

Organisation & Diversité du Monde Animal Numéro 2

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° 2.

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.

Echinodermes

Eucaryotes
 Unicotes
 Opisthocontes
 Métazoaires
 Eumétazoaires
 Bilatériens
 Deutérostomiens

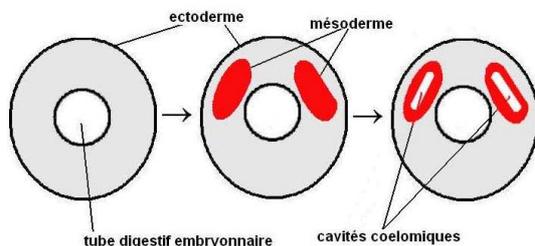
Position systématique

Les Echinodermes sont les Deutérostomiens les plus basaux. Par leur symétrie externe pentaradiée chez l'adulte, les Echinodermes forment un groupe singulier au sein des Animaux. Les Deutérostomiens partagent les caractères suivants :

- squelette interne
- bouche en formation secondaire (*deutero* = « secondaire »), à la différence des Protostomiens (N^o3), où elle dérive du blastopore
- cœlome formé par entérocoélie (i.e. invaginations latérales de la paroi de l'archentéron)

Le cœlome est une cavité embryonnaire existant chez certains organismes, il peut se former de deux manières (Fig. 1) :

- soit par schizocœlie



- soit par entérocoélie

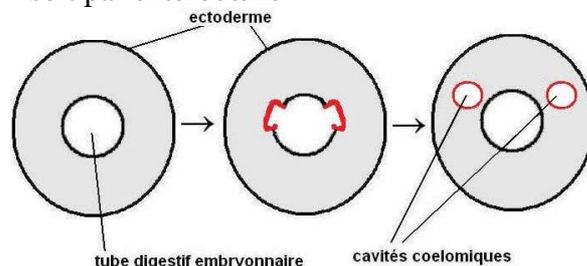


Figure 1. Les deux modes de formation du cœlome.

Le premier mode se rencontre chez les Protostomiens, le second chez les Deutérostomiens. On a donc affaire à deux modes différents de mise en place, ne justifiant pas une homologie entre les deux structures présentes chez les deux groupes. Traditionnellement, la présence d'un cœlome était considérée comme un caractère clé pour comprendre la structure, et donc la classification, du monde vivant. Ainsi étaient reconnus des groupes comme les « acœlomates », les « pseudocœlomates » et les « cœlomates ». Cependant, les apports de l'étude du développement embryonnaire de nombreuses espèces et de la biologie moléculaire ont amené à réviser la notion même de cœlome. Il existe en fait plusieurs cœlomes, dont l'origine et donc l'homologie apparaissent comme problématiques. En revanche, des caractères communs exclusifs rapprochent certains groupes, éloignés auparavant sur la présence ou l'absence de cœlome (les Plathelminthes étaient jadis éloignés des Mollusques et Annélides). Un ou des cœlomes seraient donc apparus plusieurs fois ou auraient régressé de manière

indépendante dans des clades distincts. Par exemple, les Plathelminthes, considérés autrefois comme acœlomates, ont un cœlome rempli secondairement par un tissu de remplissage. Dorénavant, les termes, acœlomates, pseudocœlomates et cœlomates ne sont que des adjectifs qualificatifs et non plus des noms de taxons.

Deutérostomiens et Protostomiens appartiennent au clade des Bilatériens, caractérisé principalement par les synapomorphies suivantes :

- une symétrie bilatérale.
- une polarité antéropostérieure.
- un mésoderme : feuillet embryonnaire de tissus situé entre l'ectoderme et l'endoderme. Les Bilatériens possèdent donc trois feuillets embryonnaires : ils sont triploblastiques.
- des synapses unidirectionnelles à acétylcholine.
- un système nerveux central.
- des gènes de développement de la famille Hox.

Synapomorphies

Les Echinodermes possèdent :

- un squelette, interne et dermique, composé d'une multitude d'unités indépendantes, jointives et constituées de calcite. Chez les Oursins, ces unités forment des plaques, elles-mêmes formant le test (Fig. 4). Chez les Concombres de mer, elles forment une multitude de petits spicules noyés dans le derme.
- un système ambulacraire (Fig. 4), ou aquifère, ensemble de chambres remplies d'eau.

De ce système, sortent des pieds, dits ambulacraires, ou podia, terminés par une ventouse et assurant, par traction sur les éléments du milieu, les mouvements et déplacements de l'animal.

La symétrie pentaradiée est caractéristique du groupe et facilite l'identification des espèces lui appartenant. Mais, *primo*, elle est secondaire, car acquise au cours du développement - les larves ont d'abord une symétrie bilatérale (Fig. 5) - et *secundo*, elle peut disparaître extérieurement chez certaines espèces (oursins symétriques : oursin de sable (*Echinocardium cordatum*)).

Organisation

L'organisation décrite ici est globalement valable pour toutes les espèces du groupe, mais sera centrée sur celle de l'oursin comestible (*Paracentrotus lividus*). Chez les adultes, le corps est composé de 5 parties appelées zones ambulacraires ou zones radiaires ou *radii*, séparées par des zones inter-ambulacraires ou zones inter-radiaires ou *interadii* composées de plaques inter-ambulacraires. La bouche s'ouvre sur la face orale ; chez l'oursin comestible, elle est garnie de 5 dents calcaires, formant un appareil masticateur, appelé « lanterne d'Aristote ». La face opposée, dite aborale¹, est très peu développée chez un oursin, elle l'est davantage chez les Etoiles de mer, les Ophiures et les Crinoïdes (Fig. 2). L'anus débouche sur cette dernière (Figs. 2 et 4), ainsi que la plaque madréporique (Fig. 4), encore appelée plaque aquifère, mettant en communication le système ambulacraire avec l'eau de mer.

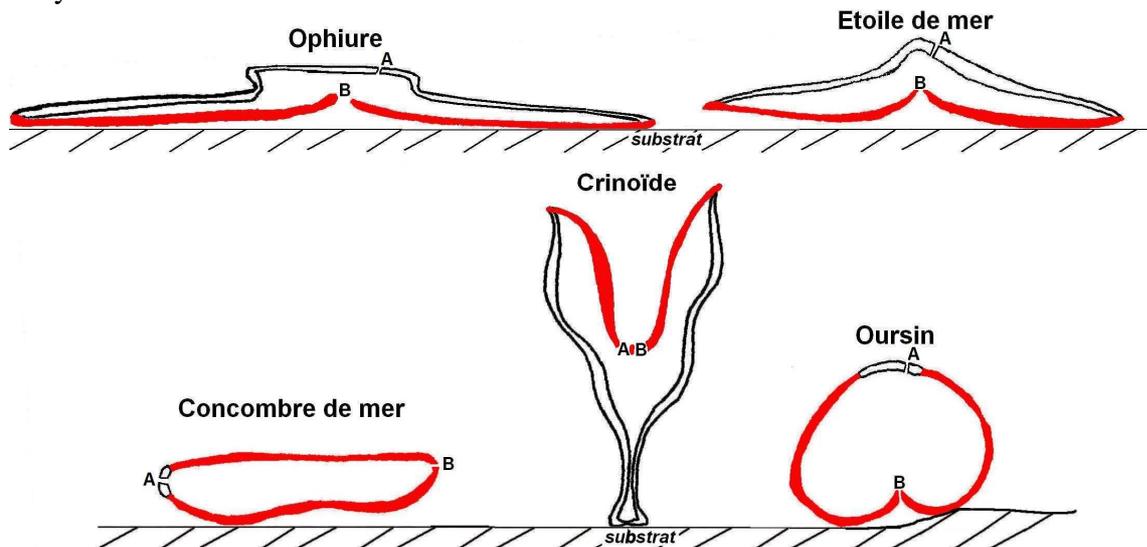


Figure 2. Faces orale (en rouge) et aborale (en blanc) chez plusieurs Echinodermes. Les lettres A et B indiquent respectivement la position de l'anus et de la bouche.

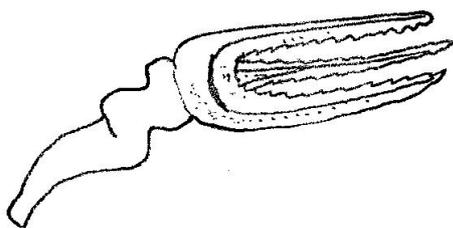


Figure 3. Pédicellaire à 3 mors d'oursin. Longueur : 3 mm.

Le squelette forme un test composé d'une multitude de plaques calcaires articulées. Ces plaques sont perforées d'une multitude de petits orifices, desquels sortent les pieds ambulacraires ou *podia*. Ces mêmes plaques sont hérissées de tubercules sur lesquels viennent s'articuler des piquants calcaires, mobiles chez les Oursins. Plaques et piquants sont élaborés par le derme conjonctif. A la base des piquants, existent de petits organes particuliers, les pédicellaires (Fig. 3), impliqués principalement dans le nettoyage du test. Ils sont caractéristiques des Echinides et des Astérides.

¹ Il est préférable de substituer les termes faces aborale et orale à faces inférieure et supérieure. En effet, la diversité des Echinodermes ne permet pas de reconnaître ces deux derniers termes (Fig. 29).

