

SCIENCES SUP



Cours

Master • CAPES • Agrégation

BIOLOGIE ANIMALE

Les Cordés : anatomie comparée des Vertébrés

9^e édition

***André Beaumont
Pierre Cassier***

Avec la participation de Daniel Richard

DUNOD

BIOLOGIE ANIMALE

Consultez nos parutions sur dunod.com



BIOLOGIE ANIMALE

Les Cordés : anatomie comparée des Vertébrés

Cours

André Beaumont

Ancien Professeur de biologie animale
à l'université Paris-Sud d'Orsay et à l'université Pierre-et-Marie-Curie

Pierre Cassier

Ancien Professeur de biologie animale
à l'université Paris-Sud d'Orsay et à l'université Pierre-et-Marie-Curie

Avec la collaboration de

Daniel Richard

Ancien Professeur de biologie à l'IUFM Midi-Pyrénées

9^e édition

DUNOD

Illustration de couverture : *Martin-pêcheur*, © Julien Daubignard

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

© Dunod, Paris, 2000, 2009
ISBN 978-2-10-054131-7

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

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

AVANT-PROPOS

Ce troisième volume de Biologie animale de la série des « Beaumont-Cassier » traite du phylum des Cordés, un des phylums majeurs des Métazoaires, bien que représenté par environ 51 000 espèces vivantes. Mais, d'une part il recouvre les Vertébrés qui, par leur grande taille rendue possible par l'existence d'un squelette cartilagineux et/ou osseux, leur grande facilité d'adaptation qui leur a permis de coloniser tous les milieux (terrestre, souterrain, aquatique, aérien) et leur importance économique considérable dans l'alimentation humaine, constituent le sous-phylum majeur des Cordés ; d'autre part leur phylogenèse est l'une des plus étudiées et les mieux connues de tous les Métazoaires. Cette dernière caractéristique, entre autres, permet d'étudier les Vertébrés par le biais de l'anatomie comparée, une approche plus enrichissante pour le lecteur que la méthode traditionnelle des taxons successifs.

L'anatomie comparée est liée à l'idée que l'organisation structurale des organismes obéit à des règles et qu'il existe une relation entre la forme des organes et leurs fonctions. Elle repose essentiellement sur le critère d'homologie. La *notion d'homologie* (Owen : 1843) est née de la comparaison de structures ayant le même plan d'organisation et les mêmes relations entre leurs constituants (principe de connexion de Geoffroy St Hilaire), mais dont l'anatomie est quelque peu différente, en rapport avec une fonction différente. L'homologie est une *similitude structurale* (cf. la comparaison du squelette du bras humain, de l'aile de Chauve-Souris et de la nageoire pectorale du Dauphin qui constitue un exemple classique de l'application du *critère anatomique* de l'homologie). L'analogie est une *similitude fonctionnelle* due à l'adaptation par des voies convergentes à des conditions de vie semblables ou identiques (cf. la nageoire caudale d'un Poisson et d'un Cétacé).

Très vite, les anatomistes (Haeckel : 1866 ; Ray Lankester : 1870) considèrent que si des structures sont homologues au plan anatomique, elles doivent avoir une origine commune à partir d'un ancêtre commun par nature inconnu. Au contraire, des structures analogues n'impliquent pas une relation de parenté généalogique entre les espèces. Ainsi, la reconnaissance de l'homologie va-t-elle permettre la reconstruction de l'histoire évolutive des espèces ou phylogénie. Le *critère évolutif* de l'homologie est devenu un des fondements de la systématique phylogénétique (Henning : 1966) selon laquelle l'homologie est toute ressemblance liée à la filiation. Le principe darwinien de « descendance avec modifications » est porteur d'évolution.

Gegenbaur (1870) et Darwin (1872) complètent la notion d'homologie en y ajoutant un critère embryologique. Des structures homologues proviennent certes d'un ancêtre commun, mais aussi d'une même ébauche embryonnaire. Le *critère embryologique* a été largement utilisé jusque vers 1950. Il était même considéré comme le

meilleur, voire le seul qui fût indiscutable, et il a été à l'origine de résultats spectaculaires comme, par exemple, l'interprétation du plan d'organisation des Tuniciers qui a permis leur rattachement aux Cordés, alors que, jusqu'en 1870, on les plaçait au voisinage des Mollusques. Mais dès que les recherches en embryologie descriptive ou expérimentale deviennent plus nombreuses et portent sur de nouveaux matériels, il apparaît clairement que des organes considérés comme homologues selon des critères anatomiques ou/et évolutifs peuvent avoir une embryogenèse différente d'un taxon à l'autre, voire d'une espèce à l'autre au sein d'un même taxon, tout en ayant la même structure (anatomique et histologique) et les mêmes fonctions. L'argument embryologique n'est donc pas infaillible et souffre de très nombreuses exceptions.

Enfin, avec l'avènement de la Biologie moléculaire il y a une trentaine d'années, la notion d'homologie s'est étendue aux molécules (ARN, ADN) et aux gènes. La recherche de molécules ou de gènes homologues ayant des séquences communes et provenant de l'évolution d'une même molécule ou d'un même gène présent chez l'ancêtre commun à deux espèces, et qui participent à la mise en place de structures apparemment différentes, constitue un quatrième critère *moléculaire* ou *génétique* de l'homologie. Ce critère est actuellement de plus en plus utilisé dans certains problèmes d'homologie que les autres critères sont incapables de résoudre tels que les relations entre les systèmes nerveux centraux des Hyponeuriens et des Epineuriens, entre l'encéphale des Vertébrés et les vésicules sensorielle ou cérébrale des Procordés, entre les divers types de photorécepteurs des Métazoaires, ou pour comprendre comment certaines structures sont apparues au cours de l'évolution comme les mâchoires des Agnathes ou l'asymétrie des arcs aortiques des Oiseaux et des Mammifères, ou enfin pour étendre aux Procordés certaines caractéristiques considérées jusqu'alors comme propres aux seuls Vertébrés et les définissant, comme la crête neurale et les placodes.

Ainsi, la notion d'homologie, à la base de l'anatomie comparée, a considérablement élargi son champ d'application depuis sa formulation par Owen en 1843. Si elle présente de nombreuses exceptions dans le domaine de l'embryologie, elle a trouvé une nouvelle jeunesse dans la systématique phylogénétique dont elle constitue un des fondements. Son extension récente à la génétique moléculaire du développement fait de celle-ci un nouvel outil très fiable pour les zoologistes qui cherchent à établir des homologies quand les autres critères présentent des difficultés d'application. L'intérêt de l'anatomie comparée comme moyen d'étude des Vertébrés réside donc dans l'utilisation de ces différents critères, c'est-à-dire dans une approche pluridisciplinaire.

Régulièrement révisé et complété depuis sa sortie en 1972, en fonction des connaissances nouvelles, ce volume, dans sa 9^e édition, a subi de profonds remaniements qui affectent plus ou moins tous les chapitres. Certains ont été réduits (appareil musculaire, coelome) ou supprimés (éléments d'organogenèse, développement embryonnaire des Téléostéens) au profit d'autres du fait de connaissances nouvelles liées à la paléontologie (nouvelles phylogenèses des Cordés, origine des Vertébrés, évolution de la nageoire ichthyenne en membre chiridien, plumes des Dinosaures), à la biologie (rôle des cellules souches dans le renouvellement de cellules à durée de vie courte) et à la génétique moléculaire ou du développement peu utilisée dans la

précédente édition. Autre nouveauté de cette 9^e édition, Daniel Richard, neurophysiologiste, a accepté d'y participer et à l'enrichir de données fonctionnelles qui complètent très utilement l'aspect anatomique purement descriptif.

Enfin, nous tenons à remercier Philippe Janvier, grand spécialiste des premiers vertébrés, pour les précieux renseignements qu'il nous a aimablement communiqués.

Cet ouvrage bénéficie d'une illustration abondante, faite de planches regroupant des figures relatives à un même centre d'intérêt. Les dessins au trait ont été réalisés le plus souvent à partir de travaux originaux. Mais ils ont été généralement modifiés et simplifiés pour les rendre plus accessibles au lecteur, sans pour autant trahir leur valeur scientifique. Malgré la suppression d'une couleur, cette nouvelle édition bénéficie d'un large nuancier et d'une coloration de l'ensemble des figures de l'ouvrage qui facilitent sa lecture et permettent une meilleure compréhension de l'illustration. Enfin un index étymologique a été ajouté après l'index des noms.

