

Organisation & Diversité du Monde Animal Numéro 4

CHANET B.

Département Systématique et Evolution, USM 603 MNHN, UMR 7138, CP26, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier
75005 PARIS, France, chanet@mnhn.fr

Titre en anglais : Organisation and Diversity of Animal Kingdom. N° 4.

Mots-clés : *anatomie, phylogénie, animaux, enseignement.*

Keywords : anatomy, phylogeny, animals, teaching.

Abstract. *The purpose of this document is to expose the basis on the systematic and the anatomy of animals to biology students. Phylogenetically organized, it presents the major clades and their interrelationships; synapomorphies are indicated, homologies commented, some insights on the biology of organisms are specified.*

Résumé. Le but de ce travail est d'exposer les bases de la systématique et de l'anatomie des animaux à des étudiants en biologie. Organisé phylogénétiquement, il présente les clades principaux ainsi que leurs relations de parenté ; les synapomorphies sont indiquées, les homologies commentées et quelques aspects de la biologie des organismes présentés.

Mot de la rédaction. Ce travail se distingue des autres articles des C@C en ce qu'il ne présente aucune observation anatomique originale, c'est pourquoi il est publié via quatre numéros spéciaux. Les C@C sont ouverts à tout travail de diffusion de données anatomiques des animaux.

Euarthropodes

Eucaryotes
 Unicontes
 Opisthocontes
 Métazoaires
 Eumétazoaires
 Bilatériens
 Protostomiens
 Ecdysozoaires

Position systématique

Les Euarthropodes sont avec les Nématodes des Ecdysozoaires. En effet, tous possèdent une cuticule composée de trois couches (Fig. 1) et renouvelée par des mues (Fig. 11) contrôlées par des hormones ecdystéroïdes.

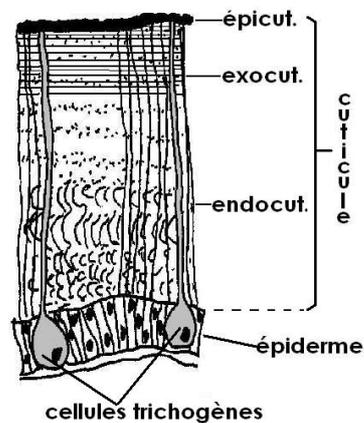


Figure 1. Coupe dans le tégument d'un Ecdysozoaire. Épaisseur. Une centaine de microns.

Cette cuticule contient de la chitine α - un polysaccharide azoté polymère de β -acétyl-glucosamine (Fig. 2) – associée à des protéines (25 à 75% du poids sec de la cuticule). Les molécules de chitine forment de longues chaînes ramifiées.

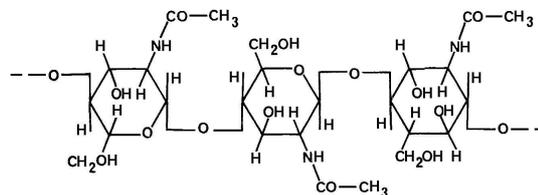


Figure 2. Structure simplifiée d'une molécule de chitine.

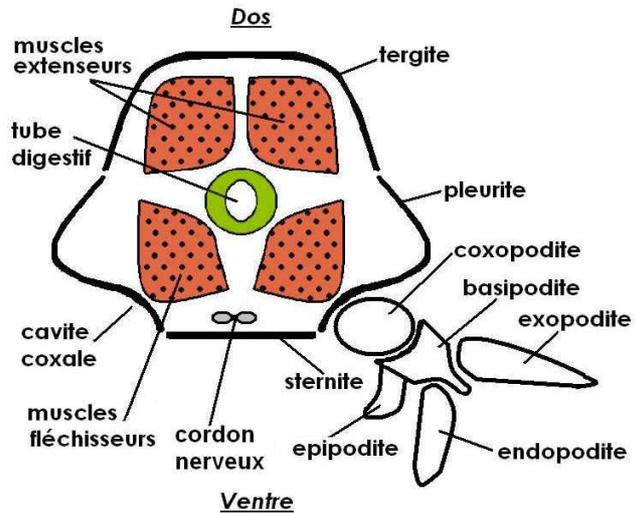
Le terme Euarthropodes regroupe les clades d'Arthropodes actuels. Ce dernier, plus classique, rassemble les Euarthropodes et de nombreux et diversifiés groupes fossiles, notamment les trilobites et les étonnants animaux retrouvés dans le gisement de Burgess Pass (dans les schistes cambriens des Rocheuses canadiennes datés de -540 Ma).

Synapomorphies

Les Euarthropodes partagent les caractères évolués suivants :

- un exosquelette composé de pièces articulées (Figs. 3 et 6) recouvrant tout le corps.

Figure 3. Coupe transversale schématique dans un métamère d'Euarthropode.



- la régionalisation du corps aboutit à des appendices de forme différente selon les régions. En général, les plus antérieurs sont impliqués dans la détection et la prise de nourriture, alors que les suivants sont locomoteurs. Chez les espèces aquatiques, les derniers appendices portent le plus souvent les branchies et participent au soutien des œufs.

- des appendices articulés répétés de métamère en métamère (Figs. 3 et 6).

- des yeux composés latéraux.

Les yeux sont formés par la juxtaposition d'unités photoréceptrices indépendantes : les ommatidies (d'une dizaine à plusieurs milliers par œil chez certaines espèces) (Fig. 4). De section hexagonale ou carrée, chacune de ces structures présente une différenciation apicale en une cornée et un cristallin transparents. A la base, un rhabdome, formé par les rhabdomères (microvillosités contenant les pigments photosensibles) des cellules réceptrices (Fig. 5), assure la transduction de la lumière en message nerveux. Chaque ommatidie reçoit la lumière venant d'une région de l'espace ; la vision globale s'effectue par apposition des informations perçues par chaque ommatidie, ainsi que par superposition, les rayons pouvant passer d'une ommatidie à l'autre.

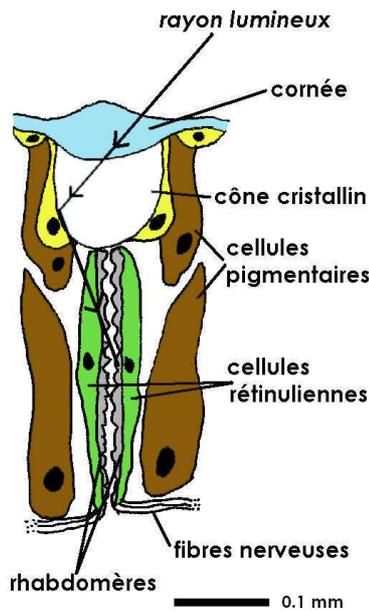


Figure 4. Coupe verticale dans une ommatidie.

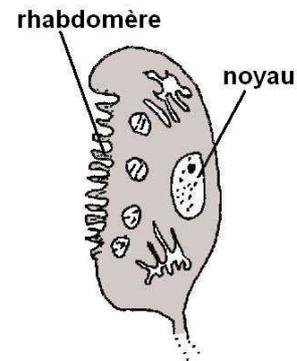


Figure 5. Cellule rhabdomérique.

Organisation

Le corps est organisé en métamères successifs, chacun représentant une unité structurale répétée. Toutefois, la spécialisation et la régionalisation des métamères sont plus poussées chez les Euarthropodes que chez les Annélides ; en cela leur métamérie est qualifiée d'hétéronome.

4 plaques composent le squelette d'un métamère (Figs. 3 et 6) :

- le tergite, dorsal.
- le sternite, ventral.
- deux pleurites, latérales.

Ces plaques sont articulées ou soudées entre elles selon les groupes systématiques et les régions corporelles. Sur leur face interne, elles présentent des expansions, les apodèmes, sur lesquelles viennent s'insérer les muscles (Fig. 6).

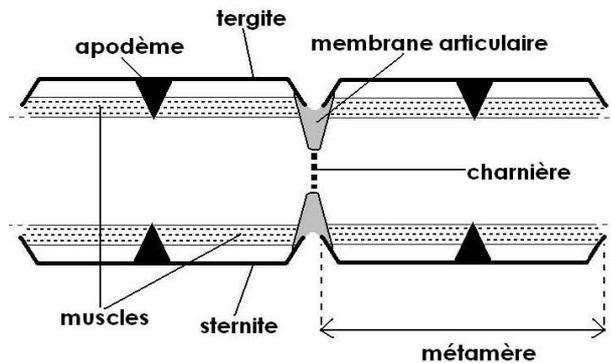


Figure 6. Coupe longitudinale schématique dans deux métamères successifs.

La métamérie hétéronome s'accompagne de la formation d'une tête authentique, formée par le rapprochement et la fusion de plusieurs métamères. Les caractéristiques de cette céphalisation sont :

- la présence d'appendices céphaliques spécialisés dans la détection et la prise de nourriture.
- une concentration des ganglions nerveux de ces métamères en un « cerveau », les ganglions cérébroïdes et en une masse sous-œsophagienne (Fig. 9).
- un renforcement cuticulaire protégeant les centres nerveux et recouvrant la tête et quelquefois le thorax : la carapace.

La régionalisation post-céphalique est différente et varie selon les groupes. Chez les Chélicérates, le corps est divisé en un prosome (comprenant la tête) et un opisthosome. Chez les Myriapodes et les Rémipèdes, deux régions fondamentales existent : la tête et le tronc. Chez les Pancrustacés, en général trois régions existent : tête, tronc et abdomen. Ces différentes régions, ou tagmes, diffèrent par le nombre de métamères :

	Chélicérates	Myriapodes et Rémipèdes	Hexapodes et Pancrustacés (hors Rémipèdes)
TAGMES	Prosome (7) °	Tête (5)	Tête (5)
	Opisthosome (12)	Tronc (jusqu'à 200)	Thorax (3*-8)
			Abdomen (6-11*)
Telson (1)	Telson (1)	Telson (1)	

Le nombre de métamères par tagme est indiqué entre parenthèses.

L'étoile (*) indique le nombre chez les Hexapodes.

L'homologie tête/prosome n'est pas certaine.

Les plaques rigides recouvrent entièrement le corps ; elles sont reliées par la cuticule amincie au niveau des articulations, plus souple (Fig. 6). L'ensemble de ces structures est d'origine épidermique, donc ectodermique. Les cellules épidermiques sécrètent la cuticule externe, épaisse et rigide. Le durcissement de cette cuticule se réalise soit par tannage quinonique des lipoprotéines associées (par exemple, chez les Chélicérates et les Hexapodes, la fraction protéique tannée étant appelée la sclérotine), soit par dépôt de carbonate de calcium (chez les « Crustacés » et certains Myriapodes). Cette cuticule s'étend également dans les portions antérieure (stomodeum) et postérieure (proctodeum) du tube digestif.

Cette cuticule a une structure feuilletée, en trois couches principales :

- épicuticule, externe.

mince (quelques microns) et imperméable (cireuse par la présence de paraffines, esters d'acides gras, d'alcools primaires et de polyphénols). Sa couche basale est riche en lipoprotéines (le tannage durcit la cuticule).

Cette couche est sécrétée par les cellules épidermiques, dont les prolongements cytoplasmiques traversent les couches sous-jacentes.

- exocuticule, médiane.

rigide (absente aux niveaux des articulations)

- endocuticule.

souple, calcifiée chez certaines espèces

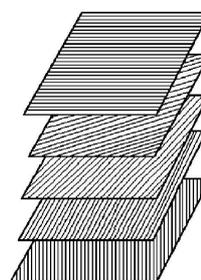


Figure 7. Disposition hélicoïdale des fibres de chitine dans l'exocuticule

Ces deux dernières sont principalement constituées de chitine, associée à des protéines (sclérotine). L'organisation spatiale des fibres de chitine est celle d'un « contreplaqué », avec des lamelles superposées dont l'orientation des fibres change d'une lamelle à l'autre de manière hélicoïdale (Fig. 7).