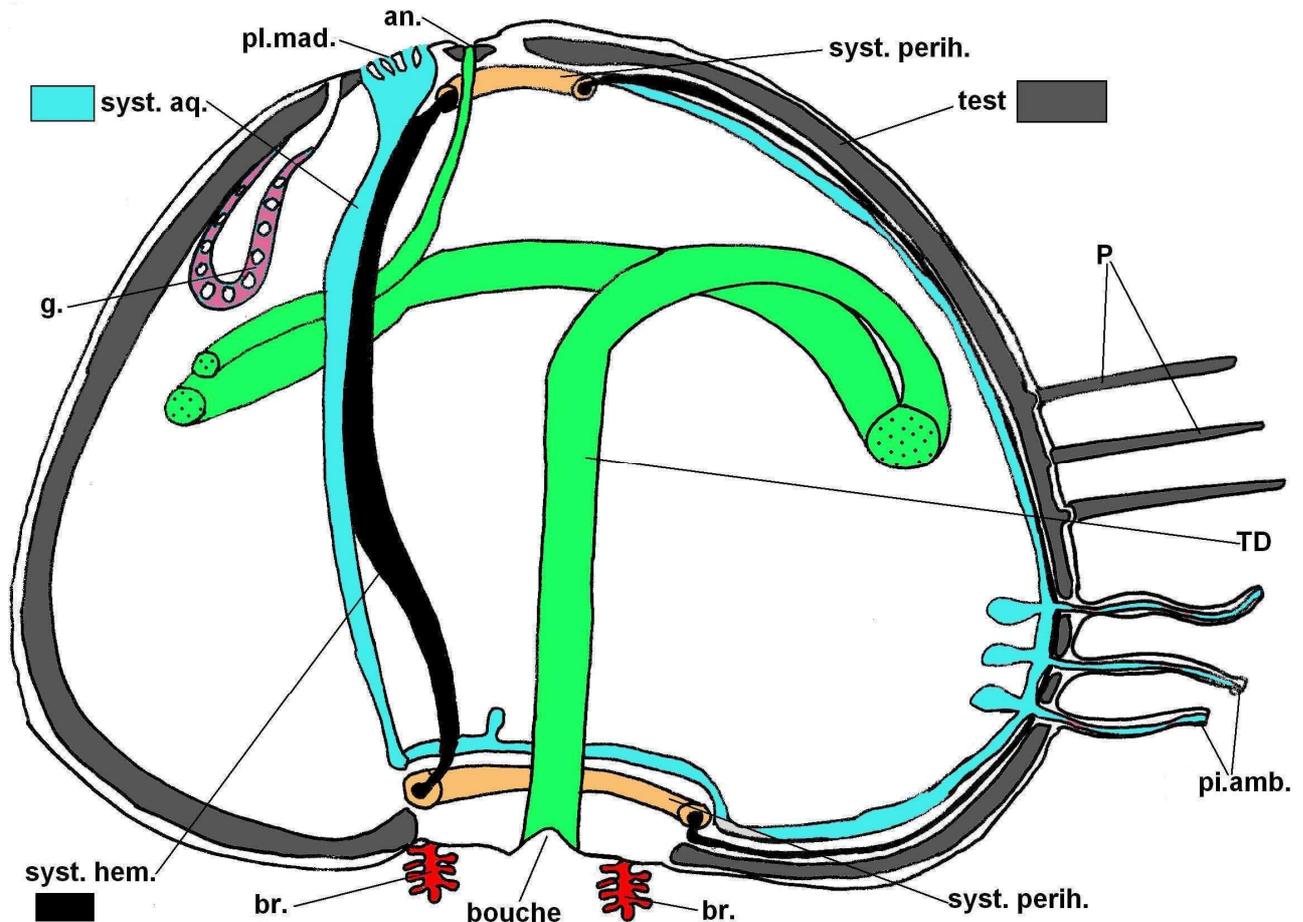


Figure 4. Organisation schématique d'un oursin. Les pièces buccales de la « lanterne d'Aristote » ont été volontairement omises pour montrer les systèmes aquifère (syst.aq.), hémal (syst.hem) et périhémal (syst.perih.). De même, les piquants (P) et les pieds ambulacraires (pi.amb.) n'ont été montrés que d'un seul côté, alors qu'ils sont présents sur toute la face orale. [an: anus; br: branchie; g: gonade; pl.mad: plaque madréporique; TD: tube digestif].

Le coelome se retrouve dans 3 systèmes :

- le système ambulacraire
- le système hémal
- le système sinusaire ou périhémal

Ces trois systèmes forment un système de cavités coelomiques parcourant le corps. Ils forment des anneaux péri-buccaux emboîtés (Fig. 4) et d'où partent des canaux de chaque système dans chaque zone radiaire. Les systèmes hémal et sinusaire sont étroitement accolés ; ils jouent un rôle circulatoire, avec, dans le système hémal, circulation de cellules sanguines dans un liquide composé d'eau à 99%.

Le système aquifère a un rôle locomoteur. La contraction des vésicules de ce système permet la turgescence des pieds ambulacraires, dont l'allongement permet le déplacement de l'animal par traction depuis le substrat.

Le système sinusaire enveloppe les gonades.

Les échanges gazeux et l'excrétion sont assurés par un ensemble de branchies dermiques.

L'appareil digestif est composé d'un estomac, en connexion avec des caeca glandulaires digestifs, et d'un court intestin. Chez les Etoiles de mer, il y a dévagination de l'estomac à l'extérieur et véritable digestion externe des proies (Bivalves par exemple).

Le système nerveux est superficiel ; il est mal séparé du tégument, forme un anneau nerveux périoral d'où partent 5 nerfs radiaires, un pour chaque zone ambulacraire.

5 paires de gonades sont appendues à la face interne du squelette de la face aborale. Avant la période de reproduction, le volume des gonades augmente considérablement.

Biologie

Les Echinodermes sont présents dans toutes les mers du monde, sous toutes latitudes et à toutes profondeurs. Ils occupent des places variées dans les réseaux trophiques : suspensivores (Crinoïdes, Holothuries, Oursins de sable), brouteurs d'algues (Oursins réguliers), prédateurs (certaines Etoiles de mer), charognards (Ophiures et certaines Etoiles de mer). Ils peuvent être libres ou fixés au substrat par un pédoncule. Chez les Crinoïdes, les larves sont fixées, ainsi que les adultes (sans que cela ne soit le cas général). Chez les Holothuries, les Echinides, les Ophiurides et les Astérides, les larves sont libres (Fig. 5) ainsi que les adultes (Fig.2) qui sont le plus souvent benthiques.

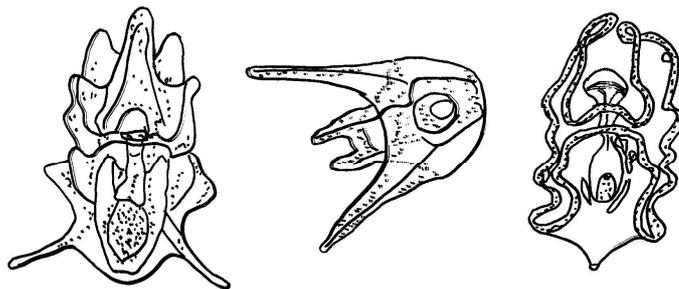


Figure 5. Larves d'Echinodermes. De gauche à droite ; larve bipinnaria d'étoile de mer, larve pluteus d'oursin et larve auricularia des Holothuries. Longueur moyenne : quelques millimètres.

L'hermaphrodisme est rare, le plus souvent les sexes sont séparés ; la fécondation est externe. Le développement de l'œuf et de l'embryon d'oursin sont des modèles classiques de la biologie du développement. Différents types de larves existent (Fig. 5) selon les groupes systématiques : larve « en tonnelet » des Crinoïdes, larve auricularia des Holothuries, larve pluteus des Echinides et Ophiures, larve bipinnaria des Astérides. Toutes sont planctoniques et deviennent benthiques à la suite d'une métamorphose, pendant laquelle elles acquièrent la symétrie pentaradiée.

Ces animaux, notamment les Etoiles de mer, possèdent d'étonnantes capacités de régénération, avec reformation spectaculaire des parties sectionnées. Il n'est pas rare de trouver des Etoiles de mer à 3, 4, voire 6 bras... compte tenu des amputations et régénérations.

Classification et exemples

Pelmatozoaires

Crinoïdes

comatule

Antedon bifida

Eleutherozoaires

Astérides

étoile de mer

Asterias rubens

Ophiurides

ophiure

Ophiura albida

Echinides

oursin comestible

Paracentrotus lividus

oursin de sable

Echinocardium cordatum

Holothurides

concombre de mer

Cucumaria frondosa

Urochordés

Eucaryotes
 Unicotes
 Opisthocontes
 Métazoaires
 Eumétazoaires
 Bilatériens
 Deutérostomiens
 Chordés

Position systématique

Les Urochordés, encore appelés Tuniciers, sont les Chordés les plus basaux. Avec les autres Chordés, ils partagent les caractères suivants :

- une chorde - parfois appelée corde - : baguette rigide, dorsale, composée de tissus fibreux. Elle est au moins présente chez la larve.
- un corps organisé selon un axe dorso-ventral, avec un tube nerveux ectodermique dorsal (chez les larves) et un tube digestif endodermique ventral.
- une larve nageuse et à symétrie bilatérale.

Synapomorphies

Les Urochordés partagent les caractères suivants :

- adulte fixé (sauf chez les formes planctoniques, cf. paragraphe *Biologie*), après métamorphose de la larve libre.
- une tunique de nature polysaccharidique (tunicine, proche de la cellulose) entourant le corps de l'adulte.