Cet ouvrage est destiné aux étudiants qui se dirigent, par la voie des universités ou des classes préparatoires aux grandes écoles, vers les études, puis les carrières biologiques, vétérinaires, agronomiques, pharmaceutiques, ou vers l'enseignement secondaire via ses concours de recrutement (CAPES, agrégation). Mais il s'adresse aussi aux enseignants des lycées et des universités désireux de disposer des connaissances les plus récentes sur la phylogénèse des Cordés, la systématique phylogénétique, le développement et l'anatomie comparée des Vertébrés. Ouvrage de référence pour tous ceux que passionne l'évolution des Cordés (qu'ils soient paléontologues, anatomistes, zoologistes ou embryologistes), ce manuel apporte également aux physiologistes les données anatomiques, histologiques, embryologiques et évolutives les plus récentes nécessaires à la compréhension de la réalisation des grandes fonctions dans l'ensemble des Vertébrés, en particulier chez les Vertébrés dits « inférieurs », trop souvent négligés ou oubliés. C'est dire qu'il est l'introduction indispensable à toute étude de physiologie comparée.

André Beaumont, février 2009

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	V
Phylum des Cordés	1
Chapitre 1 • Embranchement des Céphalocordés	4
1.1 Morphologie externe et organisation générale	4
1.2 Développement embryonnaire	5
1.2.1 L'œuf et sa segmentation	5
1.2.2 La gastrulation	5
1.2.3 La neurulation	6
1.2.4 La différenciation de la corde et des somites	7
1.2.5 L'évolution des somites	7
1.2.6 Le percement asymétrique des fentes branchiales et la formation de la cavité péribranchiale (ou atriale)	8
1.3 Anatomie générale	8
1.3.1 Le tégument	8
1.3.2 Les formations de soutien	8
1.3.3 La musculature	9
1.3.4 Les appareils digestif et respiratoire	9
1.3.5 Le coelome	12
1.3.6 L'appareil circulatoire	12
1.3.7 L'appareil excréteur	13
1.3.8 L'appareil génital	15
1.3.9 Le système nerveux et les organes sensoriels	16
Chapitre 2 • Embranchement des Urocordés ou Tuniciers	17
2.1 Les Appendiculaires	19
2.1.1 La logette	19
2.1.2 Organisation générale	19
2.2 Les Ascidiacés ou Ascidies	21
2.2.1 Cycle évolutif	21
2.2.2 Les Ascidies solitaires	21
2.2.3 Les Ascidies coloniales	26
2.3 Les Thaliacés ou Thalies	28
2.3.1 Les Pyrosomes	28
2.3.2 Les Doliolles	31
2.3.3 Les Salpes	34
2.3.4 La reproduction asexuée des Tuniciers, son intérêt biologique	37
2.3.5 Intérêt biomédical des Tuniciers	38
2.3.6 La notion de «Procordés»	39

Table des matières

Chapitre 3 • Embranchement des Vertébrés 40

3.1	Définition	40
3.1.1	Le tube nerveux dorsal	40
3.1.2	La corde	41
3.1.3	Le pharynx	42
3.1.4	L'appareil circulatoire sanguin	42
3.1.5	La locomotion	42
3.1.6	Les tissus mésenchymateux	42
3.1.7	L'épiderme	43
3.1.8	La reproduction	43
3.1.9	Le mésoblaste	43
3.1.10	L'évolution antéro-postérieure du mésoblaste	43
3.1.11	La tête	44
3.1.12	Le génome	46
3.1.13	La mise en place du plan d'organisation	46
3.2	Phylogénie des deutérostomiens et origine des vertébrés	47
3.2.1	Les phylogénies géniques	49
3.2.2	Les premiers Vertébrés	49
3.3	Classification phylogénétique des Vertébrés	50
3.3.1	Évolution des classifications des Vertébrés	50
3.3.2	Les Vertébrés agnathes actuels (Myxines et Lamproies) et fossiles	54
3.3.3	Les Gnathostomes (51 000 espèces)	56
3.3.4	Les Chondrichthyens (« Poissons » cartilagineux) (960 espèces)	57
3.3.5	Les Ostéichthyens	59
3.3.6	Les Sarcopteryglens	62
3.3.7	Les Tétrapodes (un peu moins de 25 000 espèces)	63
3.3.8	Les Amphibiens	64
3.3.9	Les Amniotes (environ 22 000 espèces)	65
3.3.10	Les Chéloniens (Tortues) (245 espèces)	66
3.3.11	Les Rhynchocéphales	66
3.3.12	Les Squamates (7 860 espèces)	67
3.3.13	Les Crocodiliens (24 espèces)	67
3.3.14	Les Oiseaux (environ 9 000 espèces)	68
3.3.15	Les Dinosaures (« Lézards terribles »)	70
3.3.16	Les Ptérosaures (« Lézards volants »)	70
3.3.17	Les Ichthyosaures et les Plésiosaures	70
3.3.18	Les Mammifères (environ 4 500 espèces)	71

Chapitre 4 • Développement des Vertébrés 79

4.1	Les ovocytes des Vertébrés	79
4.1.1	Charge en vitellus	79
4.1.2	Structures annexes	81
4.2	La segmentation	82
4.2.1	Définition	82

4.2.2	Segmentation et charge en vitellus de l'œuf	82
4.2.3	Segmentation totale des œufs hétérolécithes Exemple de l'œuf d'Axolotl	82
4.2.4	Segmentation totale des œufs alcécithes des Mammifères (Marsupiaux et Euthériens). Exemple de l'œuf de Femme	84
4.2.5	Segmentation partielle discoïdale des œufs télolécithes Exemple de l'œuf de Poule	86
4.3	La gastrulation	86
4.3.1	Définition	86
4.3.2	La gastrulation des œufs hétérolécithes. Exemple de l'œuf d'Axolotl	86
4.3.3	La gastrulation des œufs télolécithes. Exemple : l'œuf de Poule	90
4.3.4	La gastrulation des œufs alcécithes des Mammifères Marsupiaux et Euthériens. Exemple de l'œuf humain	94
4.4	Les annexes embryonnaires	97
4.4.1	Définition	97
4.4.2	Annexes embryonnaires et conditions biologiques du développement	97
4.4.3	Les annexes embryonnaires des Sauropsidés : sac vitellin, cavité amniotique et allantoïde de l'œuf de Poule	99
4.4.4	Les annexes embryonnaires des Mammifères	104

Chapitre 5 • Tégument 114

5.1	Structure générale	114
5.1.1	Épiderme	114
5.1.2	Derme	120
5.2	Phanères	121
5.2.1	Les phanères des Anamniotes	121
5.2.2	Les phanères des Amniotes	122
5.3	Cellules et glandes cutanées	134
5.3.1	Amphibiens	135
5.3.2	Sauropsidés	135
5.3.3	Mammifères	136
5.4	Cellules souches épidermiques	144
5.4.1	Cellules souches de l'épiderme poilu des Mammifères	144
5.4.2	Cellules souches de l'épiderme glabre	144
5.5	Formations squelettiques dermiques	145
5.5.1	Les différents tissus squelettiques d'origine dermique	145
5.5.2	L'exosquelette des ancêtres des Vertébrés et sa régression	146
5.5.3	Développement secondaire d'un exosquelette dermique	151
5.6	La coloration du tégument	155
5.6.1	Colorations pigmentaires	155
5.6.2	Colorations structurales	156
5.6.3	Colorations mixtes	156
5.6.4	Changements de coloration	158