Cette structure de la cuticule permet de remplir plusieurs rôles protecteurs :

- *mécanique*, par sa dureté.
- *chimique*, par son insolubilité dans l'eau.
- *métabolique*, par son imperméabilité à l'eau.
- *microbien* : seuls quelques champignons pathogènes peuvent traverser le tégument. Mais, son renouvellement cyclique gêne leurs infestations.

Le tégument est parsemé de récepteurs sensibles à la lumière, aux substances chimiques, aux vibrations de l'air et du substrat. Dans tous les cas, une ou des cellules sensorielles épidermiques sont reliées à un centre nerveux via une fibre nerveuse sensitive. Dans le cas d'une soie sensorielle à fonction tactile (Fig. 8), une cellule principale sécrète la soie, est entourée par une cellule accessoire et est en contact basalement avec une cellule sensorielle.

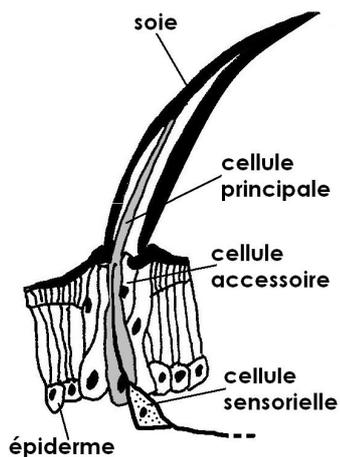


Figure 8. Détail d'une coupe dans le tégument montrant une soie tactile.

Les Euarthropodes sont particulièrement sensibles à toutes les vibrations du milieu. De plus, ils possèdent des yeux très efficaces. Les Antennates possèdent des antennes impliquées dans la réception des stimuli olfactifs mais aussi des vibrations.

Le système nerveux est ventral, à l'exception des ganglions cérébroïdes situés dorsalement vis-à-vis du tube digestif. Chaque ganglion est un centre nerveux et est relié aux autres par des connectifs longitudinaux. Selon les groupes systématiques, ces ganglions présentent des degrés de fusion.

Généralement, en région céphalique, les ganglions forment un « cerveau » formé de trois parties (Fig. 9) :

- le protocérébron où aboutissent les nerfs optiques.
- le deutocérébron où arrivent des nerfs antennaires.
- le tritocérébron correspondant au collier périoesophagien.

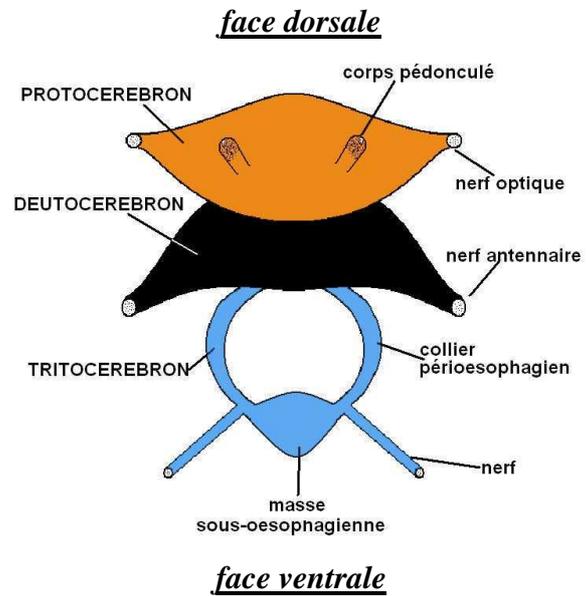


Figure 9. Organisation d'un « cerveau » d'Euarthropode, vue antérieure.

Biologie

Les Euarthropodes constituent le groupe d'animaux le plus diversifié non seulement en nombre d'espèces, mais aussi en adaptations écologiques ; ces animaux étant présents dans tous les milieux et sous toutes les latitudes, altitudes et profondeurs.

La respiration selon les groupes systématiques, peut être cutanée (formes de très petite taille), branchiale (chez les formes aquatiques), « pulmonée » (chez certains chélicérates) ou trachéenne (chez certains chélicérates, les Myriapodes et les Hexapodes). Les branchies sont portées par les endopodites (Fig. 3). Chez les formes terrestres, un système particulier s'est mis en place (sans doute plusieurs fois) grâce aux trachées (Fig. 10).

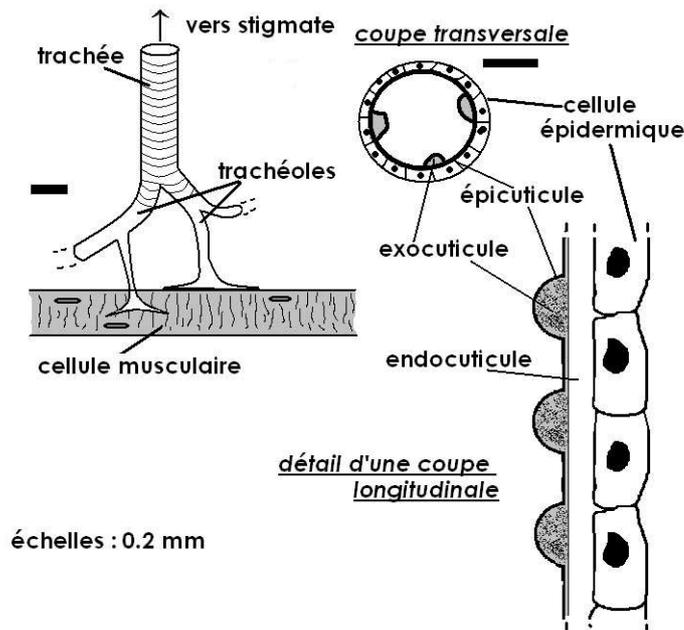


Figure 10. Structure des trachées.

Les trachées sont des tubules internes ramifiés parcourant le corps jusqu'aux organes ; elles leur apportent directement l' O_2 atmosphérique et assurent la ventilation du CO_2 . Ce système est d'origine épidermique et la paroi des tubes a une structure cuticulaire (Fig. 10). Chez les Hexapodes, à l'extrémité des trachéoles, les échanges gazeux avec les cellules se réalisent au niveau d'une hémolymphe sans pigment respiratoire. Ce réseau trachéen peut montrer localement des renflements : les sacs aériens.

Chez les formes aquatiques de petite taille, par exemple, la daphnie (Fig. 21), la balane (Fig. 17) ou les larves (Figs. 16, 19 et 24)), la respiration est intimement liée à la prise de nourriture. En effet, la microphagie constitue leur mode de nutrition et les branchies peuvent donc à la fois recueillir les particules alimentaires et réaliser les échanges gazeux respiratoires.

L'excrétion peut s'effectuer de plusieurs manières :

- par des glandes coxales (notamment chez les Chélicérates).
- par des néphrocytes, accumulant les déchets et servant de rein d'accumulation.
- par les tubes de Malpighi, (Figs. 28 et 29) dont le fonctionnement sera détaillé dans la partie « Hexapodes ».

Le fonctionnement de ces différents organes assure aussi l'osmorégulation. Différentes substances toxiques peuvent être accumulées dans la cuticule et éliminées au moment de la mue. Chez les formes terrestres, le rejet a lieu sous forme d'acide urique (très soluble et donc nécessitant peu d'eau pour être éliminé).

Un « sang », sans cellule transportant les gaz, circule de l'arrière vers l'avant dans un vaisseau contractile, présentant un élément contractile tubulaire dans chaque segment du corps. Un vaisseau ventral faisant circuler le « sang » d'avant en arrière est également présent. Ce « sang » est en fait une hémolymphe, avec un pigment respiratoire chez les espèces à respiration branchiale et pulmonée. L'hémolymphe contient également des cellules.

La présence et la rigidité de l'exosquelette imposent un mode de croissance particulier, discontinu par sauts de croissance, conséquences du renouvellement périodique de la cuticule ; ce processus est connu sous le nom de mue ou exuviation (Fig. 11).

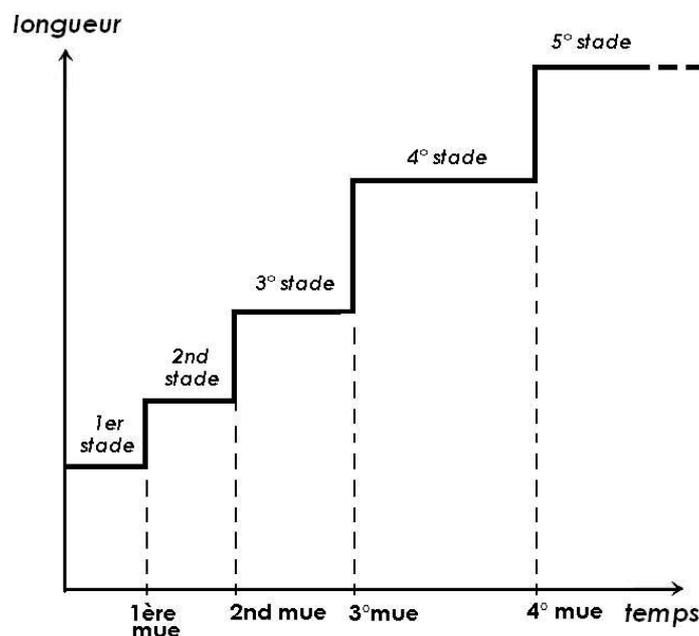


Figure 11. Croissance discontinue chez les Euarthropodes.

La mue est précédée par d'intenses mitoses au niveau de l'épiderme. Ensuite, les cellules épidermiques sécrètent des protéases, assurant la lyse de l'endocuticule et le décollement des parties superficielles. Simultanément, une nouvelle cuticule - souple, molle et incolore - est élaborée en dessous de la précédente. L'ancienne cuticule (exo.- et épicuticule) se rompt selon des lignes d'amincissement (prédéfinies et spécifiques) et l'animal s'extirpe de cet ancien carcan, apodèmes, proctodeum, stomodeum et tubes trachéens compris. Momentanément vulnérable, l'animal se cache le plus souvent et connaît une croissance soudaine (Fig. 11) par « détassement » des cellules. La cuticule se durcit ensuite, par tannage ou dépôt de carbonate de calcium, et empêche la croissance jusqu'à la prochaine mue. Chez plusieurs espèces, la mue est aussi une manière de se

« détoxiquer » en éliminant les substances toxiques (métaux lourds ...) accumulées dans la cuticule. Au cours du développement, cette étape peut être accompagnée d'un changement morphologique (Figs. 24 et 33) et donc d'une métamorphose.

Ce phénomène est contrôlé successivement de manière endocrine par le protocébron, dont les neurohormones stimulent la glande de mue, sécrétant à son tour l'hormone de mue ou ecdysone. Cette dernière agit directement sur l'épiderme en provoquant la lyse endocuticulaire et la formation d'une nouvelle cuticule. Ce contrôle sera détaillé dans la partie consacrée aux Hexapodes.

Classification

- Euarthropodes
 - Chélicériformes
 - Pycnogonides
 - Chélicérates
 - Mérostomes
 - Arachnides
 - Mandibulates (ou Antennates)
 - Myriapodes
 - Pancrustacés
 - Rémipèdes
 - Céphalocarides
 - Maxillopodes
 - Branchiopodes
 - Malacostracés
 - Hexapodes

Rémipèdes, Céphalocarides, Maxillopodes, Branchiopodes et Malacostracés étaient regroupés auparavant au sein du groupe des Crustacés, mais aucun caractère propre à ce groupe n'a à ce jour été trouvé. Ces différents groupes sont donc placés en polytomie avec les Hexapodes.