Organisation

Les grandes lignes de l'organisation d'une ascidie (animal typique de ce clade) sont indiquées dans les figures 6 et 7.

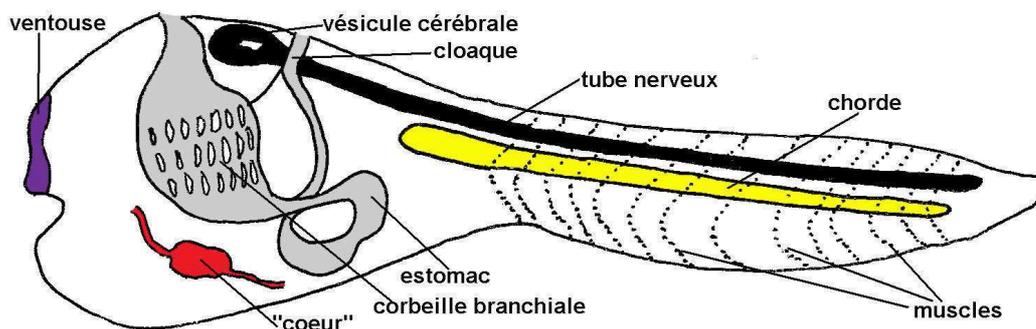


Figure 6. Organisation d'une larve d'ascidie. Longueur : 5 mm.

La larve d'ascidie mesure quelques millimètres, alors que la taille des individus adultes varie de quelques millimètres à une dizaine de centimètres selon les espèces. Le pharynx est transformé en une corbeille branchiale ; du siphon buccal (inhalant) au siphon

cloacal (exhalant), un courant d'eau unidirectionnel traverse le corps en passant par la corbeille branchiale.

Le « cœur », plutôt une structure pulsatile qu'un cœur proprement dit, est composé de deux cavités aux parois contractiles, mais dont la contraction n'est ni régulée, ni coordonnée. La circulation est anarchique, sans sens privilégié. Sous la loupe binoculaire, il est possible de voir le liquide circulant (qui n'est pas un sang, au sens de celui que l'on rencontre chez les Vertébrés, *i.e.* un tissu conjonctif à la substance fondamentale fluide) changer de sens de circulation. Ce « sang » ne circule pas dans un ensemble clos de vaisseaux, mais dans des espaces ouverts entre et au sein des tissus. Le cœlome est limité à une cavité péricardique.

La larve possède une vésicule cérébrale prolongée postérieurement par le tube nerveux. Chez l'adulte, le système nerveux central est limité à un ganglion nerveux provenant de la vésicule cérébrale. La tunique est une structure innervée ; ce n'est ni une coquille, ni un test.

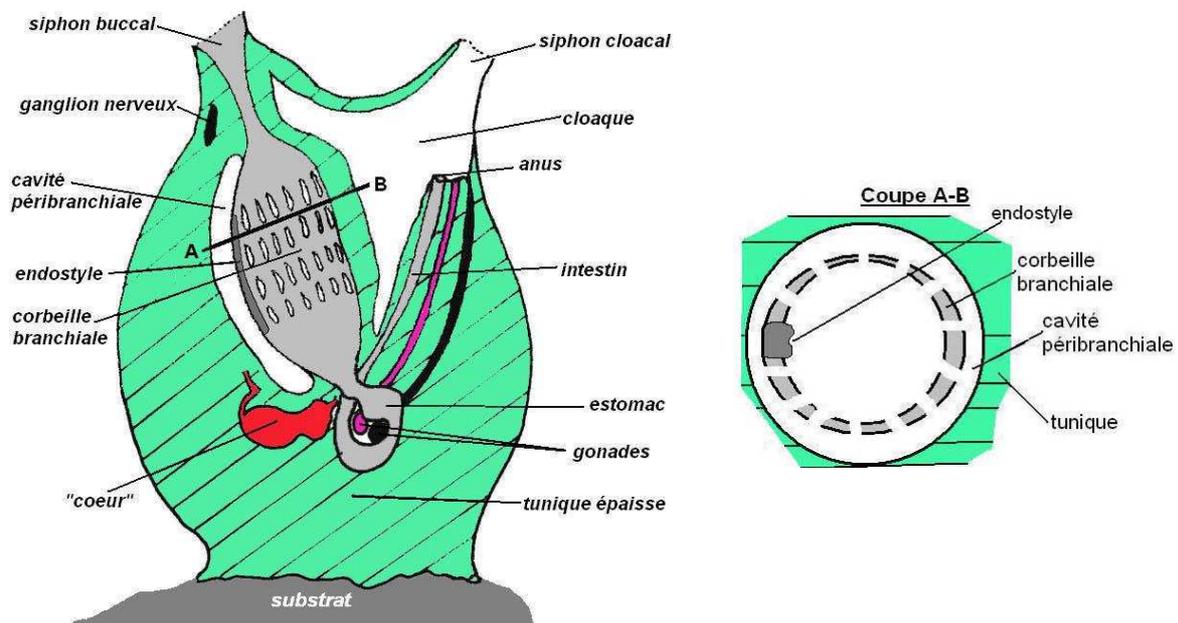


Figure 7. Coupes théoriques dans une ascidie.

Biologie

Les ascidies sont des animaux marins benthiques, fixés, quelquefois en colonies comme les botrylles sur les rochers ou les algues. Certains groupes sont planctoniques, nageurs et peuvent même former des colonies de plusieurs dizaines de mètres errant dans les courants (doliolés) ; ces formes coloniales planctoniques présentent souvent des spécialisations des individus à des fonctions précises (ex. gastrozoite : individu impliqué dans la prise de nourriture et la digestion, gonozoïte : individu gonadique, impliqué dans la production des gamètes (mâles et femelles)).

Tous les Urochordés se nourrissent par filtration de l'eau de mer au moyen de leur corbeille branchiale. Les échanges gazeux avec le milieu sont assurés de la même manière. Les particules alimentaires sont récoltées dans une structure ventrale branchiale particulière : l'endostyle. Les battements des cellules ciliées de l'endostyle assurent le transfert du « boudin alimentaire » vers l'intestin.

L'hermaphroditisme simultané est la règle, la reproduction asexuée est importante. Selon les espèces, la fécondation peut être interne ou externe. Une larve libre (Fig. 6) se développe avant de subir une métamorphose et de se fixer sur un support par sa ventouse. Dès lors, elle se redresse, perd sa queue, et donc le tube nerveux, la chorde et la musculature associée. Cette fixation n'existe pas chez les formes planctoniques ; cette absence est considérée comme une perte secondaire.

Exemples

ascidie rouge
fraise de mer
botrylle
violet*

Ascidia aspersa
Fragaria elegans
Botryllus schlosseri
Microscopus sabatieri

* consommé sur le littoral méditerranéen

Céphalochordés

Eucaryotes
 Unicotes
 Opisthocontes
 Métazoaires
 Eumétazoaires
 Bilatériens
 Deutérostomiens
 Chordés

Position systématique

Les Céphalochordés, ou Céphalocordés, sont un petit groupe (une dizaine d'espèces) de Chordés étroitement apparentés aux Craniates. Avec ces derniers, ils partagent :

- une symétrie bilatérale chez l'adulte.
- la présence de somites (blocs mésodermiques successifs chez l'embryon, donnant chez l'adulte des formations principalement musculaires).

Synapomorphies

Les Céphalochordés partagent les caractères suivants (Fig. 8) :

- extension de la chorde en avant de la bouche.
- musculature segmentée intrachordale.

Organisation

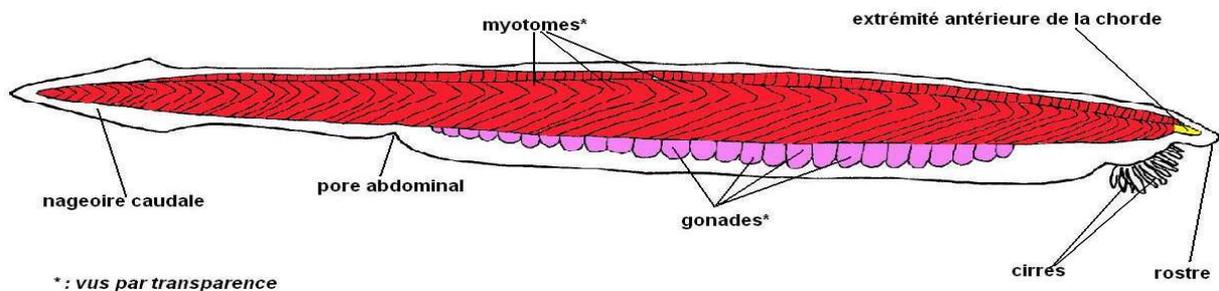


Figure 8. Morphologie externe d'un amphioxus. Longueur : 5 cm.

L'amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*) est un animal de quelques centimètres de longueur, représentant typique de ce clade. La chorde constitue l'axe du corps (Figs. 9 et 10) ; avec dorsalement le tube nerveux et ventralement le tube digestif. Antérieurement, ce dernier est différencié en un pharynx branchial, dont les fentes sont en contact avec des vaisseaux sanguins. Comme chez les Urochordés, la circulation sanguine peut se faire dans les deux sens (ce type de circulation anarchique se retrouve chez les jeunes embryons de Vertébrés, y compris Oiseaux et Mammifères). La musculature est développée et organisée en myotomes, disposés en chevrons successifs (Fig. 8).