Table des matières

Chapitre 6 • Squelette	159
6.1 Les éléments du squelette	159
6.1.1 Point de vue anatomique	159
6.1.2 Point de vue histologique	159
6.1.3 Point de vue embryologique	164
6.2 Squelette céphalique ou crânien	165
6.2.1 Le chondrocrâne	166
6.2.2 L'ostéocrâne	171
6.3 Squelette axial	185
6.3.1 Squelette axial primaire embryonnaire : la corde	185
6.3.2 Squelette axial secondaire de l'adulte : la colonne vertébrale	185
6.4 Squelette appendiculaire (membres)	196
6.4.1 Introduction	196
6.4.2 Les nageoires	197
6.4.3 Le membre chiridien	201
6.5 Squelette zonal (ceintures)	221
6.5.1 Ceinture pectorale	221
6.5.2 Ceinture pelvienne	223
6.6 Sésamoïdes et os hétérotypiques	227
6.6.1 Sésamoïdes	227
6.6.2 Os hétérotypiques	229
 Chapitre 7 • Système nerveux et récepteurs sensoriels	 230
7.1 Introduction	230
7.1.1 Point de vue anatomique	230
7.1.2 Point de vue histologique	231
7.1.3 Point de vue embryologique	235
7.1.4 Point de vue fonctionnel	237
7.1.5 Point de vue adaptatif	241
7.2 Récepteurs sensoriels	241
7.2.1 Point de vue histologique	241
7.2.2 Point de vue fonctionnel	242
7.3 Mécanorécepteurs	245
7.3.1 Terminaisons nerveuses libres	245
7.3.2 Terminaisons nerveuses encapsulées (corpuscules sensoriels)	247
7.3.3 Complexes cellule(s) de Merkel – neurite	249
7.3.4 Cellule sensorielle ciliée. Le système stato-acoustico-latéral	250
7.3.5 L'organe stato-acoustique (oreille)	252
7.3.6 Le système latéral	264
7.4 Électrorécepteurs	267
7.4.1 Organes ampullaires	267
7.4.2 Organes tubéreux	268
7.4.3 Magnétorécepteurs	268

7.4.4	Magnétoréception et électroréception	268
7.4.5	Magnétoréception et particules de magnétite	268
7.4.6	Magnétoréception et photoréception	268
7.5	Thermorécepteurs	269
7.6	Nocicepteurs	270
7.7	Chimiorécepteurs	271
7.7.1	Cellules neurosensorielles. Système olfactif	271
7.7.2	Cellules sensorielles	279
7.8	Photorécepteurs	282
7.8.1	Origine et structure	283
7.8.2	Localisation	284
7.8.3	Photorécepteurs oculaires. L'appareil visuel (yeux latéraux)	284
7.8.4	Photorécepteurs non visuels (extra-oculaires). Le complexe pinéal	297
7.9	Système nerveux central ou névraxe	299
7.9.1	La moelle épinière	301
7.9.2	L'encéphale	302
7.9.3	Les méninges	322
7.9.4	Les plexus choroïdes	322
7.9.5	Le liquide céphalo-rachidien	325
7.10	Système nerveux périphérique	325
7.10.1	Nerfs rachidiens ou spinaux	326
7.10.2	Nerfs crâniens	326
7.11	Système nerveux autonome	336
7.11.1	Définition	336
7.11.2	Origine	338
7.11.3	Organisation du système nerveux autonome des Mammifères	338
7.11.4	Le système nerveux autonome des Vertébrés non-mammaliens	340
7.11.5	Les paraganglions adrénalinogènes	341
7.12	Le système nerveux des vertébrés est-il métamérisé ?	344
7.12.1	Moelle épinière et nerfs rachidiens	344
7.12.2	Encéphale	344
7.12.3	Crête neurale	346
7.13	Plasticité du système nerveux central	346
Chapitre 8 • Système musculaire		348
8.1	Introduction	348
8.1.1	Point de vue histologique	348
8.1.2	Point de vue embryologique	354
8.1.3	Point de vue anatomique	355
8.1.4	Point de vue fonctionnel	356
8.1.5	Homologie et nomenclature	358
8.1.6	Éléments de terminologie relatifs aux muscles striés squelettiques	358

Table des matières

8.2	Musculature somatique	359
8.2.1	Musculature axiale	360
8.2.2	Musculature appendiculaire	364
8.2.3	Musculature branchiomérique	370
8.3	Musculature peaucière	375
8.3.1	Non mammaliens	375
8.3.2	Mammifères	376
8.4	Organes électriques	378
8.4.1	Structure	378
8.4.2	Les organes électriques des Élasmobranches	379
8.4.3	Les organes électriques des Téléostéens	379
8.4.4	Utilisation	381
Chapitre 9 • Cœlome		382
9.1	Origine et développement	382
9.2	Évolution générale	383
9.2.1	L'allongement et l'enroulement du tube digestif	383
9.2.2	Le développement des autres viscères	384
9.2.3	Le cloisonnement de la cavité cœlomique embryonnaire en cavités cœlomiques secondaires par des septums transversaux	384
9.3	Pores abdominaux	392
Chapitre 10 • Appareil digestif		393
10.1	Généralités	393
10.1.1	Point de vue anatomique	393
10.1.2	Point de vue embryologique	393
10.1.3	Point de vue histologique	394
10.2	Développement	397
10.2.1	Formation de l'intestin primitif entoblastique	397
10.2.2	Adjonction des parties extrêmes épiblastiques	399
10.3	La cavité buccale	400
10.3.1	Les lèvres	400
10.3.2	Le palais	400
10.3.3	La langue	401
10.3.4	Les dents	404
10.3.5	Les glandes buccales	414
10.4	Le pharynx	418
10.4.1	Évolution générale du pharynx	419
10.4.2	Les dérivés pharyngiens	421
10.5	L'œsophage	427
10.5.1	Structure générale	427
10.5.2	Différenciations particulières	427

10.6	L'estomac	430
10.6.1	Structure générale	430
10.6.2	Différenciations particulières	431
10.7	L'intestin	434
10.7.1	Structure générale	434
10.7.2	Dispositifs assurant l'augmentation de la surface absorbante	437
10.7.3	La flore intestinale	438
10.7.4	Le Foie et le pancréas	438
10.7.5	Développement	439
10.7.6	Le foie	441
10.7.7	Le pancréas	444

Chapitre 11 • Appareil respiratoire **448**

11.1	Appareil respiratoire branchial	448
11.1.1	Structure générale et rôle des branchies	448
11.1.2	Branchies externes cutanées	449
11.1.3	Branchies internes pharyngiennes	453
11.2	Appareil respiratoire pulmonaire	465
11.2.1	Origine et structure générale	465
11.2.2	L'apparition des poumons chez les Vertébrés	467
11.2.3	Poumons et vessie gazeuse	468
11.2.4	Évolution de la structure pulmonaire	468
11.2.5	La ventilation pulmonaire	482
11.2.6	Larynx	484
11.3	Autres structures respiratoires	486
11.3.1	Peau	487
11.3.2	Cavité bucco-pharyngée	487
11.3.3	Diverticules bucco-pharyngés	488
11.3.4	Cavité gastro-intestinale	489
11.3.5	Vessie gazeuse	489

Chapitre 12 • Appareil circulatoire **491**

12.1	Le sang	493
12.1.1	Le plasma	493
12.1.2	Les globules	494
12.1.3	Les tissus hématopoïétiques	501
12.2	Les vaisseaux sanguins	510
12.2.1	Origine	510
12.2.2	Structure	510
12.3	Mise en place de l'appareil circulatoire sanguin embryonnaire	513
12.4	Le système artériel	514
12.4.1	Artères de la région pharyngienne : les arcs aortiques	515
12.4.2	Artères céphaliques	527

Table des matières

12.4.3	Artères coronaires	530
12.4.4	Artères intersegmentaires	530
12.5	Le cœur	531
12.5.1	Origine	531
12.5.2	Structure du myocarde	533
12.5.3	Le cœur embryonnaire	535
12.5.4	Le cœur veineux non cloisonné des Vertébrés « inférieurs » aquatiques (Cyclostomes, Poissons sauf les Dipneustes) à respiration branchiale et circulation simple	537
12.5.5	Le cœur incomplètement cloisonné des Dipneustes, Amphibiens et Reptiles non Crocodiliens : apparition de la double circulation	538
12.5.6	Le cœur complètement cloisonné des Crocodiliens, des Oiseaux et des Mammifères à circulation double	548
12.6	Le système veineux	554
12.6.1	Le système des veines vitellines ou omphalomésentériques. Son évolution en système porte hépatique	554
12.6.2	Le système des veines cardinales	556
12.6.3	Le système des veines latérales ou abdominales (Anamniotes), allantoïdiennes ou ombilicales (Amniotes)	559
12.6.4	Le système des veines pulmonaires	559
12.6.5	Cœurs veineux accessoires	559
12.7	La circulation embryonnaire des Amniotes et ses modifications à la naissance	561
12.7.1	La circulation embryonnaire simple des Amniotes	561
12.7.2	Le passage à la double circulation de l'adulte à la naissance	562
12.8	La lymphe	565
12.8.1	Lympe interstitielle tissulaire	565
12.8.2	Lympe vasculaire	565
12.9	Les vaisseaux lymphatiques	565
12.9.1	Origine	565
12.9.2	Structure	566
12.9.3	Organisation générale	568
12.9.4	Rapports avec le système veineux	568
12.10	Les cœurs lymphatiques	569
Chapitre 13 • Appareil uro-génital		570
13.1	Appareil urinaire	570
13.1.1	Le néphron, unité structurale et fonctionnelle élémentaire du rein des Vertébrés	571
13.1.2	Les trois structures rénales successives des Vertébrés	577
13.1.3	Pronéphros	578
13.1.4	Mésonéphros	579
13.1.5	Métanéphros	584
13.1.6	Pourquoi une organogenèse rénale en 2 ou 3 temps ?	589