Chélicérates

Eucaryotes
 Uicontes
 Opisthocontes
 Métazoaires
 Eumétazoaires
 Bilatériens
 Protostomiens
 Ecdysozoaires
 Euarthropodes
 Chélicériformes

Position systématique

Les Chélicérates sont des Euarthropodes. Ils sont placés dans le clade des Chélicériformes avec les Pycnogonides sur la base des synapomorphies suivantes (Figs. 12 et 13) :

- la première paire, préorale, d'appendices est celle des chélicères.
- la seconde paire d'appendices, post-orale ainsi que les suivantes, forment des pattes-mâchoires ou pédipalpes.
- 4 paires de pattes ambulatoires ou marcheuses (P1 à P4).
- le corps est divisé en prosome et opisthosome.

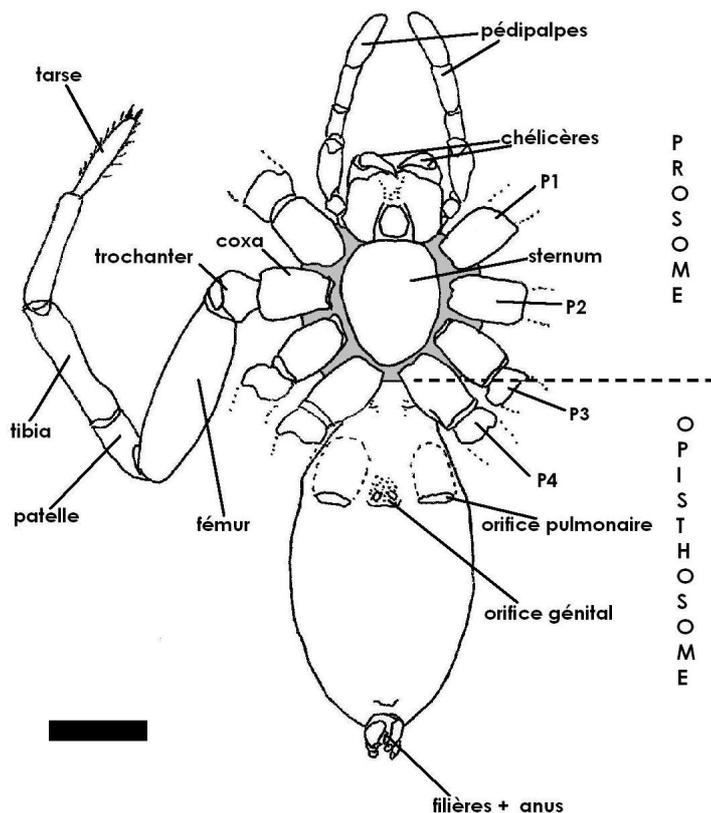


Figure 12. Araignée en vue ventrale.
L'échelle indique 2 mm

Chez les Araignées, le prosome n'est pas segmenté. Chez les Acariens, le prosome et l'opisthosome sont à la fois unis et non segmentés. Les Pycnogonides, « les corps sans âme », sont le groupe frère des Chélicérates au sein du clade des Chélicériformes. Ces organismes marins au corps très grêle, d'où leur nom de « corps sans âme », porté par des

longues et fines pattes marcheuses à 9 éléments ont un opisthosome très réduit, voire absent.

Synapomorphies

Les Chélicérates partagent les caractères évolués suivants :

- le prosome forme un bouclier (Fig. 13).
- le somite génital est formé par le premier segment de l'opisthosome.

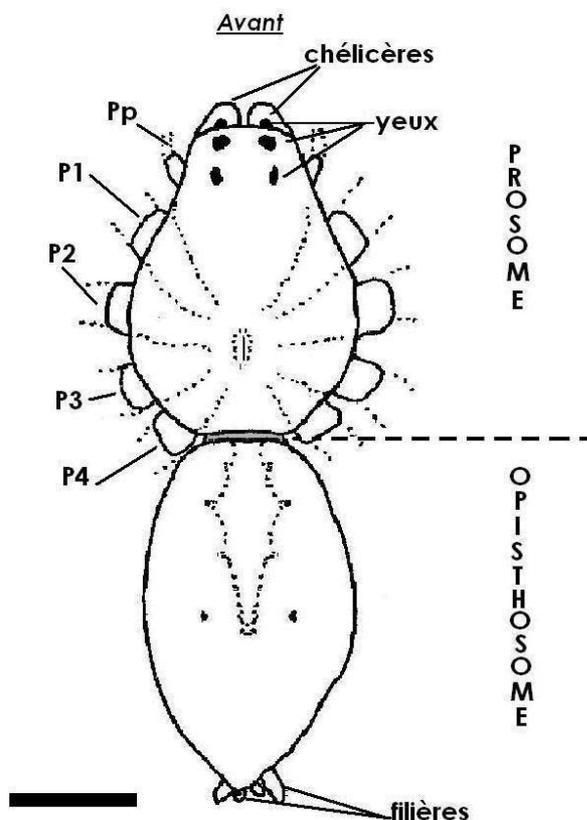


Figure 13. Araignée en vue dorsale.
L'échelle indique 2 mm.

Organisation

Le corps des Chélicérates est divisé en prosome et opisthosome ; le premier est composé de 7 métamères et porte les appendices (chélicères, pédipalpes et pattes), le second est composé de 12 segments et ne porte pas d'appendices (Figs. 12 et 13). L'anus se trouve à l'extrémité postérieure de l'opisthosome, l'orifice génital étant en position antéro-ventrale (Fig. 12).

Les yeux sont simples, en plusieurs paires (Fig. 13) (jusqu'à 6 ou 8 yeux chez certaines araignées). Le corps est recouvert de poils sensoriels les trichobotries. Le système nerveux est très concentré, avec fusion du protocérébron et du tritocérébron, disparition du deutocérébron ; le premier traite les informations en provenance des yeux, le second celles en provenance des chélicères, une masse sous-œsophagienne innerve les autres appendices.

Biologie

A l'exception des limules, qui sont aquatiques et littorales, et de rares formes aquatiques - comme l'araignée d'eau douce ou argyronète (*Argyroneta aquatica*) - les Chélicérates sont des animaux terrestres. La respiration est aérienne, via des trachées et/ou des « poumons » (sauf chez les limules où elle est aquatique et branchiale). Lorsque les échanges gazeux se déroulent via des « poumons » (Figs. 12 et 14). Ceux-ci sont formés de lamelles chitineuses internes où se réalise l'hématose, la ventilation étant réalisée par la contraction de muscles.

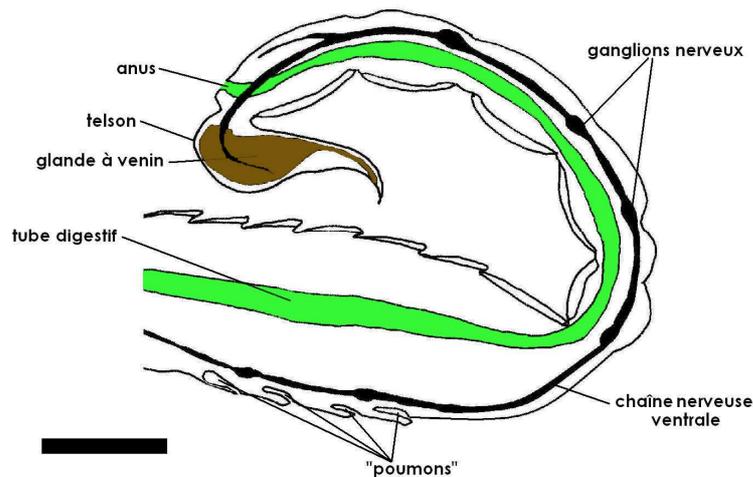


Figure 14. Coupe sagittale dans l'opisthosome d'un scorpion. L'échelle indique 1 cm.

Chez les formes de petite taille, la simple diffusion des gaz est suffisante (respiration cutanée). Le pigment respiratoire est l'hémocyanine. En général, tous ces animaux sont prédateurs ou nécrophages avec des cas de phytophagie et de parasitisme chez les acariens (hématophagie chez la tique (*Ixodes ricinus*) pouvant de la sorte inoculer différentes maladies, formation de galles sur les feuilles de certains arbres). Beaucoup de chélicérates jouent un rôle écologique important dans la faune des sols (cas des Acariens libres). Chez les espèces de grande taille, le mimétisme et l'homochromie sont fréquents. Les espèces prédatrices présentent des glandes à venin, associées à la partie terminale de l'opisthosome – le telson (Fig. 14) – chez les scorpions ou aux chélicères chez les araignées. Le venin peut être très puissant par sa richesse en neurotoxines et substances hémolytiques ; leur morsure (chélicères) ou piqûre (telson) peuvent être très douloureuses, voire mortelles (mygales (*Avicularia sp*), veuve noire (*Ladroectus mactans*), plusieurs espèces de scorpions). La prise de nourriture se réalise par injection des sucs digestifs dans la proie immobilisée (digestion extra-orale), puis succion des chairs hydrolysées. Prédatrices solitaires, les araignées tissent une toile, redoutable outil pour chasser les proies tissée grâce aux sécrétions protéiques des glandes séricifères.

Le gonochorisme est la règle, la fécondation fait suite à un accouplement, quelquefois avec des parades nuptiales (scorpions), quelquefois avec prédation du mâle par la femelle. Le mâle dépose - soit au sol, soit sur la femelle - un spermatophore au moyen d'un pédipalpe. La viviparité et l'ovoviviparité sont fréquentes, certaines espèces portent leurs jeunes sur leurs dos. La segmentation est superficielle.

Classification et exemples

Mérostomes

limule

Limulus polyphemus

Arachnides

Scorpions

scorpion languedocien

Buthus occitanus

Pseudoscorpions

Neobisium tuzeti

Araignées

épeire diadème

Araneus diadematus

mygale

Avicularia sp

Acariens

aoûtat

Thrombicula autumnalis

sarcopte

Sarcoptes scabiei

(agent de la gale humaine)

Opilions

faucheur ou faucheux

Phalangium sp

Myriapodes

Eucaryotes
 Unicotes
 Opisthocontes
 Métazoaires
 Eumétazoaires
 Bilatériens
 Protostomiens
 Ecdysozoaires
 Euarthropodes
 Mandibulates

Position systématique

Les Myriapodes, communément appelés mille-pattes sont des Euarthropodes. Ils sont placés dans le clade des Mandibulates avec les Pancrustacés sur la base des synapomorphies suivantes (Fig. 15) :

- une paire d'appendices préoraux peu articulés : les mandibules.
- présence d'antennes multiarticulées.

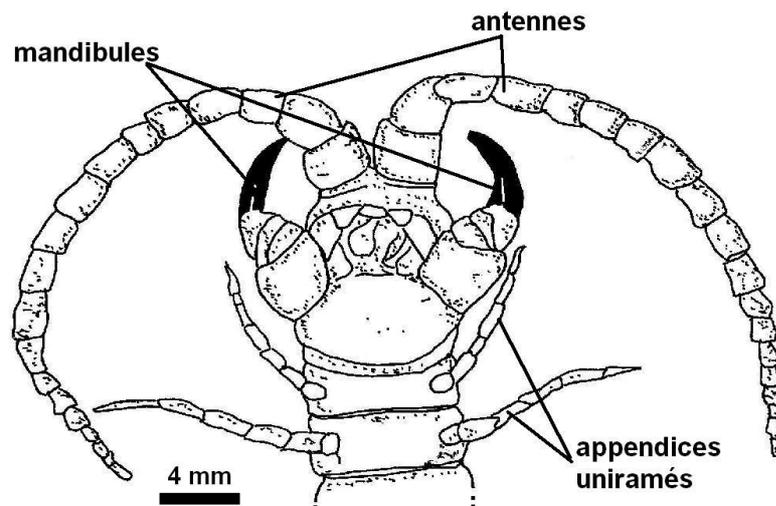


Figure 15. Région antérieure d'une scolopendre (*Scolopendra sp*), vue ventrale.

Synapomorphies

Les Myriapodes partagent les caractères évolués suivants :

- appendice uniramé (Fig. 15).
- organes de Tömösvary : organes sensoriels à rôle inconnu.