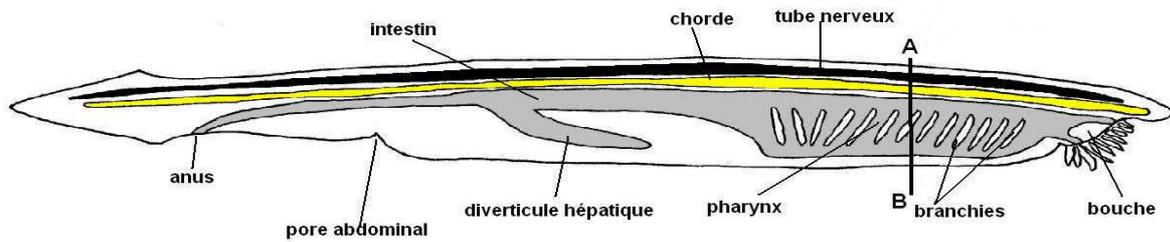


Figure 9. Organisation interne d'un amphioxus. Longueur 5 cm.

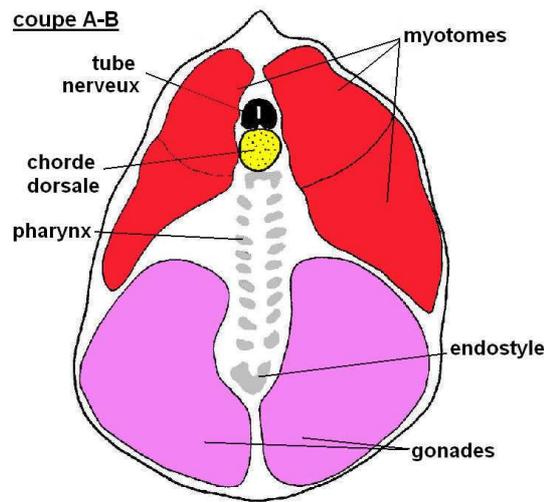


Figure 10. Coupe transversale A-B (cf. Fig. 9) d'un amphioxus.

Biologie

Les Céphalochordés sont des animaux littoraux (jusqu'à 50 m de profondeur) capables de nager par ondulation, mais le plus souvent prélevés dans le sable, où ils forment des populations à la densité élevée (>5000 individus par m²) d'où seule la partie antérieure émerge. La filtration de l'eau dans le pharynx assure l'approvisionnement en O₂ et en particules nutritives. De la même manière que chez les Urochordés, les particules alimentaires sont récoltées dans l'endostyle (Fig. 10) qui les transfère ensuite vers l'intestin. L'animal est capable de percevoir les stimuli lumineux au moyen de taches photoréceptrices, situées sur la face dorsale du tube nerveux. Il y a gonochorisme (= sexes séparés) et fécondation externe, avec émission des gamètes par le pore abdominal (Fig. 9).

Exemple

amphioxus, ou lancelet

Branchiostoma lanceolatum

Vertébrés

Eucaryotes
 Unicotes
 Opisthocontes
 Métazoaires
 Eumétazoaires
 Bilatériens
 Deutérostomiens
 Chordés
 Craniates

Position systématique

Les Vertébrés actuels présentent une diversité étendue de formes avec près de 51 000 espèces. Ils appartiennent, avec les Myxines, au clade des Craniates. Ces derniers partagent tous le fait de posséder :

- un crâne.
- des crêtes neurales, ensembles de cellules migratrices d'origine ectodermique et participant chez l'embryon à la constitution d'une foule de tissus et organes.
- des organes sensoriels formés chez l'embryon à partir de placodes épidermiques.
- un squelette interne minéralisé, dont la trame organique est constituée de phosphate de calcium (phosphohydroxyapatite de Ca).

Synapomorphies

Les Vertébrés se distinguent des Myxines par les caractères suivants :

- vertèbres.
- régulation nerveuse du cœur.
- rate et pancréas individualisés.

Organisation

Seuls des caractères généraux seront indiqués dans les lignes qui suivent. Le corps d'un vertébré est organisé autour de la chorde dorsale (Fig. 11), avec un tube nerveux situé dorsalement par rapport à celle-ci.

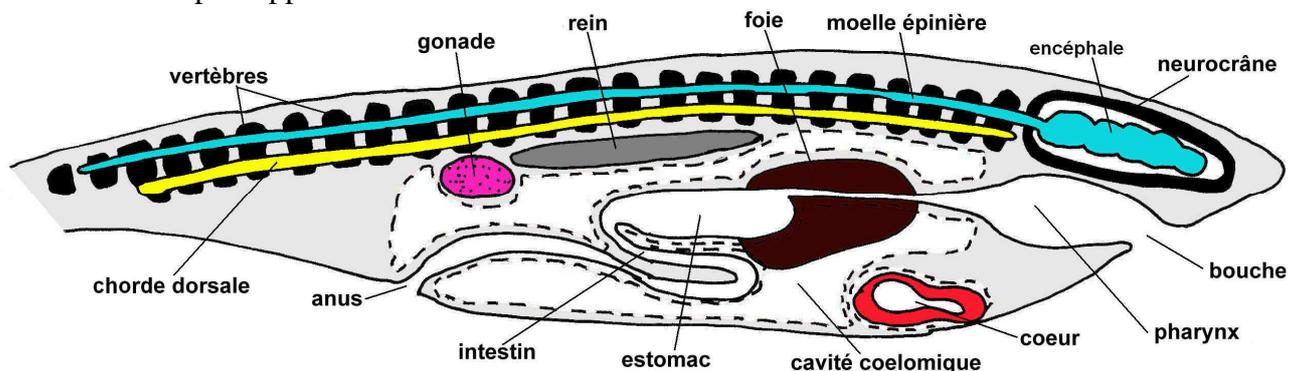


Figure 11. Coupe sagittale théorique montrant l'organisation d'un vertébré.

La chorde dorsale forme la charpente corporelle de l'embryon, elle est constituée de grosses cellules vacuolisées et a une structure élastique, entourée d'une gaine fibreuse. Au cours du développement, elle peut être fragmentée par le développement des vertèbres (elle formera dans ce cas les disques intervertébraux) ou persister chez l'adulte (notamment chez les Cœlacanthes). Ventralement par rapport à cette chorde, se trouvent le tube digestif et les glandes associées. Le cœlome est présent dans les cavités digestives et péricardique (Fig. 11).

Le tube nerveux central est dilaté antérieurement où il forme l'encéphale, le reste formant la moelle épinière.

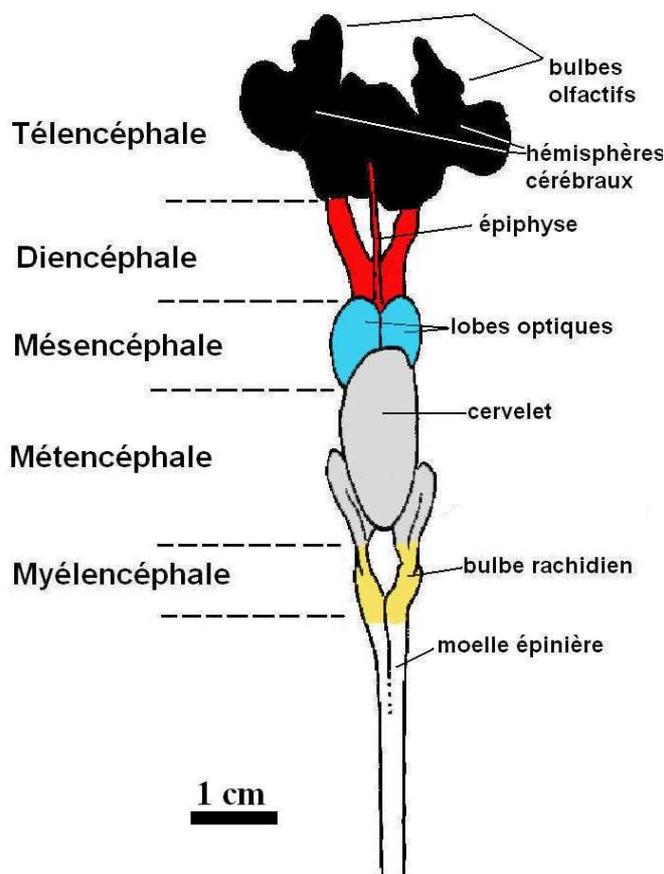


Figure 12. Encéphale d'un chondrichthyen, la roussette (*Scyliorhinus canicula*), vue dorsale.

L'ensemble est creux, avec le canal de l'épendyme dans la moelle épinière et les 5 ventricules dans l'encéphale. Il est rempli par le liquide céphalo-rachidien (LCR).

5 régions fondamentales forment l'encéphale d'un vertébré: télencéphale, diencéphale, mésencéphale, métencéphale et myélocéphale (Fig. 12). De ces régions partent des nerfs vers les différentes régions du corps (nerfs crâniens issus de l'encéphale et nerfs rachidiens issus de la moelle épinière). Selon les animaux, une région peut être plus développée ; les bulbes olfactifs (télencéphale) sont très développés chez les Chondrichthyens (Fig. 12), le striatum (structure profonde du télencéphale) est très développé chez les Oiseaux (Fig. 13), le néocortex (structure superficielle du télencéphale) est très développé chez les Mammifères (Figs. 14 et 15), alors que les bulbes olfactifs sont réduits chez ces deux derniers (Figs. 13 et 14).