13.1.7	Vessie urinaire	589
13.1.8	Organes excréteurs extrarénaux	590
13.2	Appareil génital	592
13.2.1	Gonades	593
13.2.2	Voies génitales	607
13.3	Le cloaque	619
13.3.1	Poissons	619
13.3.2	Amphibiens	619
13.3.3	Sauropsidés	619
13.3.4	Mammifères	621
13.4	Organes copulateurs	625
13.4.1	Les organes copulateurs pairs des Chondrichthyens et des Squamates	625
13.4.2	Le pénis impair des Chéloniens, Crocodiliens, Oiseaux et Mammifères	625
	Index	631
	Glossaire étymologique	649

PHYLUM DES CORDÉS

On réunit sous le nom de *Cordés*, trois embranchements d'importance numérique très inégale mais appartenant à un même type d'organisation : les *Céphalocordés*, les *Urocordés* et les *Vertébrés*.

a) Les Céphalocordés (une vingtaine d'espèces)

Représentés par les Amphioxus, ce sont des Invertébrés marins, à allure de petits poissons, mobiles, mais vivant le plus souvent enfoncés obliquement dans le sable par leur queue (planche 1.6, figure C).

b) Les Urocordés ou Tuniciers (1300 espèces)

Ce sont également des Invertébrés marins, fixés (Ascidies) ou pélagiques (Thalies), solitaires ou coloniaux. Seules leurs larves conservent le plan d'organisation primitif des Cordés. Les adultes, qui résultent d'une métamorphose complexe, perdent la plupart des structures caractéristiques des Cordés : recouverts d'une épaisse tunique épidermique composée d'une variété de cellulose, ils ont été pendant longtemps placés au voisinage des Mollusques.

c) Les Vertébrés (environ 51 000 espèces)

Par le nombre de leurs représentants et la variété de leurs adaptations, ils constituent l'embranchement majeur du phylum des Cordés.

● **Définition.** Métazoaires Cœlomates Deutérostomiens à symétrie bilatérale, ils se définissent par *trois caractères originaux* qui les opposent à tous les autres Métazoaires. Dans le plan sagittal sont superposés (planche 1.1).

Un tube nerveux dorsal. Il constitue le système nerveux central ou névraxe. Il se met en place par *neurulation*, c'est-à-dire par soulèvement en *gouttière* des bords d'un épaissement de l'ectoblaste dorsal, la *plaque neurale*, qui se referme en tube neural isolé de l'épiblaste (planche 1.4, figures F-I). Du fait de la position dorsale du système nerveux, par rapport au tube digestif, les Cordés sont des **Epineuriens** par opposition aux autres Métazoaires Triploblastiques Protostomiens à système nerveux ventral et formé d'un ou de plusieurs cordons pleins, ganglionnaires ou non (*Hyponeuriens*).

Le passage de l'état *hyponeurien* des Protostomiens à l'état *épineurien* des Cordés est un vieux problème que les évolutionnistes, partagés entre l'hypothèse d'une formation indépendante des deux systèmes nerveux sur des faces opposées (Hatschek, 1878) et celle d'une même origine suivie d'un retournement d'un ancêtre des Cordés qui se serait littéralement mis à « vivre sur le dos » (Geoffroy-Saint-Hilaire, 1820 ; Dohrn, 1875), n'ont toujours pas résolu. Des travaux récents (2007)

Phylum des Cordés

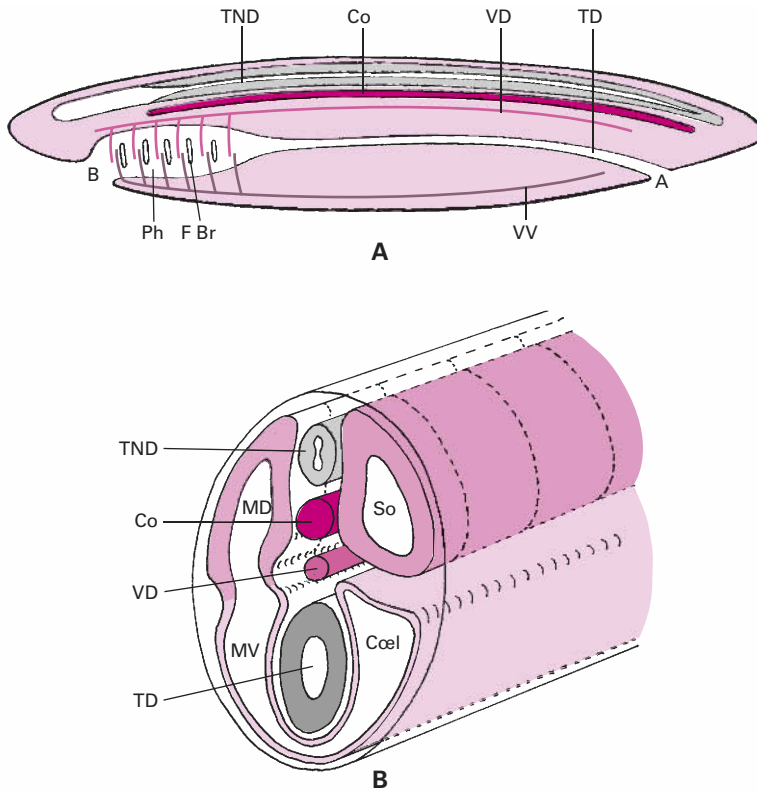


Planche 1.1 Schéma général de l'organisation d'un Cordé.

A : Coupe sagittale.

B : Coupe transversale en arrière du pharynx. La moitié droite correspond à un stade un peu plus âgé où les somites métamérisés sont séparés du mésoblaste ventral.

A : anus ; B : bouche ; Co : Corde ; Coel : Cœlome ; F Br : Fentes branchiales ; MD, MV : Mésoblaste dorsal, ventral ; Ph : Pharynx ; So : somite ; TD : Tube digestif ; TND : Tube nerveux dorsal ; VD, VV : Vaisseaux dorsal, ventral.

de génétique du développement appliqués à l'architecture moléculaire du système nerveux troncal de la larve trochophore de l'Annélide *Platynereis dumerillii* apportent des arguments forts à l'hypothèse du « retournement ». La plaque neurale dorsale des Cordés (à l'origine de leur système nerveux tubulaire, cf. planche 7.1) et l'épaississement neuro-ectoblastique ventral de la trochophore des Annélides (à l'origine de leur double chaîne ganglionnaire) seraient homologues. Ils expriment les mêmes familles de gènes (*NK*, *Pax*) qui interviennent pour spécifier les différents types de neurones qui vont s'y différencier (moteurs, sensoriels). Par ailleurs la protéine BMP (Bone Morphogenic Protein) induit l'expression de gènes régionalisateurs dans les parties les plus latérales de ces deux structures pour leur donner une identité sensorielle. La régionalisation médio-latérale de la chaîne ganglionnaire troncale de *Platynereis* se fait donc selon le même mécanisme moléculaire que celle

du tube neural des Cordés. Ces deux structures seraient homologues mais inversées selon l'axe dorso-ventral. Reste à savoir pourquoi cette inversion de polarité et pourquoi la plaque neurale des Cordés se différencie en un tube neural ?

Une corde dorsale (mais ventrale par rapport au tube nerveux). C'est une tige rigide et élastique, faite de cellules vacuolisées turgescentes, qui représente un premier élément de squelette axial. Les **Cordés** lui doivent leur nom.