Par ailleurs, les Myriapodes présentent deux caractères convergents avec les Hexapodes. Ces caractères, liés à la vie en milieu terrestre, sont la présence de trachées et de tubes de Malpighi (Fig. 29).

Organisation

Le corps présente une région céphalique bien individualisée, un tronc composé de très nombreux métamères (200 au maximum, et non 1000 comme leur nom commun pourrait le laisser supposer) identiques, chacun muni d'appendices, et un telson terminal. La tête présente une paire d'antennes et trois paires d'appendices buccaux (mandibules et maxilles). Deux groupes principaux de Myriapodes sont classiquement reconnus : les Diplopodes à 2 paires de courtes pattes par métamère et les Chilopodes à 1 paire de longues pattes par métamère).

Biologie

Les Myriapodes vivent dans les lieux humides et obscurs (humus, sols, écorces...). Les Diplopodes sont fouisseurs, lents, phytophages et dévastateurs de cultures, les Chilopodes sont d'actifs prédateurs et capables d'inoculer un venin par leurs crochets, appelés forcipules.

Le développement est sans métamorphose ; il peut être anamorphe ou épimorphe. Dans le premier cas (développement anamorphe), le nombre définitif de segment est acquis au cours de mues successives (cas des Diplopodes), alors que dans le second (développement épimorphe), les individus possèdent dès l'éclosion le nombre définitif de segments et de pattes (cas des Chilopodes).

Classification et exemples

Diplopodes

iule

Iulus scandinavus

Chilopodes

géophile

Geophilus carpophagus

scolopendre

Scolopendra cingulata

Pancrustacés

Eucaryotes
 Unicotes
 Opisthocontes
 Métazoaires
 Eumétazoaires
 Bilatériens
 Protostomiens
 Ecdysozoaires
 Euarthropodes
 Mandibulates

Position systématique

Les Pancrustacés sont des Euarthropodes. Ils sont placés dans le clade des Mandibulates avec les Myriapodes sur la base des synapomorphies suivantes :

- une paire d'appendices préoraux peu articulés : les mandibules
- présence d'antennes multiarticulées

Synapomorphie

En plus de caractères moléculaires, les Pancrustacés partagent le caractère évolué suivant :

- la larve est de type nauplius (avec disparition chez les Hexapodes) (Fig. 16).

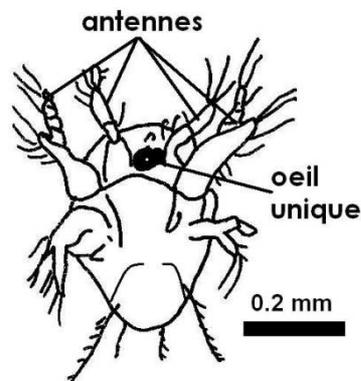


Figure 16. Larve nauplius.

Cette larve possède un œil unique et des appendices (antennules, antennes et mandibules) ayant un rôle natatoire. La croissance s'effectue par allongement de la larve par la zone préanale et au moyen de mues successives.

Auparavant, Rémipèdes, Céphalocarides, Maxillopodes, Branchiopodes (ces 4 groupes rassemblés au sein des Entomostracés) et les Malacostracés étaient regroupés au sein des Crustacés. Or, les analyses phylogénétiques n'ont pas montré les monophylies des Entomostracés et des Crustacés. De plus, les Hexapodes sont proches de tous ces animaux et, en fait, tous peuvent être rassemblés au sein des Pancrustacés, sans que les relations de parenté précises entre ces groupes ne soient clairement établies à ce jour.

Biologie

La respiration de ces animaux est branchiale, sauf chez les Hexapodes où elle trachéenne, et chez les cloportes où des « pseudotrachées » sont creusées dans les appendices abdominaux. Quand il est présent, le pigment respiratoire est l'hémocyanine,

quelquefois l'hémoglobine. L'excrétion est assurée par des reins chez les Malacostracés, dont les conduits débouchent à la base des antennes. La vessie peut atteindre des proportions énormes, occupant presque toute la cavité générale chez certains crabes. L'osmorégulation est assurée au niveau des branchies chez les formes aquatiques. L'équilibre osmotique est le plus souvent assuré par des acides aminés libres (alanine, acide aspartique, glycine...), stockés dans les muscles et le tissu nerveux, désaminés en cas de choc osmotique ; les ions NH^{4+} étant échangés avec des ions Na^+ . Pour la digestion, un hépatopancréas, en général développé, joue le rôle de glande digestive. Les autres caractéristiques peuvent varier d'un groupe à l'autre et seront évoquées dans les paragraphes suivants.

Classification et exemples

Rémipèdes

Lasionectes entrichoma

Ce sont des animaux marins et cavernicoles aux appendices orientés latéralement.

Céphalocarides

Lightiella incisa

Ce sont de petits Pancrustacés marins sans segments abdominaux.

Maxillopodes

Branchiopodes

Malacostracés

Hexapodes

Les Maxillopodes, les Branchiopodes, les Malacostracés et les Hexapodes seront traités plus en détail dans les pages suivantes.

Maxillopodes

Ce sont des Pancrustacés très diversifiés, à la carapace et l'abdomen réduits, et sans appendices abdominaux. Il comprend des espèces planctoniques (eaux marines et douces) comme les Copépodes ou les Ostracodes que des formes fixées, chez les Cirripèdes (comme les balanes (Fig. 17) ou les anatifes (Fig. 18) ou. Chez ces derniers, la larve libre, de type nauplius puis cypris (Fig. 19), se fixe sur un support (rochers, bois flottants, coques des bateaux ou autres animaux comme des coquilles de moule ou l'épiderme des baleines) ou encore parasite d'autres pancrustacés (sacculine parasitant le crabe enragé (*Carcinus maenas*)). Chez les balanes (Fig. 17) ou les anatifes (Fig. 18), l'adulte est microphage et filtre l'eau en ouvrant les plaques de sa carapace fortement minéralisée. Cette filtration se réalise au moyen des appendices thoraciques modifiés en cirres thoraciques. La monophylie de ce groupe est sujette à caution.

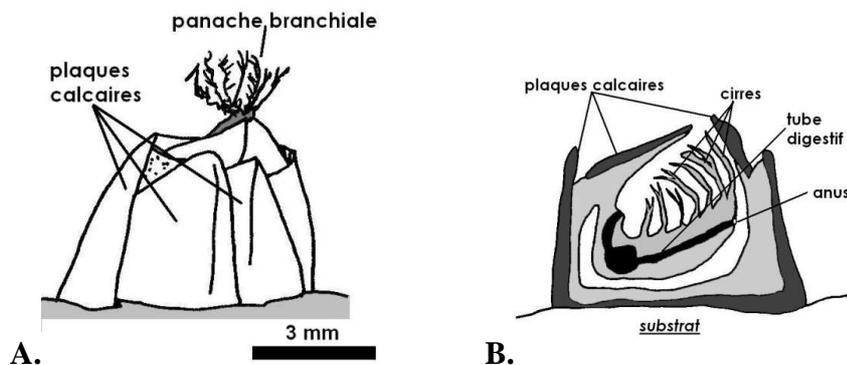


Figure 17. Balane (*Chtamalus stellatus*).

A. Vue latérale externe , B. Coupe sagittale schématique.

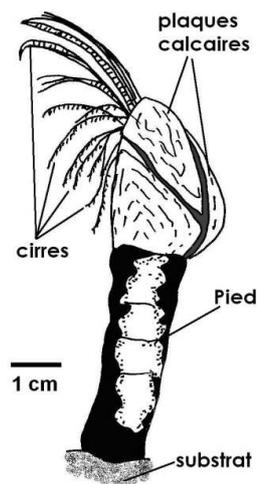


Figure 18. Anatifte (*Lepas anatifera*), vue latérale externe.

Chez la sacculine (*Sacculina carcinis*), le corps de l'adulte se présente comme un sac mou appendu sous l'abdomen de son hôte (Fig. 19). En fait, la larve cypris (Fig. 20) planctonique perd en se fixant ses pattes et valves pour former un sac accroché sur un crabe. De ce sac, part un réseau de tubules venant parasiter le crabe (Fig. 19). L'essentiel du sac est formé par un appareil génital hermaphrodite. Le parasitisme de la sacculine a, entre autres, pour effet de détruire la glande androgène d'un crabe mâle ; ce dernier présente en conséquence des caractères sexuels secondaires de femelle (abdomen élargi).

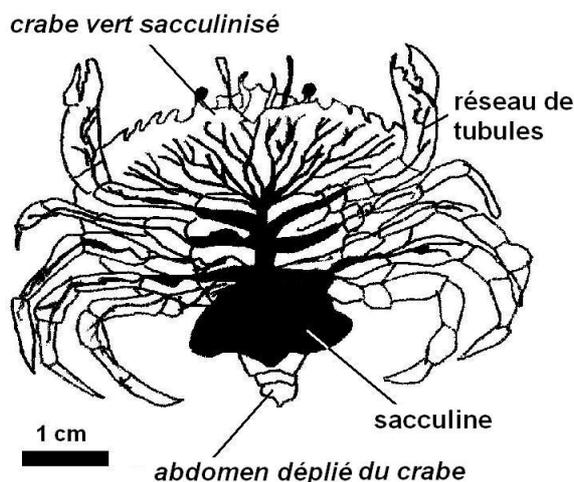


Figure 19. Crabe vert sacculinisé, vue ventrale.

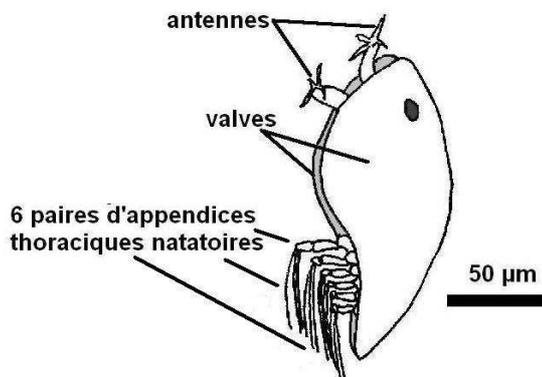


Figure 20. Larve cypris de sacculine.

Classification et exemples

Copépodes

Cyclops sp

Ostracodes

Cypris sp

Cirripèdes

anatife

Lepas anatifera

balane

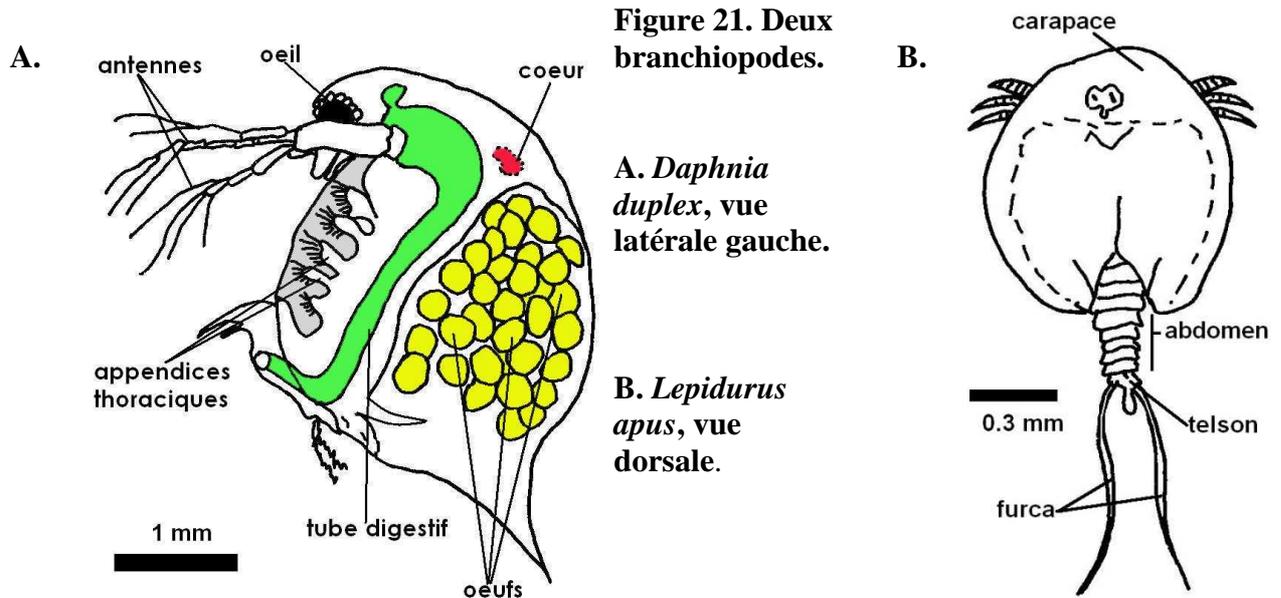
Chtamalus stellatus

sacculine

Sacculina carcinis

Branchiopodes

Ce sont des Pancrustacés, principalement présents en eau douce, la célèbre daphnie des aquariums d'ornement (Fig. 21). Ils étaient auparavant appelés Phyllopoètes et sont caractérisés par la perte des segments abdominaux et des maxillipèdes, les autres appendices étant foliacés. Une parthénogénèse (reproduction sans mâle) cyclique existe chez certaines formes, comme la daphnie.