Les corps cellulaires, ou péricaryons, des neurones sont localisés dans la substance grise des centres nerveux ; la substance blanche est principalement constituée par les prolongements cytoplasmiques myélinisés de ces neurones.

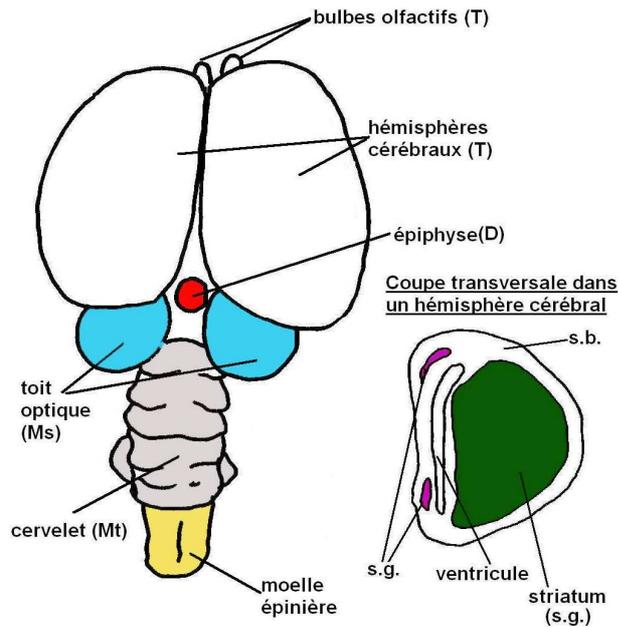


Fig. 13

Le code des couleurs est identique dans les Figs. 13 à 15.

Figure 13. Encéphale d'Oiseau en vue dorsale. Longueur : 2 cm.

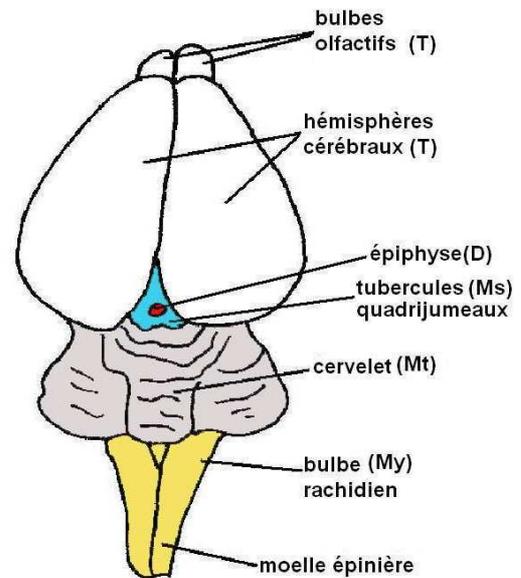


Fig. 14.

Figure 14. Encéphale de Mammifère, en vue dorsale Longueur : 3 cm.

Figure 15. Coupe transversale dans un hémisphère cérébral de Mammifère.

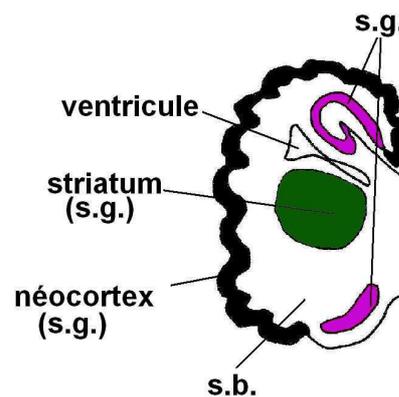


Fig. 15.

Légendes : D. diencéphale, Ms. mésencéphale, Mt. métencéphale, My. myélocéphale, s.b. substance blanche, s.g. substance grise, T. télencéphale.

Le squelette minéralisé est interne et formé par différents éléments articulés, juxtaposés ou soudés entre eux. Le crâne de Mammifère est formé par plusieurs dizaines d'os soudés alors que leurs homologues sont indépendants chez les Ostéichthyens basaux. Selon les groupes, ces pièces squelettiques sont composées d'os et/ou de cartilage. Dans tous les cas, os et cartilage sont des tissus conjonctifs à la substance fondamentale minéralisée (glucides sulfatés dans le cas du cartilage, protéines dans le cas de l'os). Ces tissus sont sans cesse remaniés au cours de la vie de l'animal : des phénomènes de lyse et genèse de tissus squelettiques concourent à la fois à la croissance du squelette et à l'homéostasie phosphocalcique de l'animal.

En plus du squelette interne, beaucoup de Vertébrés présentent des pièces squelettiques superficielles ; c'est le cas des écailles (possédant d'authentiques tissus osseux, cf. paragraphe *Téguments et phanères*) et des os dermiques superficiels pouvant former une carapace (tortues).

Le squelette des Vertébrés peut être divisé en :

- squelette céphalique ou crâne, lui-même composé d'un neurocrâne entourant et protégeant l'encéphale et d'un splanchnocrâne soutenant les organes des cavités buccale et pharyngienne.
- squelette axial, constitué par les vertèbres, les côtes et des os intermusculaires, quelquefois présents dans les faisceaux musculaires insérés sur les vertèbres.
- squelette appendiculaire, soutenant les membres : pattes et nageoires.
- squelette zonaire ou squelette des ceintures reliant le squelette appendiculaire aux squelettes axial et céphalique (le squelette des nageoires pectorales, et quelquefois dorsale, est relié au crâne chez les Vertébrés non tétrapodes).

A ces distinctions topographiques, viennent s'ajouter des différences histologiques, plusieurs types de tissus squelettiques peuvent être distingués :

- cartilage.
- os enchondral (Fig. 16), formé par substitution d'un cartilage au cours du développement : le tissu osseux remplace un tissu cartilagineux préexistant et détruit au fur et à mesure.
- os dermique, formé par minéralisation d'un tissu conjonctif ostéogène. Ce dernier se rencontre notamment dans l'os périostique ou périoste (Fig. 16).

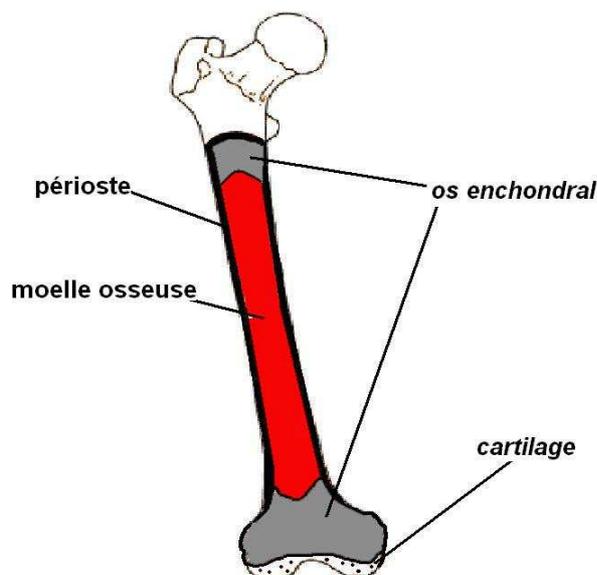


Figure 16. Les différents tissus squelettiques (indiqués en italiques) dans une coupe longitudinale partielle d'un os long de Mammifère.

Ces différents tissus (os ou cartilage) ne sont pas présents chez tous les Vertébrés : les Lamproies, les Chondrichthyens ont un squelette entièrement cartilagineux, alors que les Ostéichthyens possèdent un squelette majoritairement osseux (os enchondral et dermique) avec des masses cartilagineuses disséminées dans le squelette, plus particulièrement dans les zones en croissance et les articulations (Fig. 16). Différents cas de régression osseuse au profit du cartilage existent selon les pièces squelettiques et les espèces.

Au cours du développement, les masses mésodermiques s'organisent en îlots successifs : les somites. Ils participent à l'élaboration des vertèbres et des masses musculaires associées.

L'appareil circulatoire est clos. Le sang est propulsé par les contractions rythmiques d'un cœur en position ventrale. Le sang est un tissu conjonctif à la substance fondamentale fluide, le plasma. Celui-ci est incolore, mais l'ensemble coloré en rouge par l'hémoglobine contenue dans les érythrocytes (ce n'est que chez les Mammifères que ces cellules sont anucléées et appelées hématies).

L'excrétion est assurée par les reins, dont les unités de base, les néphrons, assurent l'épuration du sang par production d'une urine primitive aux constituants principaux (eau et ions) en partie réabsorbés ensuite. Chez nombre de Vertébrés (Téléostéens notamment), le rein héberge des masses de tissus endocrines (homologues des parathyroïdes et médullosurrénales humaines) et des tissus hématopoïétiques (production des cellules du sang).

Biologie

Les modes de vie sont variés avec la présence d'espèces de Vertébrés dans des niches écologiques diverses au sein de quasiment tous les écosystèmes terrestres. Plus de la moitié des espèces de Vertébrés vit en milieu aquatique que cela soit ou non la conséquence d'un retour à une vie aquatique (Crocodiliens, Cétacés, Pinnipèdes ...). Les espèces inféodées à un milieu continental présentent des adaptations au dessèchement non seulement du tégument (couche cornée, écailles cornées) mais aussi des œufs et embryons (coquille calcaire ou viviparité). Plusieurs groupes ont développé des capacités de vol aérien par modification des nageoires (Exocets), ou des membres antérieurs (Oiseaux, Chiroptères, mais de manière différente). L'homéothermie est apparue à plusieurs reprises dans le groupe : de manière partielle chez les Thons, les Espadons, de manière régulée chez les Oiseaux et les Mammifères.

