lactation, elle est alors stimulée par la succion du mamelon.

L'activité des cellules lactotropes hypophysaires est contrôlée par une neurohormone hypothalamique inhibitrice, la PIH (prolactin release inhibiting hormone) correspondant à la dopamine, et une neurohormone hypothalamique stimulatrice, la PRH (prolactin releasing hormone).

Un contrôle périphérique intervient également, la progestérone et les œstrogènes inhibent sa sécrétion en stimulant la libération de la neurohormone hypothalamique inhibitrice. En revanche, lors de la gestation les œstrogènes semblent agir directement sur les cellules lactotropes, stimulant la production de prolactine.

Figure 9. Axe hypothalamus-adénohypophyse-effecteur à prolactine



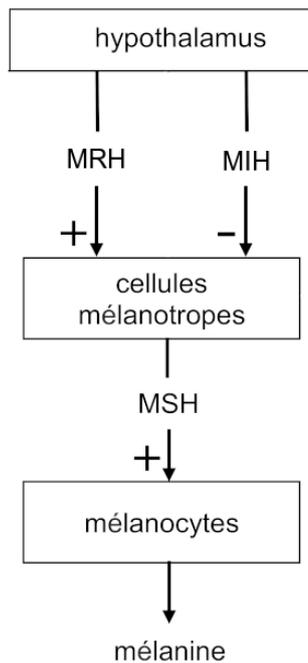
Glande mammaire de Rate allaitante en coupe transversale (Collection de l'ENS de Lyon)

Ainsi, l'adénohypophyse sécrète une hormone agissant directement sur des organes effecteurs, sous le contrôle de l'hypothalamus.

Le cas de la prolactine est original à plusieurs titres : le contrôle hypothalamique de sa sécrétion par les cellules lactotropes est principalement inhibiteur, et elle n'exerce pas de rétrocontrôle négatif sur l'hypothalamus ou l'hypophyse.

Une seconde hormone adénohypophysaire agit directement sur un effecteur.

Figure 10. Axe hypothalamus-adénohypophyse-effecteur à mélanostimuline



Les cellules mélanotropes de l'adénohypophyse sécrètent la mélanostimuline ou mélanotrophine, également appelée MSH (melanocyte stimulating hormone), agissant sur les mélanocytes tégumentaires. Elle provoque la synthèse et la dispersion de la mélanine, pigment brun-noir colorant le tégument.

La sécrétion de mélanostimuline est contrôlée par une mélanolibérine et une mélanostatine hypothalamiques, respectivement désignées par les acronymes MRH (MSH releasing hormone) et MIH (MSH release inhibiting hormone).

Conclusion

L'hypothalamus et l'hypophyse des Mammifères forment donc un complexe structural et fonctionnel, carrefour des systèmes nerveux et endocrinien.

L'hypophyse est constituée de deux régions, la neurohypophyse et l'adénohypophyse, dont les relations avec l'hypothalamus diffèrent.

La neurohypophyse est formée des axones et terminaisons des neurones hypothalamiques. Organe neurohémal, elle libère des neurohormones dans l'appareil circulatoire, l'ocytocine et la vasopressine.

L'adénohypophyse est constituée de cellules endocrines, et reliée à l'hypothalamus par voie sanguine avec le système porte hypothalamo-hypophysaire. Elle libère des hormones glandulotropes agissant sur des glandes endocrines périphériques, la corticostimuline, les gonadostimulines, la somatostimuline et la thyroestimuline. Elle sécrète également des hormones agissant directement sur des organes effecteurs, la prolactine et la mélanostimuline. La libération des hormones adénohypophysaires est contrôlée par des neurohormones hypothalamiques, libérines activatrices et statines inhibitrices. De manière générale, des rétrocontrôles négatifs sont exercés sur l'hypothalamus et l'adénohypophyse par les hormones des glandes endocrines périphériques. Des véritables axes hypothalamus-hypophyse-glande endocrine périphérique sont ainsi constitués.

Les neurohormones et hormones du complexe hypothalamo-hypophysaire sont fréquemment de nature protéique et présentes chez les Vertébrés non mammaliens. La comparaison de leurs séquences révèle que certaines dérivent d'un gène ancestral. Ainsi somatostimuline et prolactine présentent des similitudes, de même que thyroestimuline et gonadostimulines, ocytocine et vasopressine. Selon les

Bibliographie et sitographie

Livres

Charles G.D Brook et Nicholas J. Marshall. *Endocrinologie* . DeBoeck Université. 1998. 205 p.. [2-7445-0040-2]

Simon Idelman et Jean Verdeti. *Endocrinologie et communications cellulaires*. EDP Sciences. 2018. 584 p..
Grenoble Sciences. [2-86883-476-0]

Sites internet

Ocytocine. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]* . Fondation Wikimedia. 25 février 2019 [27 mars 2019].
Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Ocytocine> .

Prolactine. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]* . Fondation Wikimedia. 24 décembre 2018 [31 mars 2019].
Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Prolactine> .

Hormone corticotrope. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]* . Fondation Wikimedia. 1 février 2019 [25 mars 2019].
Disponible sur : https://fr.wikipedia.org/wiki/Hormone_corticotrope .

Vasopressine. In *Wikipédia, l'encyclopédie libre [en ligne]* . Fondation Wikimedia. 13 mars 2019 [23 mars 2019].
Disponible sur : <https://fr.wikipedia.org/wiki/Vasopressine> .