Exemples

Artemia salina, capable de vivre dans des eaux à la salinité très élevée.

Daphnia duplex

Lepidurus apus

Malacostracés

Ce sont les «Crustacés» au sens commun du terme, c'est-à-dire ceux que l'on trouve en poissonnerie... Ils possèdent tous :

- un céphalo-thorax, incorporant à la tête un ou plusieurs métamères thoraciques (= métamères thoraciques céphalisés) (Figs. 22 et 23).
- un thorax formé de 8 métamères thoraciques (Figs. 22 et 23).
- un abdomen formé de 6 à 7 métamères abdominaux sans le telson (Figs. 22 et 23).
- des appendices abdominaux biramés (Figs. 22 et 23).
- un double chiasma optique (double croisement des voies visuelles), peut-être un caractère évolué partagé avec les Hexapodes.

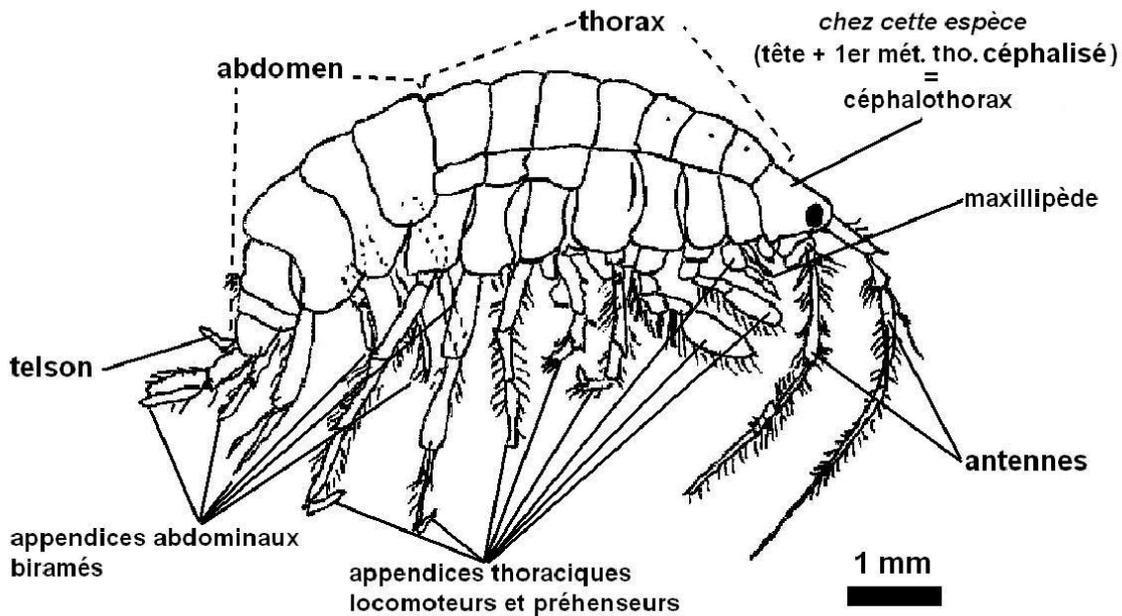


Figure 22. Un amphipode : la gammare (*Gammarus locusta*).

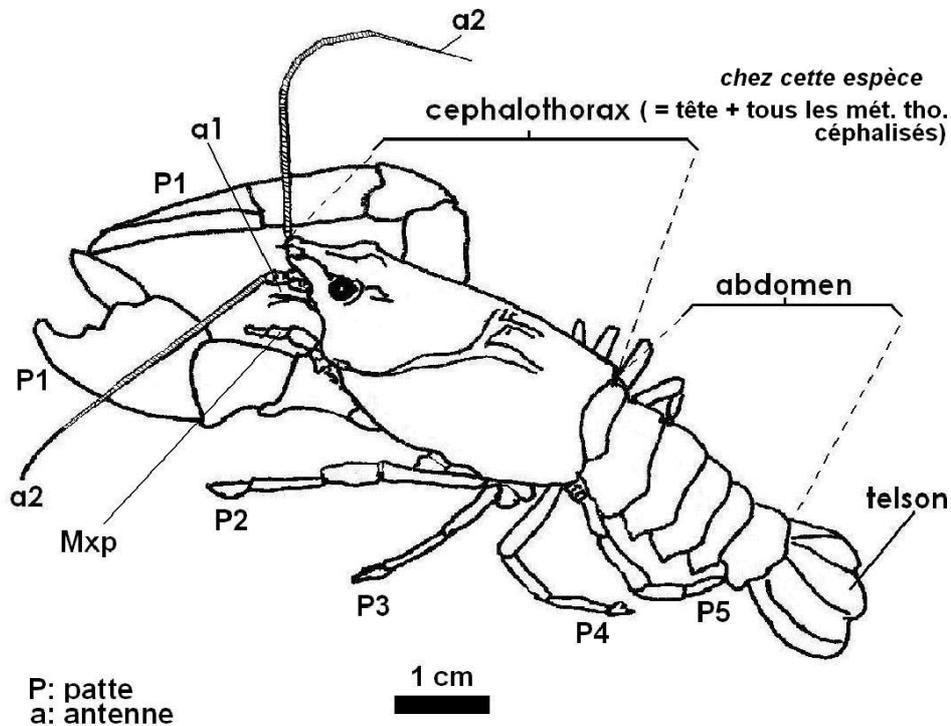


Figure 23. Un décapode : l'écrevisse (*Astacus fluviatilis*).

A de rares exceptions comme le cloporte (*Oniscus asellus*) qui est terrestre, les Malacostracés sont des animaux aquatiques, majoritairement marins. Ils sont présents sous toutes latitudes et toutes profondeurs : des rivages aux sources hydrothermales les plus profondes. Ils occupent des niches écologiques variées : prédateurs, parasites, détritivores, charognards. Ils sont benthiques, pélagiques ou planctoniques. Le gonochorisme est la règle, la morphologie de la larve change entre deux mues (Fig. 24). Chez certaines espèces, comme l'écrevisse (*Astacus fluviatilis*), tout le développement s'effectue dans l'œuf d'où sort à l'éclosion un adulte en miniature.

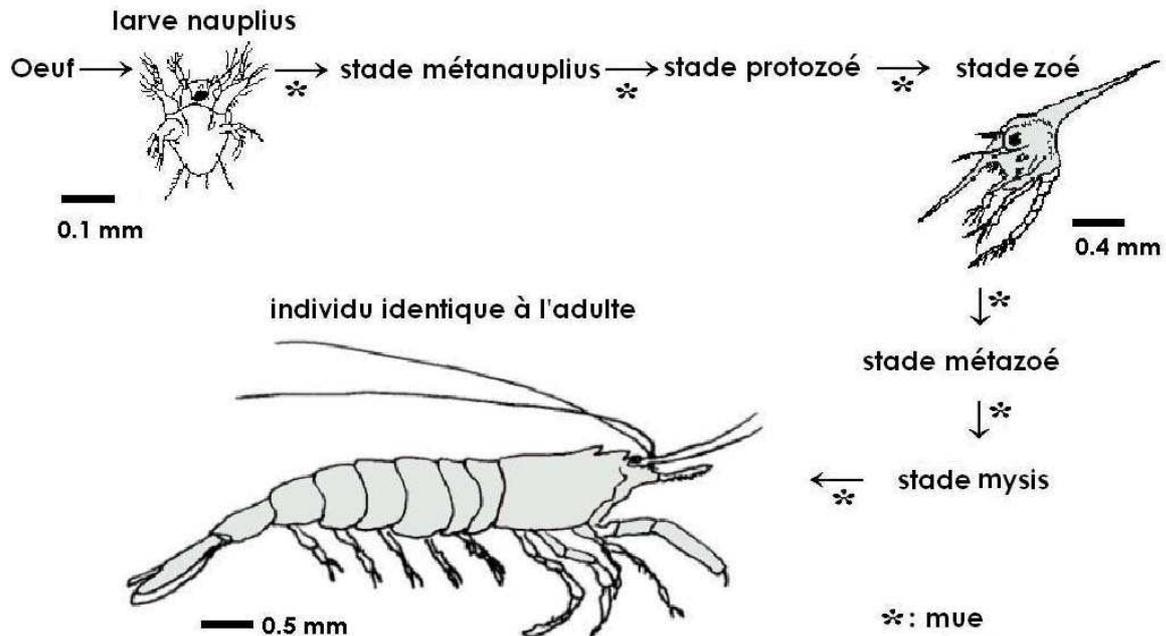


Figure 24. Développement d'un malacostracé : la crevette grise (*Crangon crangon*).

Selon les espèces, le développement s'effectue partiellement dans l'œuf :
 Chez les crevettes : développement entièrement libre dans l'eau.
 Chez le tourteau (*Cancer pagurus*) : éclosion au stade zoé.
 Chez le homard (*Homarus gammarus*) : éclosion au stade métazoé.
 Chez la langouste (*Palinurus elephas*) : éclosion au stade mysis.
 Chez l'écrevisse (*Astacus fluviatilis*) : éclosion d'un adulte en miniature.

Classification et exemples

Pécararides		
Isopodes	ligie	<i>Ligia oceanica</i>
	cloporte	<i>Oniscus asellus</i>
Amphipodes	gammare	<i>Gammarus locusta</i>
Eucarides		
Euphausiacées	krill	<i>Euphausia superba</i>
Décapodes	crevette grise	<i>Crangon crangon</i>
	langoustine	<i>Nephrops norvegicus</i>
	écrevisse	<i>Astacus fluviatilis</i>
	homard	<i>Homarus gammarus</i>
	tourteau	<i>Cancer pagurus</i>

Hexapodes

Eucaryotes
Unicontes
Opisthocontes
Métazoaires
Eumétazoaires
Bilatériens
Protostomiens
Ecdysozoaires
Euarthropodes
Mandibulates
Pancrustacés

Position systématique

Les Hexapodes appartiennent au clade des Pancrustacés ; différents caractères (comme la présence d'un double chiasma optique) rassembleraient Malacostracés et Hexapodes dans un même clade.

Synapomorphies

Les Hexapodes partagent les caractères évolués suivants :

- une seule paire d'antennes.
- thorax formé de trois métamères.
- trois paires de pattes.
- 11 segments abdominaux au maximum.
- un double chiasma optique (double croisement des voies visuelles),
peut-être un caractère évolué partagé avec les Malacostracés...
- trachées.
- tubes de Malpighi.