De la microphagie à l'hématophagie, en passant par la folivorie à la prédation et la nécrophagie, les Vertébrés ont développé une grande diversité d'adaptations alimentaires. La consommation de plantes est liée à un hyperdéveloppement du tube digestif (80 m de long chez l'hippopotame, 27 m chez une vache et 3 m chez un lion), avec l'existence de poches œsophagiennes (panse, bonnet et feuillet des Ruminants) ou intestinales (caeca digestifs du cheval) hébergeant des unicellulaires symbiotiques rendant possible la digestion de la cellulose.

La reproduction est sexuée, avec de rarissimes cas de parthénogenèse (quelques Téléostéens et Chondrichtyens). Le plus souvent les sexes sont séparés, mais avec des cas d'hermaphroditismes successifs chez des Téléostéens : les mérours, les daurades et les labres (vieilles), les individus changent de sexe en vieillissant (hermaphroditisme protandre, si l'individu est d'abord mâle ; hermaphroditisme gynandre, si il est d'abord femelle). Des soins attentionnés aux jeunes existent chez plusieurs groupes, avec nutrition de ceux-ci par les parents, soit par approvisionnement en nourriture, soit par régurgitation, soit par allaitement.

Classification et exemples

La disposition des groupes ci-dessous représente les relations de parenté entre principaux groupes de Vertébrés (voir aussi Fig. 2, N^o 1). Quelques synapomorphies sont indiquées ci-dessous en gras, des exemples d'organismes, avec leur nom scientifique en italiques, également.

Péromyzontides (**bouche circulaire en ventouse**)lamproie marine *Petromyzon marinus*Gnathostomes (**mâchoires, myéline**)

Chondrichthyens (cartilage prismatique, claspers pelviens)

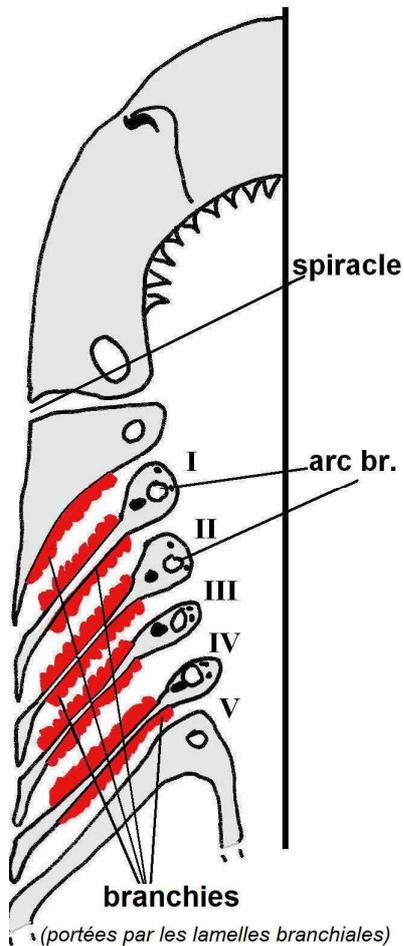
petite roussette *Scyliorhinus canicula*Ostéichthyens (**os, sacs aériens** (poumon, vessie natatoire))Actinoptérygiens (**nageoires à rayons**)maquereau *Scomber scombrus*Sarcoptérygiens (**squelette des membres monobasal**)Dipneustes (**plaques dentaires broyeuses**)*Neoceratodus forsteri*Tétrapodes (**cou, 4 membres**)Lissamphibiens (**dents à deux cuspidés**)crapaud *Bufo bufo*Amniotes (**amnios**)Mammifères (**poils, glandes mammaires**)éléphant d'Afrique *Loxodonta africana*Sauropsides (**iris à muscles striés**)Chéloniens (**carapace osseuse**)tortue géante *Testudo gigantea*Diapsides (**deux fosses temporales**)

Lépidosauriens (lézards, serpents)

vipère péliade *Vipera berus*Archosauriens (**gésier**)Crocodiliens (**palais II^{aire}**)crocodile du Nil *Crocodylus niloticus*Oiseaux (**plumes**)fou de Bassan *Sula bassan*

Les pages suivantes sont consacrées à la manière dont sont réalisées plusieurs grandes fonctions chez les Vertébrés.

Respiration et circulation



Typiquement, les Vertébrés aquatiques réalisent leurs échanges gazeux au moyen de branchies, alors que les espèces continentales possèdent des poumons (exception faite des Tétrapodes aquatiques évoluant sous l'eau en apnée (Amphibiens adultes, Crocodiles, Pinnipèdes, Cétacés...)).

Chaque branchie est construite autour d'une structure squelettique, l'arc branchial. La vascularisation y est importante avec des vaisseaux afférents, conduisant le sang à oxygéner, et des vaisseaux efférents, transportant le sang oxygéné.

La circulation sanguine est assurée dans un ensemble clos par les contractions rythmiques d'un cœur ventral. Chez les espèces à respiration branchiale (Fig. 17), ce cœur est entièrement veineux et n'est pas cloisonné (Fig. 18) - exception faite des Dipneustes où l'atrium est cloisonné en deux oreillettes.

Figure 17. Appareil branchial d'un chondrichthyen (coupe horizontale). [arc br. : arc branchial].

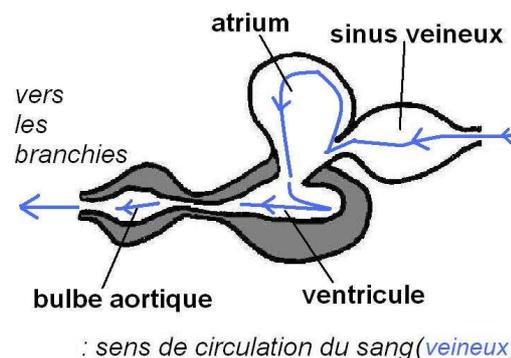


Figure 18. Cœur de Téléostéen en coupe longitudinale.

Avec le passage en milieu aérien, le lieu de l'hématose du sang change : c'est aux poumons qu'est dévolue cette fonction. Cela entraîne de profondes modifications de l'appareil circulatoire : disparition des structures branchiales, d'arcs aortiques mais aussi apparition d'une double circulation (sang oxygéné transporté des poumons aux organes et sang à oxygéner (ou veineux ou réduit) des organes aux poumons). Ce dernier point entraîne un cloisonnement plus poussé du cœur, de sorte que les deux sangs ne se

mélangent pas. Ce processus s'est réalisé progressivement chez Tétrapodes et a été réalisé deux fois : une fois chez les Archosauriens, une fois chez les Mammifères (chez les autres, le ventricule n'est pas ou incomplètement cloisonné (Fig. 19A)). Chez ces deux groupes, le cœur comporte 4 cavités : oreillettes gauche et droite, ventricules gauche et droit (Fig. 19B).

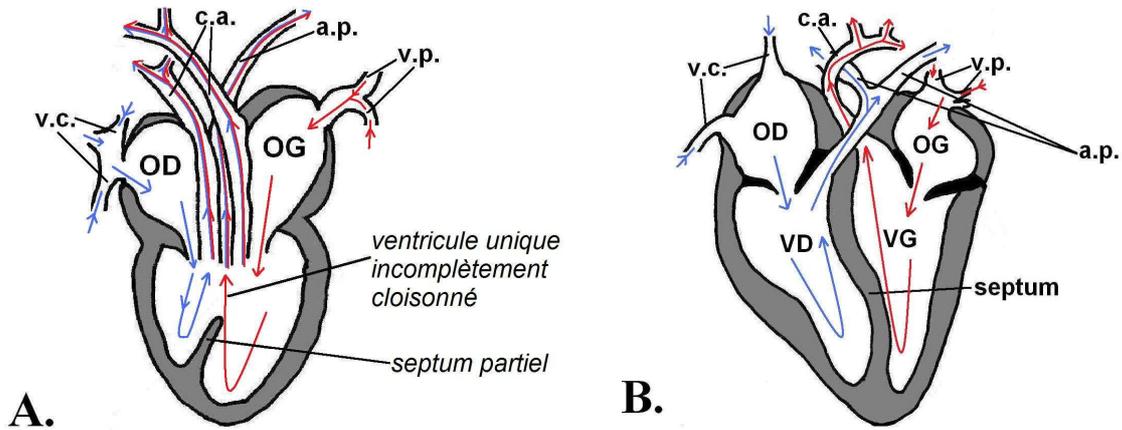


Figure 19. A. Cœur de lézard en coupe longitudinale schématique. B. Cœur de mammifère en coupe longitudinale schématique. [a.p. : artère pulmonaire, c.a. : crosse aortique, OD : oreillette droite, OG : oreillette gauche, v.c. : veine cave, VD : ventricule droit, VG : ventricule gauche, v.p. : veine pulmonaire]. Les flèches **bleues** indiquent le sens de circulation du sang réduit, les flèches **rouges** celui du sang oxygéné.

Il est à noter que deux crosses aortiques existent chez les Lézards (Fig.19A), ainsi que chez les Tortues et les Crocodiliens. Chez ces animaux, à la différence des Oiseaux et des Mammifères, il y a mélange intracardiaque des sangs oxygéné et réduit (Fig.19A).

Développement

Le développement de l'embryon de Vertébré varie selon le type de nutriments mis à sa disposition :

- réserves abondantes dans l'ovule : œuf télolécithe, rencontré notamment chez les Vertébrés non-mammifères ovipares.