Un tube digestif ventral. Sa partie antérieure renflée ou **pharynx branchial** communique avec l'extérieur (au moins chez l'embryon) par des orifices pairs, les *fentes branchiales*, à rôle respiratoire chez les adultes des Cordés inférieurs aquatiques : les Cordés sont des **Pharyngotrèmes**. L'hématose est réalisée au niveau de vaisseaux pairs, les *arcs aortiques*, qui irriguent les parois des fentes branchiales et relie une *aorte ventrale* dans laquelle le sang circule de l'arrière vers l'avant, à une *aorte dorsale* dans laquelle le sang circule de l'avant vers l'arrière.

Les Cordés ont une **queue post-anale**.

Les Cordés partagent avec certains autres Métazoaires (Annélides, Arthropodes) une **métamérisation**, nette chez l'embryon, plus ou moins altérée chez l'adulte, conséquence de la segmentation du mésoblaste dorsal en *somites*.

Le plus ancien Cordé actuellement connu, *Haikouella lanceolata*, l'est par plus de 300 empreintes dans des schistes à grain très fin du Cambrien inférieur (– 530 Ma, Ma : pour millions d'années) du Yunnan (S de la Chine). Longues de 25 à 40 mm, on y interprète (difficilement, planche 1.2) : 6 paires de branchies filamenteuses, un cœur, deux aortes dorsale et ventrale, une artère branchiale antérieure les réunissant, un cordon neural avec une vésicule cérébrale, une vingtaine de myomères en chevrons, une tête avec probablement des yeux latéraux. Par sa corde qui s'étend dans la partie antérieure du corps et ses gonades métamérisées, il a été apparenté aux Céphalocordés, mais pourrait être un Cordé « de base » ou constituer une classe indépendante de Cordés. *Haikouella* est très proche de *Yunnanozoon lividum*, un autre Cordé ancestral du même site et un peu plus « jeune » (– 525 Ma). Cf. page 50.

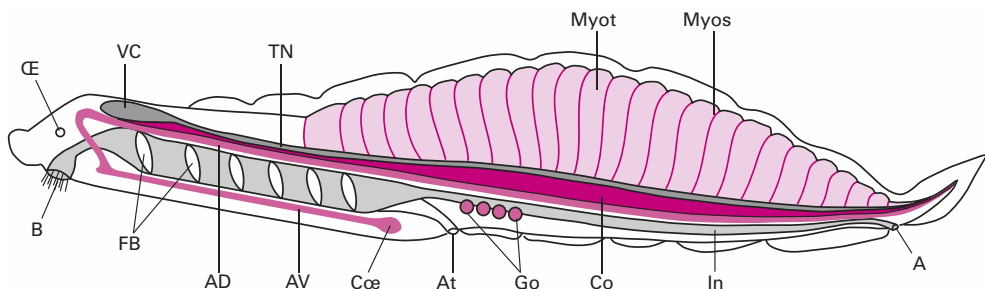


Planche 1.2 Interprétation anatomique d'une empreinte de *Haikouella lanceolata* (d'après Chen et al., 1999)

A : Anus ; AD, AV : Aortes dorsale, ventrale ; At : Atriopore ; B : Bouche ; Coe : Cœur ; Co : Corde ; FB : Fentes branchiales ; Go : Gonades ; In : Intestin ; Myot : Myotome ; Myos : Myosepte ; CE : Œil (?) ; TN : Tube nerveux ; VC : Vésicule cérébrale

1

EMBRANCHEMENT DES CÉPHALOCORDÉS

Les Céphalocordés sont répartis dans toutes les mers du globe, surtout dans les régions littorales à eaux peu profondes.

Ils ne comptent que trois genres très voisins :

Branchiostoma, *Asymmetron*, *Epigonichthys* et 25 espèces.

Branchiostoma lanceolatus est le seul représentant sur nos côtes, plus connu sous le nom d'*Amphioxus* ou *Lancelet*.

1.1 MORPHOLOGIE EXTERNE ET ORGANISATION GÉNÉRALE (planche 1.3)

L'*Amphioxus* a la forme d'un fuseau effilé à ses deux extrémités (d'où son nom) et comprimé latéralement. Long de 4 à 8 cm, sa hauteur est de 6 à 8 mm et sa largeur de 3 à 4 mm. Il est capable de nager pendant de courtes périodes par ondulations latérales du corps ; mais la plupart du temps on le trouve couché sur un côté ou enfoncé obliquement dans le sable, la bouche seule émergeant du sable (planche 1.6, figure C).

- Trois orifices impairs s'ouvrent à la face ventrale :
 - ♦ La *bouche*, surmontée d'un rostre court et entourée d'une couronne de cirres sensoriels interprétés initialement comme branchies (d'où le nom générique *Branchiostoma*).
 - ♦ Le *pore abdominal*, situé vers le tiers postérieur. Il permet la sortie de l'eau qui a servi à la respiration.
 - ♦ L'*anus* subterminal.
- Un *repli tégumentaire* sagittal se soulève dorsalement en une sorte de carène de la bouche au pore abdominal en entourant l'extrémité postérieure du corps. Il n'est bien développé qu'à ce niveau où il constitue la «nageoire» caudale, en forme de lancette, qui laisse l'anus à sa gauche. Entre le pore abdominal et la bouche, ce repli se bifurque en deux bourrelets latéraux, les *métapleures*.
- Le corps transparent laisse voir les principaux éléments de son organisation interne :
 - ♦ Sur les flancs, d'un bout à l'autre du corps, des lignes en chevrons à pointe antérieure correspondent aux *myoseptes*, cloisons conjonctives, séparant des masses musculaires métamérisées, les *myomères*.
 - ♦ La même métamérie se manifeste dans les *gonades*, ventrales par rapport aux myomères, mais localisées uniquement en avant du pore abdominal.
 - ♦ La cavité buccale conduit à un volumineux *pharynx* qui s'étend sur près de la moitié de la longueur du corps. Ses parois sont percées de très nombreuses fentes obliques parallèles, les *fentes branchiales*. Celles-ci ne débouchent pas directe-

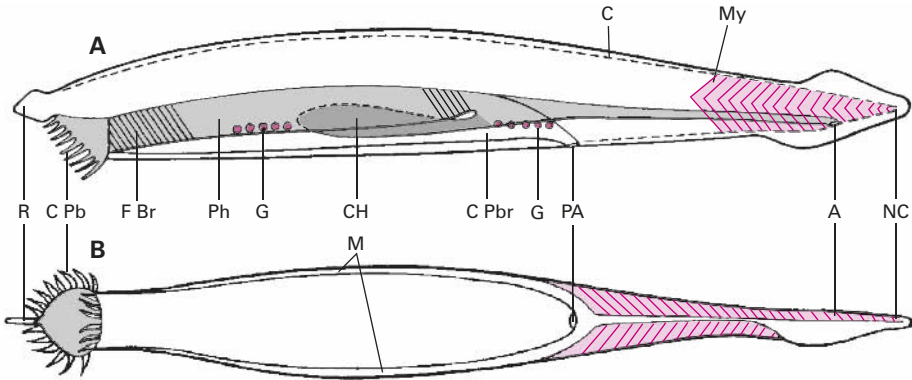


Planche 1.3 Amphioxus

A : Vue latérale gauche. Le tube digestif et la cavité péribranchiale sont supposés vus par transparence.

B : Vue ventrale (d'après Delage et Herouard).

A : Anus ; C : Carène ; C Pb : Cirres peribuccaux ; C Pbr : Cavité péribranchiale ; CH : Cæcum hépatique ; F Br : Fentes branchiales ; G : Gonades ; M : Métapleures ; My : Myomères ; NC : Nageoire caudale ; PA : Pore abdominal ; Ph : Pharynx ; R : Rostre.

ment à l'extérieur mais dans une cavité *péribranchiale* ou *atriale* qui entoure le pharynx et s'ouvre à l'extérieur par le pore abdominal. L'intestin, plus étroit, émet à son début et du côté droit, un grand *diverticule* ou *cæcum* « *hépatique* ».

- ♦ Dorsalement à l'appareil digestif, la *corde dorsale* s'étend du rostre à la pointe de la queue (d'où le nom de Céphalocordés).
- ♦ Dorsalement à la corde et sur toute sa longueur, le système nerveux central se présente comme un tube cylindrique.

Pharynx perforé de fentes branchiales, corde dorsale et tube nerveux dorsal, sont trois caractères de Cordés.

1.2 DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE (planches 1.4 et 1.5)

1.2.1 L'œuf et sa segmentation

Il est oligolécithe, de petite taille (1/10 de mm) et subit une **segmentation totale**, subégale. La *blastula* est creusée d'un vaste blastocœle.