Les deux derniers caractères sont des convergences avec les Myriapodes, liées sans doute à la vie en milieu terrestre.

Organisation

Le corps des Hexapodes est divisé en 3 parties (Fig. 25) : la tête, le thorax et l'abdomen.

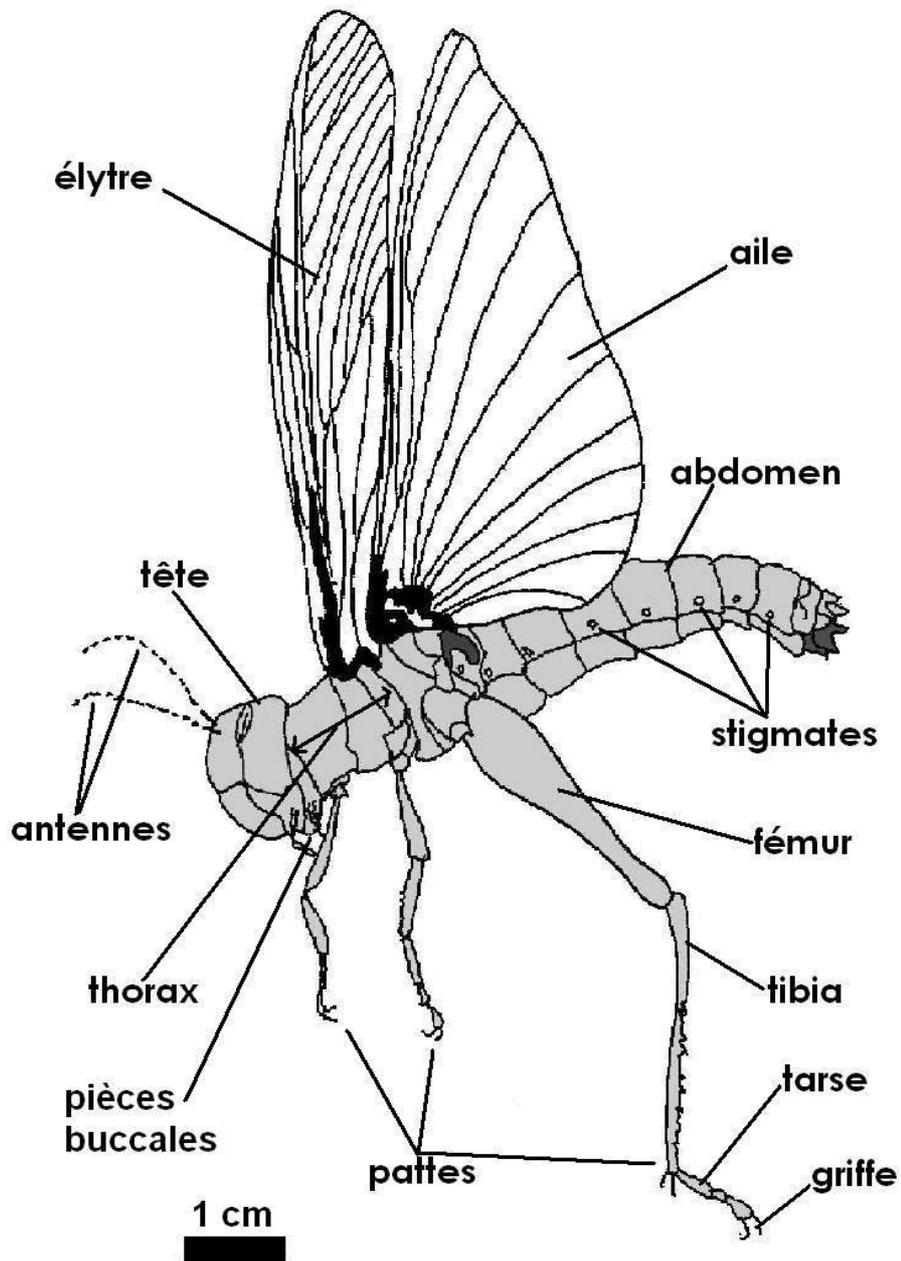


Figure 25. Morphologie d'un criquet migrateur (*Locusta migratoria*).

La première, la tête, est composée de 5 métamères et porte une paire d'antennes, deux yeux composés latéraux et 3 yeux simples (ocelles) disposés en triangle sur le front (Fig. 26), ils peuvent manquer chez certaines formes (Fig. 27). La seconde, le thorax, possède 3 segments, chacun porte une paire de pattes (Fig. 25). Les deux segments postérieurs possèdent une paire d'ailes (Fig. 25). Chacune est une lame tégumentaire soutenues par des nervures, la paire antérieure porte le nom d'élytres (Fig. 25). La troisième, l'abdomen, comporte 11 segments. Les 8 premiers segments abdominaux portent des orifices respiratoires latéraux, les stigmates. Ces derniers sont les embouchures des trachées.

Un appareil masticateur complexe entoure la bouche ; il comprend (Fig.26) :

- une lèvre supérieure ou labre (lbr) qui recouvre une langue, l'hypopharynx (hpx).
- une paire de mandibules (md).
- une paire de maxillules (mx1), latérales et munies de palpes maxillaires sensoriels (pl.1).
- une paire de maxilles (mx1).
- une lèvre inférieure ou labium (lbr) portant des palpes labiaux (pl.2).

La morphologie des pièces buccales varie selon des groupes et selon le mode de nutrition (Fig. 27).

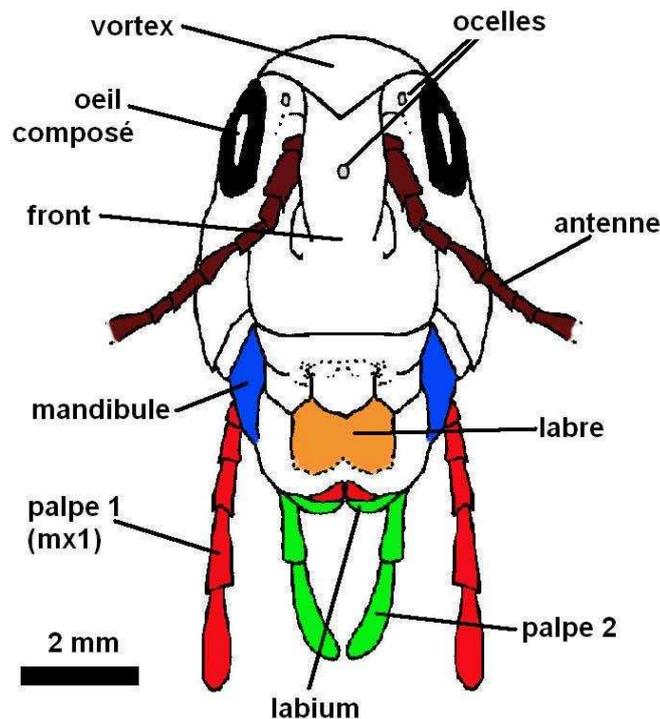


Figure 26. Vue frontale d'une tête de criquet migrateur (*Locusta migratoria*).

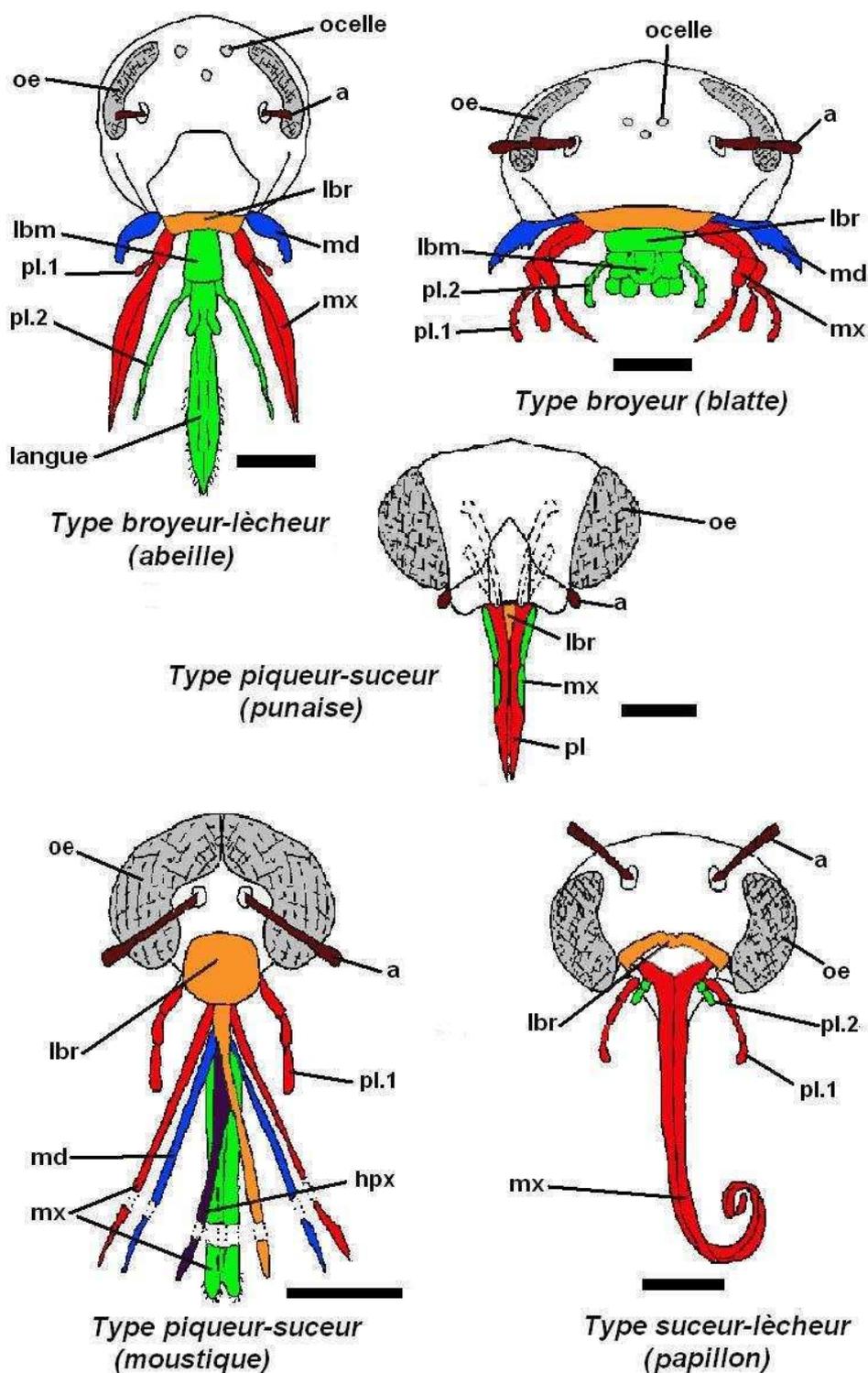


Figure 27. La diversité des appareils buccaux des Hexapodes.

Chaque échelle indique 1 mm.

[a : antenne, hpx : hypopharynx, lbr : labre, lbr : labium, lbr : labre, md : mandibule, mx : maxillule, oe : oeil, pl : palpe.]

Le tube digestif (Fig. 28) est composé de trois parties : la partie la plus antérieure, le stomodeum, et la partie la plus postérieure, le proctodeum, sont d'origine ectodermique, tandis que la partie médiane, le mésentéron ou intestin moyen est d'origine endodermique.