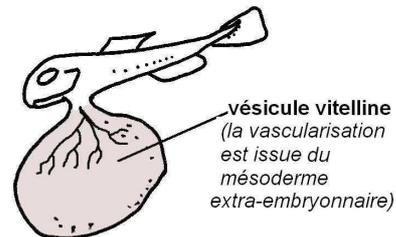
l'embryon se développe en utilisant ces réserves- réserves absentes : œuf alécithe, rencontré chez les Mammifères gestants l'embryon se développe en utilisant des nutriments délivrés par l'organisme maternel.

Ces deux modes ne sont pas strictement liés à l'oviparité/viviparité ; plusieurs espèces vivipares (= donnant naissance à des petits sortant actifs du corps maternel) ont des œufs télolécithes se développant dans le corps d'un adulte, on parle d'ovoviviparité (nombreuses espèces parmi les Chondrichtyens, les Téléostéens, les Amphibiens).

Chez tous, se développent une ou des annexes embryonnaires, c'est-à-dire des tissus embryonnaires dont le rôle est d'assurer des fonctions vitales (réserves, excrétion, échanges respiratoires) pendant que l'embryon se développe et que les organes habituels réalisant ces fonctions ne sont pas encore fonctionnels. Elles sont abandonnées au plus tard à la naissance et sont de plusieurs types :

* Sac vitellin (ou vésicule vitelline)

Poche contenant le vitellus (le « jaune », diversement coloré selon les espèces, ex. rose chez la truite) (Fig. 20), présente chez l'immense majorité des embryons de Vertébrés.



* Amnios

Caractéristique des Amniotes (Fig. 21), il s'agit d'une enveloppe entourant l'embryon et le maintenant dans une poche remplie de liquide amniotique, à rôle protecteur mécanique.

**Figure 20. Alevin de truite (*Salmo gairdneri*).
Longueur : 1,5 cm.**

* Allantoïde

Poche latérale du tube digestif de l'embryon présente chez les Amniotes. Accolée au sac vitellin (Fig. 21), elle joue à la fois un rôle respiratoire (sa vascularisation permet les échanges gazeux), un rôle trophique (par absorption du blanc de l'œuf et d'une partie de la coquille) et un rôle excréteur (en accumulant les déchets). L'allantoïde peut également jouer le rôle d'un placenta par les échanges avec la circulation maternelle. Il s'agit, dans ce cas d'un allanto-placenta, présent aussi bien chez certains requins vivipares que chez des lépidosauriens vivipares (ex. vipères).

Chez les Amniotes ovipares, l'œuf est recouvert d'une carapace calcaire sécrétée par les voies génitales femelles.

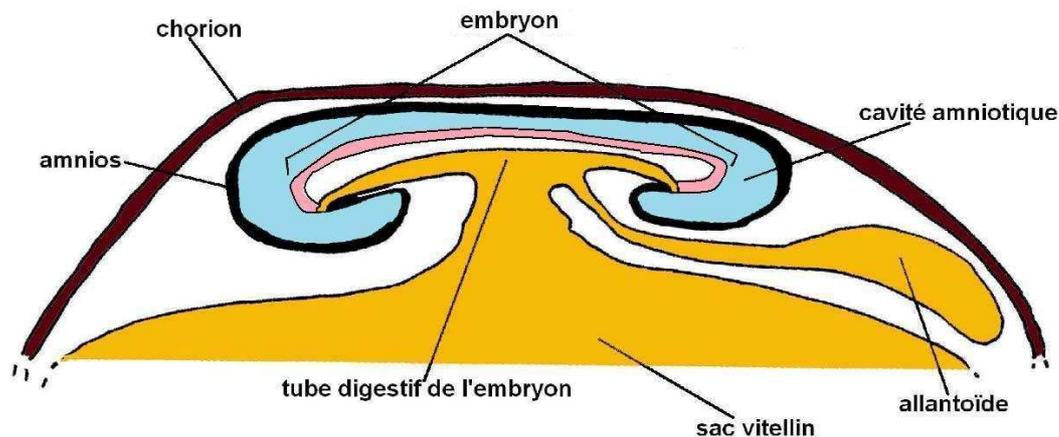


Figure 21. Coupe sagittale schématique dans un embryon de sauropside.

*** Placenta « vrai »**

Ce type d'annexe ne se rencontre que chez les Mammifères et n'est pas homologue du précédent. Il s'agit d'une structure mixte et temporaire (présente du second au neuvième mois du développement chez l'espèce humaine) comprenant à la fois des tissus de la mère et de l'embryon (Fig. 22). Il résulte d'une différenciation hypervascularisée du chorion, en contact avec la surface interne de l'utérus. Sa grande surface d'échange entre la circulation de l'embryon et de la mère permet la réalisation des échanges gazeux, nutritionnels et excréteurs durant la gestation. Le placenta a également un rôle hormonal (sécrétion notamment de stéroïdes) et laisse aussi passer des hormones maternelles, des anticorps (ex. anticorps anti-VIH), des virus (ex. virus de la rubéole) et des toxines (ex. toxines bactériennes).

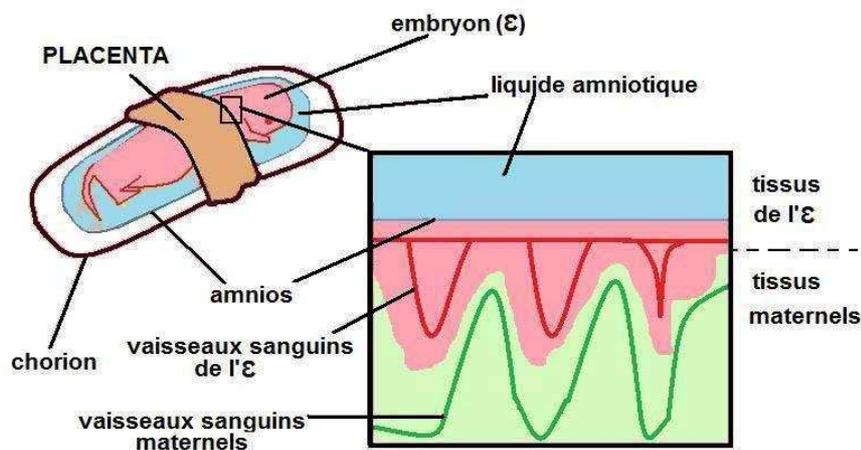


Figure 22. Structure du placenta chez un carnivore.
Longueur de l'embryon : 10 cm.

Locomotion et membres

En règle générale, les Vertébrés ne sont pas des organismes sessiles ; ils sont libres et actifs. Chez les formes aquatiques, l'essentiel de l'effort locomoteur est assuré par la musculature axiale reliée à la colonne vertébrale. La nature des articulations intervertébrales entraîne le fait que, chez les Serpents, certains amphibiens et les Vertébrés aquatiques non-mammifères, ce sont des ondulations latérales (de droite à gauche) qui assurent la locomotion. De fait, chez ces organismes la nageoire caudale a une disposition verticale. En revanche, chez les Mammifères, les articulations vertébrales ne permettent pas une telle mobilité, mais autorisent d'amples mouvements dorso-ventraux : la nageoire caudale, quand elle existe, est horizontale chez les formes aquatiques (Cétacés, Siréniens). Chez les autres Tétrapodes, la locomotion se réalise au moyen de pattes, dont l'architecture de base est le membre chiridien (Fig. 23). Ce type de base est ébauché chez les Sarcoptérygiens les plus basaux (Cœlacanthes, Dipneustes) et connaît différentes modifications au gré des adaptations locomotrices des animaux (Fig. 24).

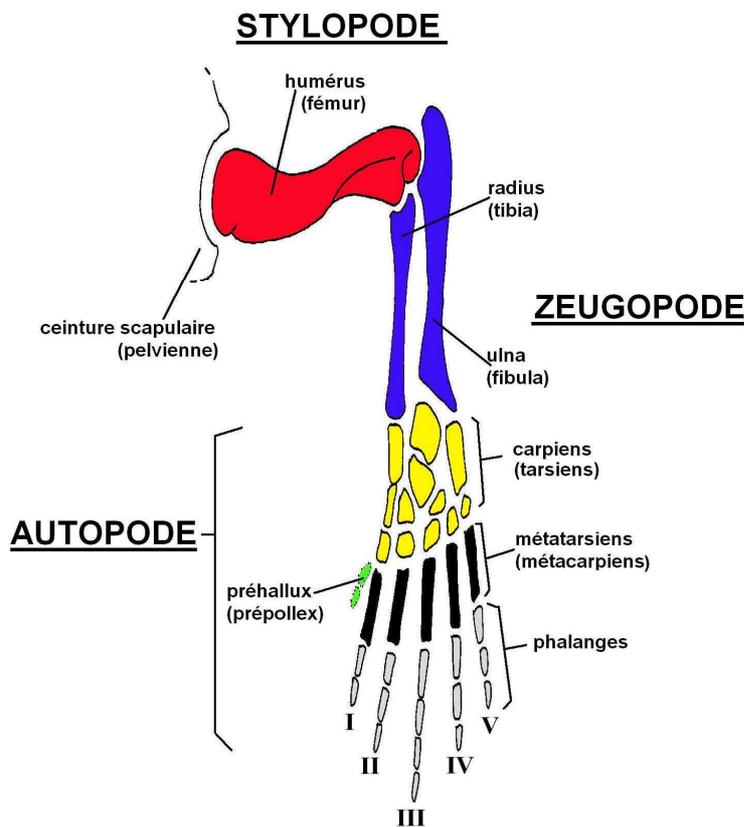


Figure 23. Membre chiridien.