1.2.2 La gastrulation

Elle se fait par *invagination* du pôle végétatif dans la cavité blastocœlienne (planche 1.4, figures A à D). Celle-ci régresse et disparaît quand les cellules entoblastiques du pôle végétatif viennent au contact de l'ectoblaste du pôle animal. La cavité nouvelle ainsi formée ou *archentéron* communique avec l'extérieur par un orifice ou *blastopore* d'abord largement ouvert, puis qui se rétrécit par élongation de ses lèvres, essentiellement de sa lèvre ventrale. Il deviendra l'anus.

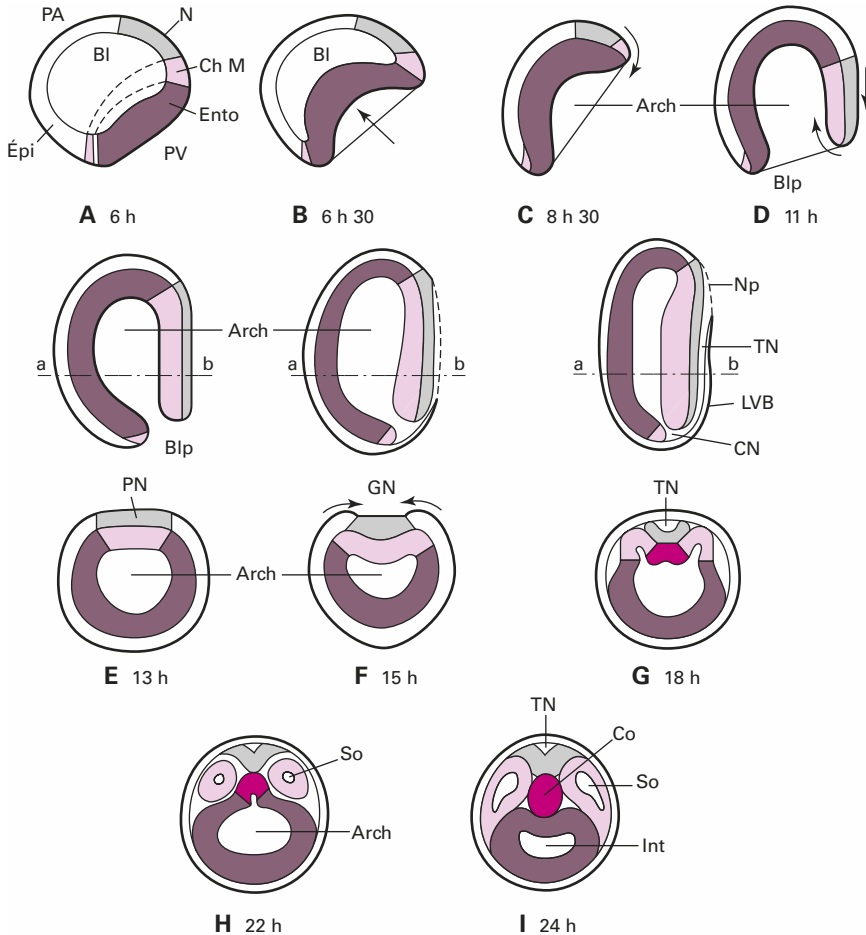


Planche 1.4 Gastrulation et neurulation de l'*Amphioxus* (d'après Conklin).

A, B, C, D : Coupes sagittales.

E, F, G : Coupes sagittales et coupes transversales correspondantes selon a-b.

H, I : Coupes transversales.

Arch : Archentéron ; BI : Blastocœle ; Blp : Blastopore ; CN : Canal neurentérique ; Ch M : Chordo-mésoblaste ; Co : Corde dorsale ; Ento : Entoblaste ; Épi : Épiblaste ; GN : Gouttière neurale ; Int : Intestin ; LVB : Lèvre ventrale du blastopore ; N : Neuroblaste ; Np : Neuropore ; PA : Pôle animal ; PN : Plaque neurale ; PV : Pôle végétatif ; So : Somite ; TN : Tube neural.

1.2.3 La neurulation

Elle commence avant l'achèvement de la gastrulation (planche 1.4, figures E à G). Le territoire du neuroblaste se différencie en une *plaque neurale* dorsale. Ses bords se soulèvent en *gouttière* progressivement recouverte par l'ectoblaste de la lèvre ventrale du blastopore. Les bords de la gouttière neurale se rejoignent peu à peu sans toutefois se souder complètement et forment un *tube nerveux* qui communique en arrière avec l'archentéron par le *canal neurentérique*, en avant avec l'extérieur par le *neuropore*.

1.2.4 La différenciation de la corde et des somites

Elle commence avant l'achèvement de la neurulation, à partir des cellules du plafond archentérique (planche 1.4, figures E à I). Deux bandes mésoblastiques longitudinales parallèles situées de part et d'autre de l'ébauche cordale axiale se soulèvent chacune d'avant en arrière en une série de bosses séparées par des constriction régulières. Chacune de ces bosses est un futur somite qui s'isole de l'archentéron en une vésicule creuse. L'origine de sa cavité, futur cœlome, à partir de la cavité archentérique est un exemple typique d'*enterocœlie*.

À mesure que les somites s'isolent de la cavité archentérique et après l'individualisation de la corde, les parois latérales de l'entoblaste se rejoignent dorsalement pour former le plafond du futur tube digestif.

1.2.5 L'évolution des somites (planche 1.5)

Chaque somite s'allonge vers la face ventrale en s'insinuant entre l'entoblaste et l'épiblaste. Leurs parties ventrales s'isolent des parties dorsales et fusionnent en une vaste *cavité générale* ou *cœlome non métamérisé* dont la paroi reste mince et qui tend à entourer le tube digestif. La paroi cœlomique interne, au contact de l'intestin, est la *splanchnopleure*. La paroi externe, au contact du tégument, est la *somatopleure*.

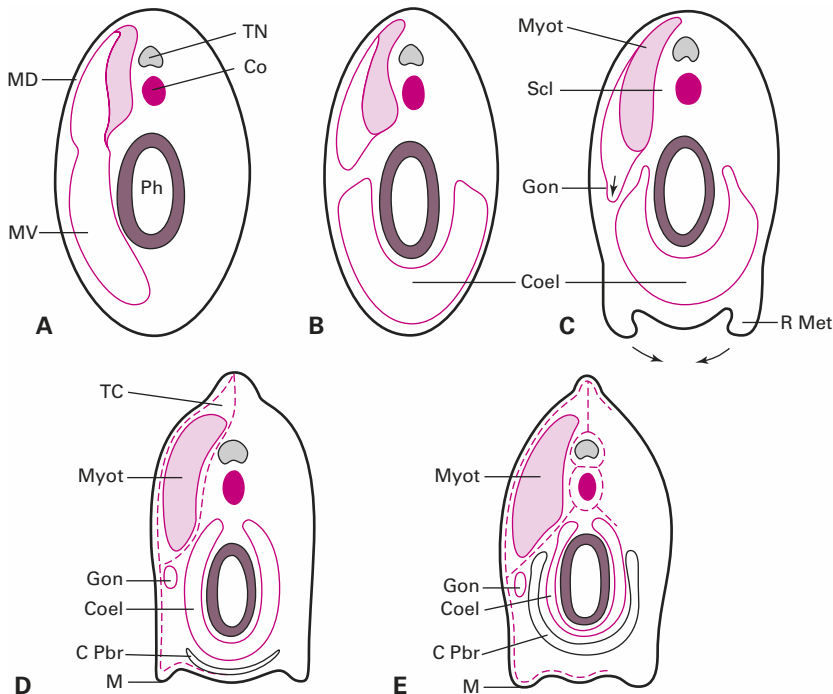


Planche 1.5 Coupes transversales schématisques montrant l'évolution du mésoblaste et de la cavité péribranchiale (d'après Prenant).

Co : Corde ; C Pbr : Cavité péribranchiale ; Coel : Cœlome branchial ; Gon : Gonotome ; M : Métapleures ; MD : Mésoblaste dorsal ; MV : Mésoblaste ventral ; Myot : Myotome ; Ph : Pharynx ; R Met : Replis métapleuraux ; TC : Tissu conjonctif ; TN : Tube nerveux.

Les parties dorsales, au contraire, restent métamérisées. Il n'y a aucune évidence de la présence de sclérotome. Le gène *AmphiPax-1/9*, homologue de *Pax-1* et *Pax-9* marqueurs du sclérotome des Vertébrés, n'est pas exprimé dans les somites. Une évagination de l'angle ventral externe s'isole en *gonotome* dont la paroi prolifère en un amas de cellules sexuelles.