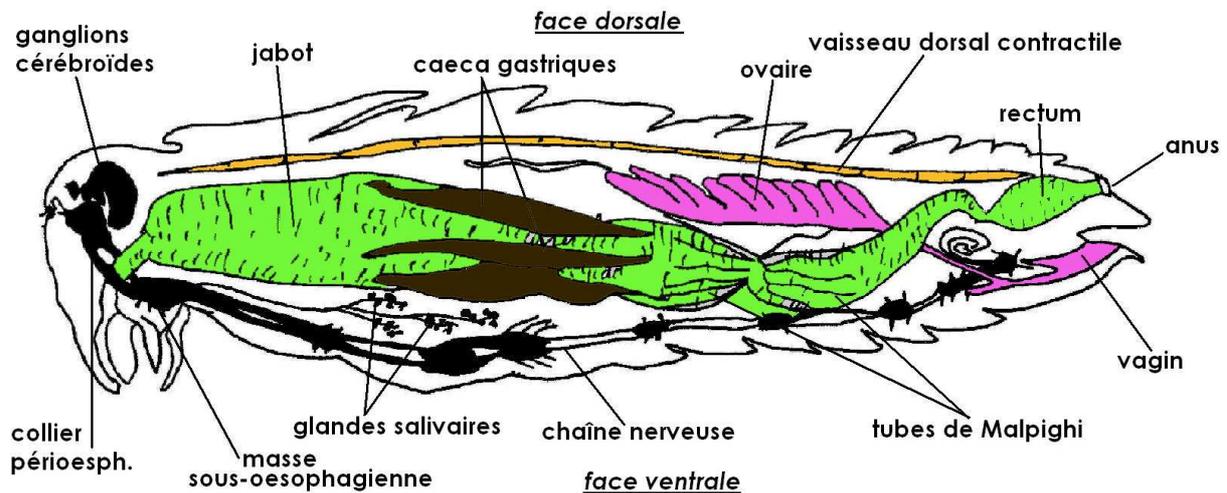


Figure 28. Coupe longitudinale d'un criquet migrateur (*Locusta migratoria*) montrant l'anatomie interne.

Le stomodeum comprend des glandes salivaires et est différencié en un jabot, voire un gésier. Le mésentéron possède des caeca gastriques dont les cellules élaborent les enzymes digestives. C'est aussi le lieu de l'absorption.

L'appareil circulatoire est principalement composé d'un vaisseau dorsal contractile assurant la propulsion d'arrière en avant d'une hémolymphe, un « sang » sans pigment respiratoire, mais riche en cellules phagocytaires. Les échanges gazeux respiratoires sont réalisés via un système de tubes internes, les trachées, menant l'air directement aux organes (Fig. 10). Localement, ces trachées peuvent se différencier en sacs aériens.

L'appareil excréteur est composé d'une centaine de tubes fins, les tubes de Malpighi (Fig.29). Ils baignent dans l'hémolymphe, dont ils extraient les déchets (Fig. 29) qu'ils rejettent dans l'intestin postérieur (Figs. 28 et 29).

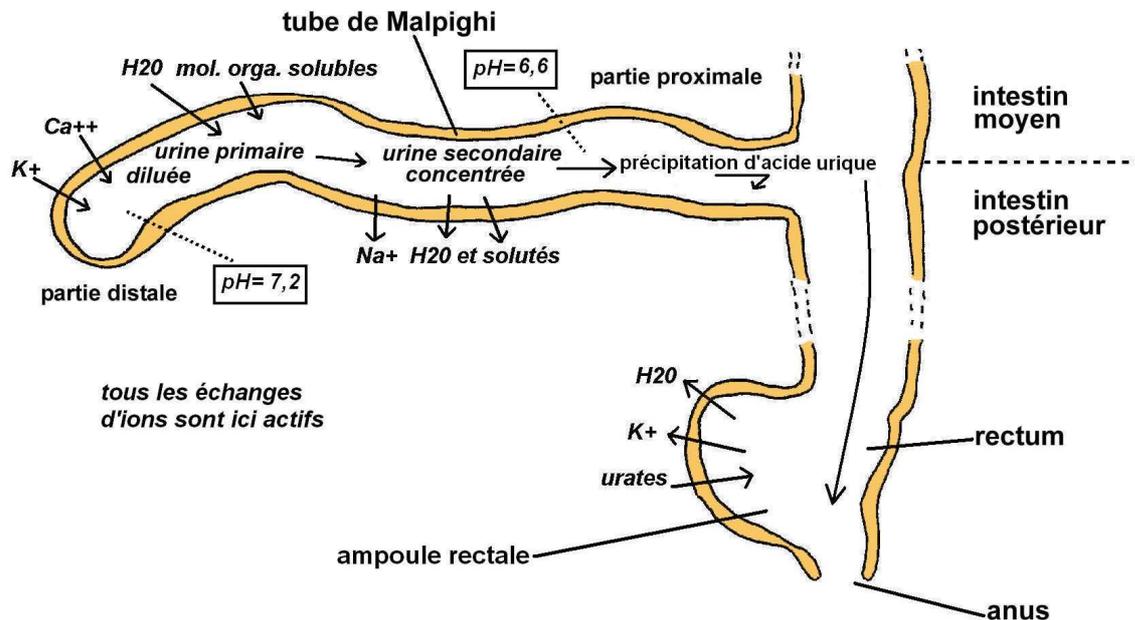


Figure 29. Organisation et fonctionnement d'un tube de Malpighi.

Le système nerveux central répond à la même organisation que chez les autres Euarthropodes (Fig. 9) avec, toutefois, des ganglions cérébroïdes plus développés. Les organes sensoriels sont en général complexes, avec un ensemble de sensilles, à rôles olfactif et tactile, sur tout le corps. Les antennes sont spécialisées dans l'olfaction et le toucher, les palpes et les pièces buccales dans le goût. Les ocelles perçoivent les intensités lumineuses mais ne forment pas d'image. La perception des sons est assurée par des membranes, les tympanes, situés sur le premier segment abdominal.

Biologie

Xylophages, folivores, prédateurs, parasites, fousseurs, nageurs, pollinisateurs, ravageurs, hématophages, coprophages, nécrophages... les insectes occupent une multitude de niches écologiques, dont quelques aspects seront seulement évoqués dans la partie systématique. Ce sont les seuls protostomiens à vol actif (certaines araignées peuvent voler de manière passive, trainées par un fil, au gré des vents), ils sont présents partout, sauf dans le milieu marin où ils sont marginaux. On trouve collemboles à 6000 m d'altitude dans les névés des montagnes himalayennes, dans les mares de pétrole (larves de *Psilope petroleum*), dans la résine du pin (*Leicidomia pini*) et dans les estomacs de certains mammifères (*Gastrophilus* de l'intestin du cheval).

Les sexes sont séparés, la fécondation est interne. Le sperme est transféré dans une poche, ou spermatophore, déposé sur les parties génitales de la femelle.

Chez plusieurs groupes d'insectes, différents cas de parthénogenèse, c'est-à-dire de reproduction sans fécondation à partir d'un gamète femelle, se sont développés. Elle est soit sporadique chez les phasmes ou régulière. On distingue :

- la parthénogenèse arrhénotoque où les mâles sont haploïdes, l'ovule non fécondé donnant un mâle. Cependant, au cours de la segmentation, il y a retour à la diploïdie.

C'est le cas chez les Hyménoptères (abeilles, fourmis ...).

- la parthénogenèse thélytoque où les femelles sont haploïdes.

On la rencontre chez des pucerons.

- la parthénogenèse cyclique, avec alternance de parthénogenèse thélytoque et de reproduction sexuée chez d'autres pucerons.

L'œuf est centrolécithe, avec répartition égale du vitellus dans l'œuf (Fig. 30).

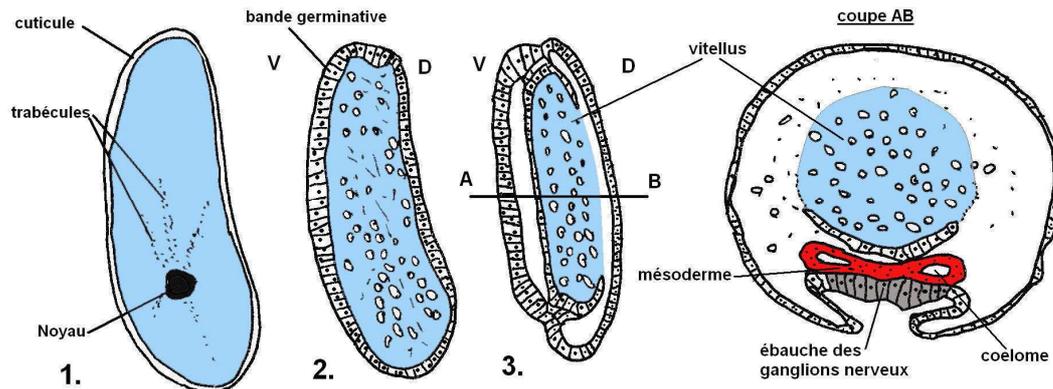


Figure 30. Premières étapes du développement d'un embryon d'Hexapode. Le stade 1 représente la cellule-œuf.

Le noyau est central, entouré par du cytoplasme relié à un cytoplasme périphérique par de fines trabécules. Les noyaux issus des premières divisions migrent le long de ces trabécules pour s'accumuler en périphérie. Cette prolifération forme un ensemble symétrique, avec une bandelette germinative donnant la face ventrale du futur embryon. La découverte des gènes homéotiques et de leurs produits de transcription a considérablement éclairé la compréhension du phénomène. La bandelette germinative se délamine en endoderme englobant le vitellus et donnant le tube digestif, en mésoderme donnant les masses musculaires et le coelome (réduit chez l'adulte) et en ectoderme donnant les téguments, le système nerveux.

Comme chez tous les Ecdysozoaires, la croissance est discontinue et s'effectue par des mues successives (Figs. 11, 32 et 33). Le nombre de stades est fixe pour chaque espèce. Ce phénomène est contrôlé de manière endocrine (Fig. 31) non seulement pour le tannage de la sclérotine, mais aussi pour son déterminisme. Chez les Hexapodes, plusieurs glandes endocrines interviennent dans le contrôle de la mue :

- cellules du protocérébron, sécrétant des neurohormones agissant positivement sur les cellules de la glande de mue.
- glande de mue, sécrétant l'hormone de mue ou ecdysone (hormone stéroïde, dont le précurseur est le cholestérol).
- corpora allata (propres aux Hexapodes et dégénérent après la dernière mue), sécrétant une hormone juvénile.

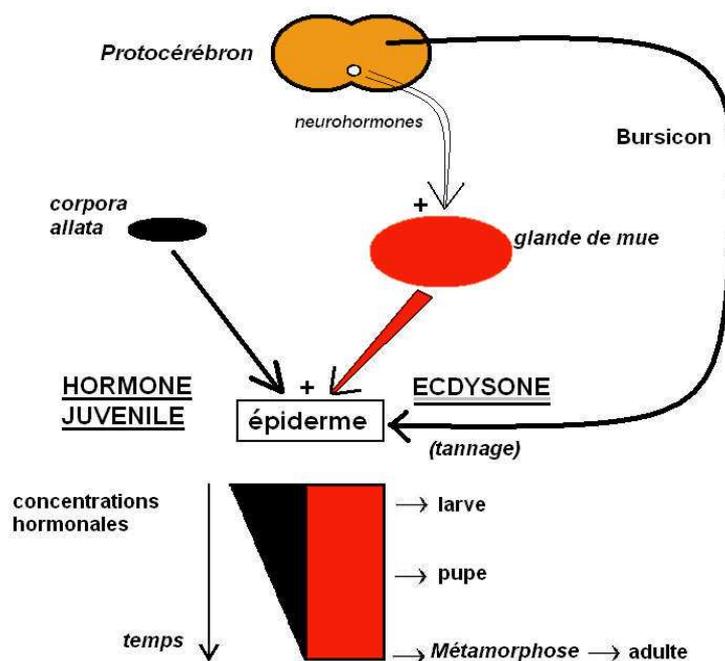


Figure 31. Schéma simplifié du contrôle endocrine de la mue d'un insecte. Globalement, le schéma est valable pour l'ensemble des Euarthropodes, mais les corpora allata, et donc l'hormone juvénile, ne se rencontrent que chez les Hexapodes.