La terminologie du membre antérieur est indiquée en minuscules, celle du membre postérieur est en minuscules et entre parenthèses.

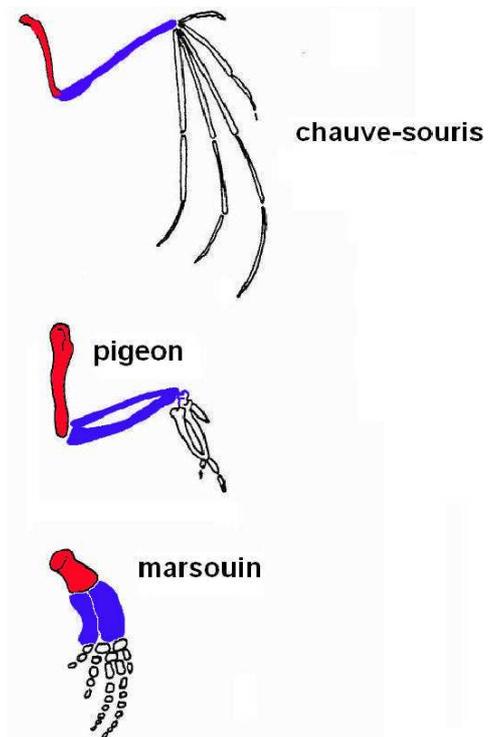


Figure 24. Différents membres antérieurs de vertébrés.

Téguments et phanères

Le tégument des Vertébrés est un organe complexe, toujours pluristratifié. Il a une origine double, ectodermique et dermique, et est composé de plusieurs tissus (de l'extérieur vers l'intérieur) : épiderme, derme et hypoderme (Figures de la page suivante). Le premier est ectodermique et est qualifié de tissu cutané, les deux suivants sont dermiques et forment le tissu sous-cutané.

Le tégument des Vertébrés produit des phanères, c'est-à-dire des productions cutanées visibles (du grec, *phaneros* : visible, apparent). Ces phanères peuvent être produites par le derme et/ou l'épiderme, voir page 26), elles manquent chez les lamproies.

L'épiderme est glandulaire (glandes à mucus) chez les Vertébrés anamniotes, vivant en milieu humide (Fig. 26). Le mucus intervient tant dans l'hydratation que l'hydrodynamisme. Chez les Amniotes, le tégument est recouvert de structures le protégeant du dessèchement : couche cornée (kératine) et de cellules mortes (Fig. 28), poils, plumes ou écailles épidermiques (Figs. 27 et 28). La couche cornée la plus superficielle peut se desquamer, soit en petites plaques, soit entièrement et cycliquement comme dans le cas de la mue des lézards et serpents.

Pelage et plumage sont des éléments essentiels au maintien d'une homéothermie. Des glandes séreuses peuvent produire un venin (crapauds, salamandres). Le derme est vascularisé et contient des terminaisons nerveuses ; dans l'hypoderme peuvent s'accumuler des dépôts de lipides (lard du porc, « graisse » des mammifères marins). Le derme contient également des chromatophores ou cellules pigmentées. La capacité de concentration ou d'étalement des pigments dans ces cellules peut être modifiable chez certaines espèces (caméléons, carrelets...) et confère de remarquables aptitudes au camouflage par de rapides adaptations chromatiques contrôlées neuro-hormonalement.

Selon le ou les tissus responsables de leur formation, elles ont des structures variées. Seuls les types principaux seront présentés ici dans les figures et le tableau des pages suivantes.

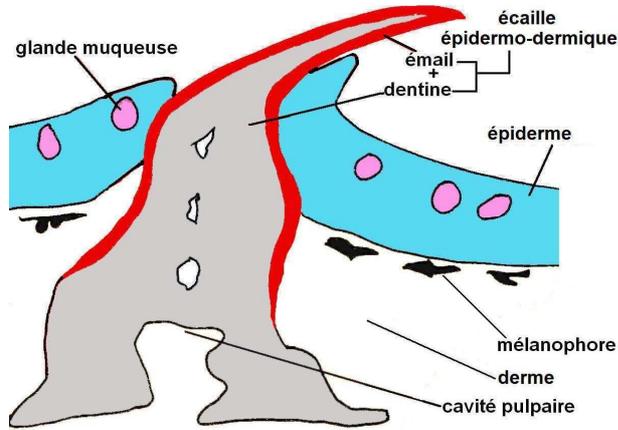


Figure 25. Ecaille placôide.
Coupe dans une peau de roussette (*Scyliorhinus canicula*).

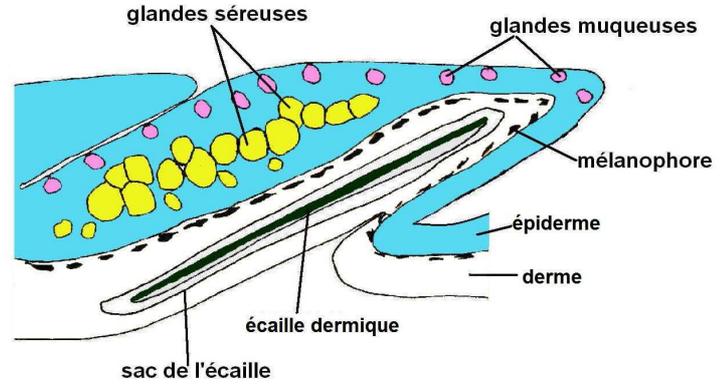


Figure 26. Ecaille dermique.
Coupe dans une peau de tanche (*Tinca tinca*).

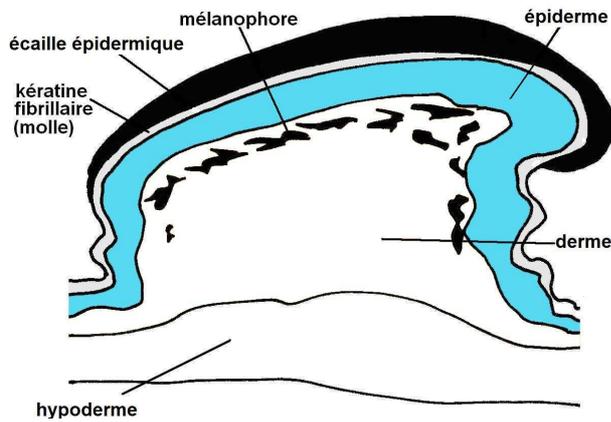


Figure 27. Ecaille épidermique.
Coupe dans une peau de lézard (*Lacerta sp.*).

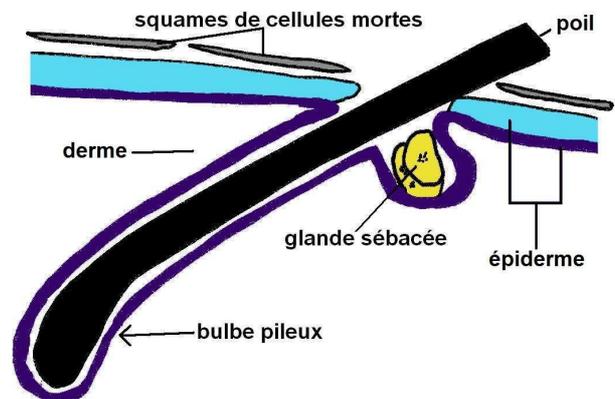
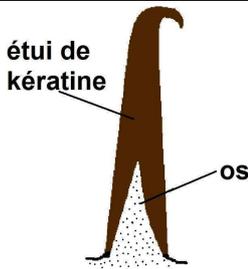


Figure 28. Poil.
Coupe dans une peau humaine (*Homo sapiens*).

Phanère	Origine	Présence au sein des Vertébrés
écaille placoïde (Fig. 25)	Double : épidermo-dermique l'émail est d'origine épidermique, la dentine est d'origine dermique	Chondrichthyens Dent et écaille placoïde sont homologues.
écaille dermique (Fig. 26)	dermique constituée de deux tissus osseux superposés	Actinoptérygiens, certains Sarcoptérygiens (quelques Amphibiens)
écaille épidermique (Fig. 27)	épidermique constituée de kératine (protéine soufrée)	Amniotes, mais pas chez tous, présentes sur la queue d'un rat, les pattes d'un oiseau et sur tous le corps d'un lézard
plume	épidermique constituée de kératine	Oiseaux
bec, griffe, ongle, sabot, corne (ex. Rhinocéros)	épidermique constitués de kératine	Tétrapodes, mais pas chez tous. Les têtards, les tortues ont un bec corné.
poil (Fig. 28)	épidermique constitué de kératine	Tous les Mammifères possèdent des poils, au moins dans les oreilles. Les fanons des Baleines sont des poils agglomérés.
corne des Bovidés (Fig. 29)	Double : l'os présent au cœur de la corne est d'origine dermique la substance sus-jacente (la kératine) est d'origine épidermique .	Propre aux Bovidés (vache, antilope...)
		 <p>Figure 29. Coupe verticale schématique dans une corne de chamois (<i>Rupicapra, rupicapra</i>)</p>

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.

En ce qui concerne l'anatomie illustrée de Vertébrés :

CHANET B., GUINTARD C., PICARD C., BUGNON P., TOUZALIN F. et E. BETTI (2009). Atlas anatomique d'ichtyologie, CD-ROM diffusé par la Société Française d'ichtyologie.

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)): 1-27. C@C All rights reserved.