Ce qui reste de la partie dorsale du somite, une fois le gonotome isolé, est le *myotome*. Sa paroi médiane au contact de la corde et du tube nerveux s'épaissit précocement et se différencie en fibres musculaires striées dont le développement réduit progressivement sa cavité. Ses parois antérieure, postérieure et externe ne tardent pas à se dissocier en cellules mésenchymateuses qui édifient le derme de la peau et les myoseptes séparant les myotomes.

1.2.6 Le percement asymétrique des fentes branchiales et la formation de la cavité péribranchiale (ou atriale) (planche 1.8, figure A)

La larve se libère de la coque de l'œuf au stade 9 paires de somites. Longue d'un millimètre, elle se développe en menant une vie planctonique nageuse. Le neuropore antérieur ne se ferme pas. La bouche se perce (4^e j) ainsi que l'anus et les premières fentes branchiales (5^e et 6^e j). Celles-ci s'ouvrent directement à l'extérieur et se percent de façon très dissymétrique : la première fente gauche n'apparaît qu'après une dizaine de fentes droites.

Après 75 à 200 jours de vie planctonique pélagique, la larve perd les cils de son épiderme, tombe sur le fond et subit une véritable *métamorphose* qui se traduit en particulier par le développement de deux replis métapleuraux latéro-ventraux au bord inférieur du pharynx. Ils se rejoignent médio-ventralement et se soudent, formant ainsi la cavité péribranchiale qui entoure le pharynx. Celle-ci capture les premières fentes branchiales ouvertes directement à l'extérieur et les suivantes qui ne s'y ouvriront pas (planche 1.8, figure B).

1.3 ANATOMIE GÉNÉRALE (planches 1.6 et 1.8)

1.3.1 Le tégument

Il comprend un épithélium simple (caractère d'Invertébré) prismatique, l'*épiderme*, doublé d'un tissu conjonctif pauvre en cellules : le *derme*.

1.3.2 Les formations de soutien

Elles sont représentées par la corde dorsale et ses gaines, le tissu conjonctif péri-cordal et les myoseptes.

a) La corde dorsale

C'est une baguette élastique s'étendant d'une extrémité à l'autre du corps en pénétrant dans la tête, d'où le nom de Céphalocordés. Elle est formée de cellules discoïdales

aplaties, les *lamelles*, empilées longitudinalement comme des pièces de monnaie à raison de 20 à 40 par segment. Elle est entourée de deux *gaines* cordales : une gaine *interne*, mince et élastique, une gaine *externe* plus épaisse faite de fibres conjonctives concentriques.

L'analyse ultrastructurale, physicochimique et fonctionnelle de ces lamelles a montré qu'elles sont des *cellules musculaires striées* à filaments d'actine et de paramyosine transversaux. Elles sont innervées au niveau de deux rangées médiodorsales de perforations de la gaine cordale qui permettent à des extensions cytoplasmiques de ces lamelles d'aller à la rencontre de la surface ventro-latérale de la moelle épinière où elles établissent des contacts synaptiques avec des terminaisons nerveuses.

L'excitation des lamelles réduit le diamètre transversal de la corde et augmente la pression hydrostatique au niveau de deux compartiments liquidiens : des *vacuoles intracellulaires* très développées chez la larve mais rares ou absentes chez l'adulte, des *espaces extracellulaires* constituant un canal dorsal continu et un canal ventral moins développé entre les lamelles et la gaine cordale. La corde représente donc un *hydrosquelette* hautement spécialisé dont les variations de rigidité sont vraisemblablement en rapport avec la nage et le fouissage.

b) Le tissu conjonctif péri-cordal

Il entoure la corde d'un manchon épais et se prolonge dorsalement autour du tube nerveux et dans le repli tégumentaire sagittal, ventralement autour des cavités péri-branchiale et coelomique. L'ensemble est comparable aux divers éléments d'une « colonne vertébrale » restée à l'état conjonctif et non métamérisée en vertèbres.

c) Les myoseptes

Sur ce conjonctif péri-cordal s'insèrent des lames fibreuses métamérisées, les myoseptes, qui séparent les myomères et rejoignent le derme de la peau.

1.3.3 La musculature (planche 1.6, figure A)

Elle provient pour sa plus grande partie des somites et constitue de ce fait deux bandes musculaires latéro-dorsales, découpées par les myoseptes en une soixantaine de segments ou myomères. Ils sont disposés en chevrons à pointe dirigée vers l'avant et emboîtés les uns dans les autres de telle sorte qu'une coupe transversale en rencontre toujours plusieurs.

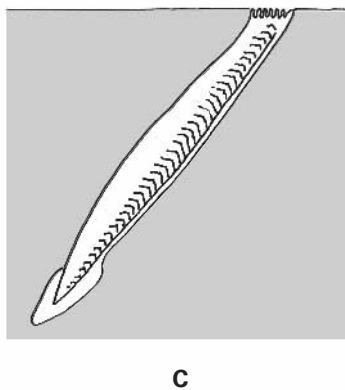
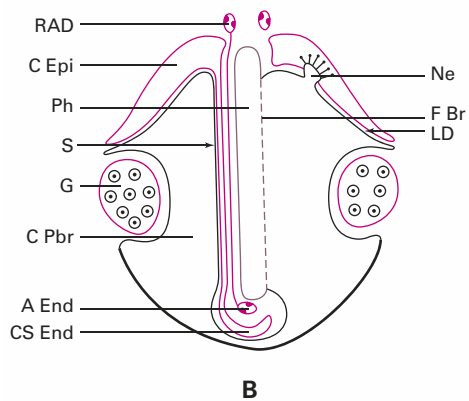
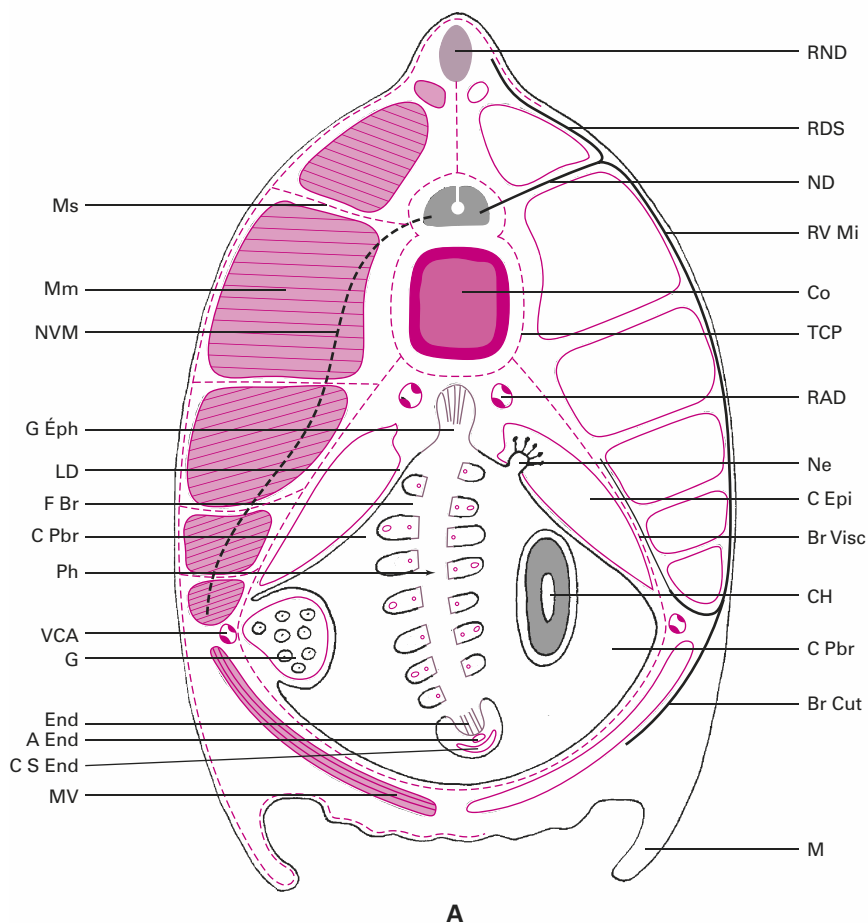
Chaque myomère est composé de minces plaques musculaires empilées dorso-ventralement selon une disposition générale rayonnante par rapport à la corde.