L'ecdysone agit sur les cellules épidermiques en stimulant les synthèses et la différenciation cellulaire. L'hormone juvénile n'est sécrétée que chez les larves et les juvéniles, elle agit pour orienter la nature de la mue. Enfin, une neurohormone, le bursicon, agit pour stimuler le tannage des protéines cuticulaires. Toutes ces hormones sont transportées dans l'hémolymphe.

Tant que de l'hormone juvénile est sécrétée en grandes quantités, la mue donne une larve. Mais à mesure que sa sécrétion diminue, la mue donne un individu différent : une pupe, puis un adulte ailé ou imago (Figs. 32 et 33). [le mot *imago* vient du latin signifiant image, alors que le mot larve vient du latin *larva* = masque, masque jeté par l'animal pour voiler l'image... cette terminologie a été choisie par le naturaliste suédois Karl von Linné].

Selon les groupes, la morphologie du jeune est différente ou non de l'adulte, si c'est le cas, la mue de transformation est une métamorphose.

Les formes sans métamorphose sont dites amétaboles : cas des Collemboles.

Chez d'autres, la métamorphose est incomplète, avec peu de différences entre la larve et l'adulte (présence d'ailes chez ce dernier), elles sont qualifiées d'hétérométaboles (Fig. 32) :

Cas des Dictyoptères (blattes), des Orthoptères (criquets), des Anoploures (poux), des Héteroptères (punaises).

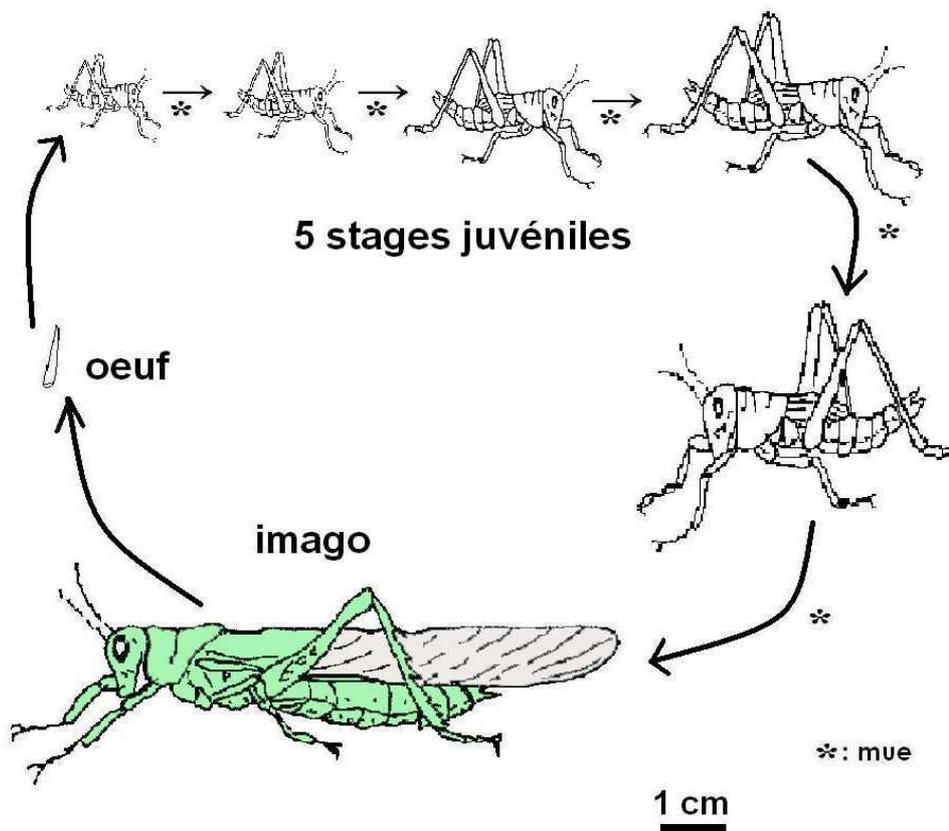


Figure 32. Etapes du développement d'un insecte hétérométabole : le criquet migrateur (*Locuste migratoire*).

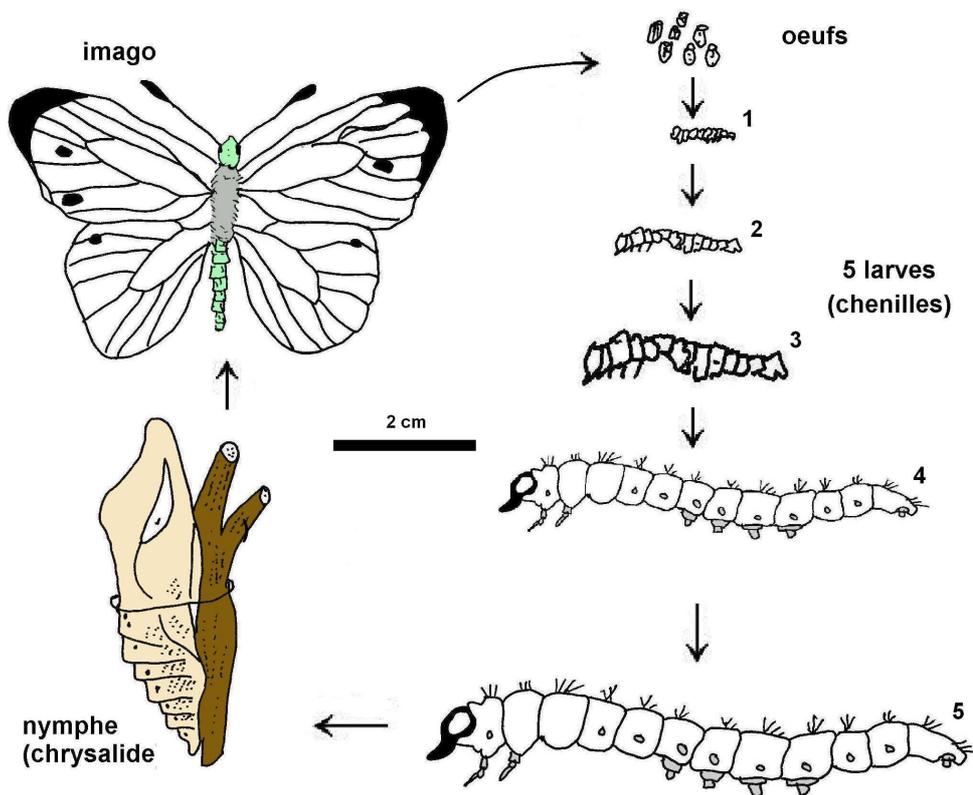


Figure 33. Etapes du développement d'un insecte holométabole : la piéride du chou (*Pieris brassicae*).

Chez d'autres encore, la métamorphose est complète, avec de grandes différences entre la larve et l'adulte, elles sont appelées holométaboles (Fig. 33), c'est le cas chez les Coléoptères (scarabées), les Lépidoptères (papillons), les Hyménoptères (abeilles), les Diptères (mouches).

La métamorphose se déroule durant une phase d'immobilité totale : la phase nymphale. Chez les papillons, cette étape porte le nom de chrysalide (= âge d'or en grec) durant laquelle l'animal peut être enveloppé dans cocon de soie (Bombyx du murier).

Les insectes ont à plusieurs reprises développé des modes de vie en groupes élaborés, avec coopération et relations complexes entre individus. Chez les insectes sociaux (termites, fourmis, abeilles...), il y a répartition des activités et spécialisation des individus avec formation de véritables castes, chacune exerçant un rôle différent (reproduction, défense, approvisionnement en nourriture, soins aux jeunes...).

Classification et exemples

Le groupe est excessivement diversifié (plus d'un million d'espèces recensées), seules des grandes lignes seront données ici.

Protoures Chez ces deux groupes, les adultes sont sans aile (= aptérygotes),
Collemboles ces animaux sont d'importants acteurs de la faune du sol.

Insectes

Thysanoures

Odonates

libellule	<i>Libellule quadrimaculatum</i>
agrion	<i>Coenagrion pulchellum</i>
demoiselle	<i>Aeschna cyanea</i>

Orthoptères

grillon	<i>Grillus campestris</i>
sauterelle	<i>Tetigonia viridissima</i>
criquet migrateur	<i>Locusta migratoria</i>

Blattoptères

blattes	<i>Blatta sp, Periplaneta sp.</i>
---------	-----------------------------------

Isoptères

termite	<i>Calotermes flavicollis.</i>
---------	--------------------------------

Hémiptères

punaises	<i>Rhodnius sp, Cimex sp</i>
pucceron	<i>Aphis sp</i>

Coléoptères

(les scarabées)	
coccinelle à sept points	<i>Coccinella septempunctata</i>
hanneton	<i>Melolontha melolontha</i>

Hyménoptères

abeille	<i>Apis mellifica</i>
guêpe	<i>Pollistes gallicus</i>
fourmi rouge	<i>Formica rufa</i>

Lépidoptères (les papillons)

flambé	<i>Iphiclides podalirius</i>
sphinx de l'euphorbe	<i>Celerio euphorbiae</i>
paon de jour	<i>Inachis io</i>

Diptères

moustique annelé	<i>Theobaldia annulata</i>
mouche du vinaigre	<i>Drosophila melanogaster</i>
taon	<i>Haematopoda pluvialis</i>

Remerciements C. Guintard (ENVN, Nantes, France), C. Cauchie (Lycée Louis Pasteur, Hénin-Beaumont, France) et plusieurs anciens étudiants.

Orientations bibliographiques :

En ce qui concerne les classifications modernes, le très complet et moderne :

LECOINTRE G. et LE GUYADER H. (2006). Classification phylogénétique du vivant. BELIN.

Les ouvrages suivants sont plus anciens et ne respectent pas toujours les règles de la classification moderne, en cela ils sont à utiliser avec précaution. Cependant, des données anatomiques fines, complètes et fondamentales y sont rassemblées.

BEAUMONT A. (2000). Biologie animale. Des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens, tome 1 & 2. DUNOD.

BEAUMONT A. (2000). Biologie animale. Les Cordés. Anatomie comparée des Vertébrés. DUNOD.

BEAUMONT A. et CASSIER P. (1998). Biologie animale. Des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens, tome 1 & 2. DUNOD.

GRASSE P.-P. *et al.* (1961). Précis des Sciences biologiques. Zoologie I. Invertébrés. MASSON.

GRASSE P.-P. *et al.* (1965). Précis des Sciences biologiques. Zoologie II. Vertébrés. MASSON.

HEUSSER S. et DUPUY H.G. (2008). Atlas de biologie animale, 1 : Les grands plans d'organisation. DUNOD.

HEUSSER S. et DUPUY H.G. (2008). Atlas de biologie animale, 2 : Les grandes fonctions. DUNOD.

MEGLITSCH P.-A. (1973). Zoologie des Invertébrés. I. Protistes et Métazoaires primitifs. DOIN.

MEGLITSCH P.-A. (1974). Zoologie des Invertébrés. II. Des Vers aux Arthropodes. DOIN.

MEGLITSCH P.-A. (1975). Zoologie des Invertébrés. III. Arthropodes Mandibulés et Deutérostomiens. DOIN.

VERON G. (2002). Organisation et classification du règne animal. Sciences Sup série Aide-mémoire. DUNOD.

Pour les données biologiques, même si les données purement systématiques sont d'un niveau inégal :

CAMPBELL N.A. et REECE J.B. (2004). Biologie. DE BOECK.

TURQUIER Y. (1990). L'organisme dans son milieu. 1. Les fonctions de nutrition. DOIN.

TURQUIER Y. (1994). L'organisme dans son milieu. 2. L'organisme en équilibre avec son milieu. DOIN.

Pour citer ce travail : Chanet B., Organisation & Diversité du Monde Animal. *Cahiers d'Anatomie Comparée*, 2010 (NS^o1(2)): 1-36. C@C All rights reserved.