Chaque plaque musculaire est faite d'une seule fibre striée parallèle à l'axe du corps, qui s'étend d'un myosepte à l'autre.

1.3.4 Les appareils digestif et respiratoire

a) La bouche

Subterminale, elle s'ouvre à la face ventrale du rostre. Elle est maintenue ouverte par un anneau conjonctif fibreux et est entourée par une couronne de cirres à axe cartilagineux et à épithélium différencié en *papilles sensorielles* (planche 1.8, figure A).



b) La cavité buccale

Elle est séparée du pharynx par un diaphragme musculaire percé en son centre, le *vélum*. Elle est tapissée par un épithélium cilié qui crée un courant d'eau respiratoire et alimentaire. Cette ciliature s'exagère au niveau d'un *organe rotateur*, en forme de fer à cheval, appendu au plafond buccal. La **fossette de Hatschek** est une petite dépression ciliée du plafond de la cavité buccale dont certaines cellules endocrines secrèteraient des hormones voisines des hormones adénohypophysaires des Vertébrés (planche 1.8, figure B).

c) Le pharynx (planche 1.8, figure B)

Volumineux, il s'étend sur à peu près la moitié de la longueur du corps. Il est perforé par environ 90 paires de *fentes branchiales primaires* qui le font communiquer indirectement avec l'extérieur par l'intermédiaire de la *cavité péribranchiale* ou *atrium* qui l'entoure latéralement et ventralement et s'ouvre en arrière par le *pore abdominal* impair.

Les fentes branchiales sont des sortes de boutonnières dorso-ventrales, obliques vers l'arrière et décalées d'un côté par rapport à l'autre. Elles sont séparées par des *cloisons primaires* ou *septes (arcs branchiaux)* soutenues par un axe fibreux dense et parcourues par un canal cœlomique et une artère branchiale qui réalise l'hématose. Elles sont recoupées dans leur longueur en *fentes branchiales secondaires* par des *cloisons secondaires* incomplètes ou *languettes* sans canal cœlomique et sans artère. Septes et languettes sont reliés par des *synapticules* transversaux qui confèrent un aspect grillagé à la paroi pharyngienne.

Deux gouttières ciliées longitudinales courent l'une au plafond, l'autre au plancher du pharynx.

- La gouttière *dorsale* ou *épipharyngienne*, située sous la corde se bifurque en avant du pharynx en *deux arcs péripharyngiens* qui rejoignent la gouttière ventrale.
- La gouttière *ventrale* ou *endostyle* est faite de cinq bandes de cellules ciliées alternant avec quatre bandes de cellules à mucus dont deux captent l'iode et le lient à la tyrosine de la thyroglobuline : l'endostyle est le « précurseur » de la thyroïde des Vertébrés (cf. page 423).

Planche 1.6

A : Coupe transversale d'Amphioxus dans la partie moyenne du pharynx.

B : Coupe oblique dans le plan d'un septum branchial montrant la disposition du cœlome branchial (d'après Franz modifié).

C : Amphioxus enfoncé dans le sable, en position d'alimentation.

A End : Artère endostylaïre ; Br Cut : Branche cutanée ; Br Visc : Branche viscérale ; C Épi : Cœlome épibranchial ; CH : Cæcum hépatique ; C Pbr : Cavité péribranchiale ; Co : Corde ; CS End : Cœlome sous-endostylaïre ; End : Endostyle ; F Br : Fente branchiale ; G : Gonade ; G Éph : Gouttière épipharyngienne ; LD : Ligament denticulé ; M : Métapleure ; MV : Muscle ventral ; Mm : Myomère ; Ms : Myosepte ; ND : Nerf dorsal ; NVM : Nerf ventral moteur ; Ne : Néphridie ; Ph : Pharynx ; RAD : Racine aortique dorsale ; RDS : Rameau dorsal sensitif ; RND : Rayon de la nageoire dorsale ; RV Mi : Rameau ventral mixte ; S : Septum branchial ; TCP : Tissu conjonctif péricardal ; VCA : Veine cardinale antérieure.

L'Amphioxus est un *microphage* : sa nourriture composée de micro-organismes (Diatomées, Protistes) et de fragments végétaux arrive dans son tube digestif grâce aux courants d'eau créés par la puissante ciliature qui garnit les parois de la cavité buccale et du pharynx (organe rotateur, bords des fentes branchiales). Ces courants étalent la sécrétion muqueuse des cellules endostylaires sur la paroi pharyngienne et les particules alimentaires agglomérées par le mucus sont rassemblées dans la gouttière épipharyngienne en un cordon plus ou moins continu qui progresse vers l'intestin.

d) L'intestin

Il fait suite au pharynx (il n'y a pas d'estomac). Banal, il se termine à l'anus. Un long *cæcum* glandulaire de l'intestin antérieur, dirigé vers l'avant et improprement qualifié d'« *hépatique* », refoule devant lui l'épithélium de la cavité péribranchiale sur le côté droit du pharynx. Ses fonctions correspondent à celles du foie et du pancréas exocrine des Vertébrés.

1.3.5 Le cœlome (planche 1.6, figures A et B)

Sa disposition n'est typique que dans la partie postérieure du corps où il entoure l'intestin latéralement et ventralement. Ce *cœlome principal* ou intestinal se continue vers l'avant, dans la région pharyngienne, par un *cœlome branchial* complexe, partagé par le développement de la cavité péribranchiale et le percement des fentes branchiales en trois cavités longitudinales parallèles : *deux cœlomes épibranchiaux* appliqués contre la paroi latéro-dorsale de la cavité péribranchiale et un *cœlome sous-endostylaire* impair. Des canaux cœlomiques septaux, situés dans les septums branchiaux primaires font communiquer le cœlome sous-endostylaire avec le cœlome épibranchial droit ou gauche (planche 1.6, figure B). Le liquide cœlomique contient des *cœlomocytes* libres à allure d'amibocytes, activement phagocytaires, issus de la paroi cœlomique, intervenant probablement dans les phénomènes immunitaires.

1.3.6 L'appareil circulatoire (planche 1.7)

Il est d'un type intermédiaire entre le type Vertébré (fermé) et le type Invertébré (généralement ouvert).

- Sa *topographie générale* présente de grandes ressemblances avec celle des Poissons (cf. planche 12.6, figure E), mais il ne possède ni *globules sanguins*, ni *hémoglobine*.
- En outre, la *propulsion du sang* n'est pas centralisée au niveau d'un *cœur*, mais *dispersée* dans plusieurs vaisseaux contractiles (à cellules myoépithéliales) à activité non synchrone (artère endostylaire, veine hépatique, bulbilles à la base des artères branchiales).
- Enfin, si certains vaisseaux associés aux organes digestifs (vaisseaux endostylaires et hépatiques) ont un revêtement endothélial plus ou moins continu, d'autres en sont totalement dépourvus et ne sont que des *lacunes* ou espaces sanguins creusés dans le conjonctif (aorte dorsale, vaisseaux accessoires de l'endostyle).

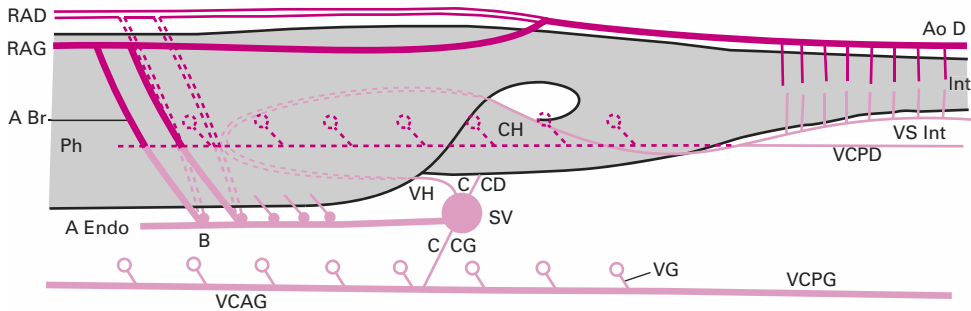


Planche 1.7 Appareil circulatoire. Vue latérale gauche.
Les fentes branchiales ne sont pas représentées.

A Br : Artère branchiale ; A Endo : Artère endostylaie ventrale ; Ao D : Aorte dorsale ; B : Bulbille ; CCD : Canal de Cuvier droit ; CCG : Canal de Cuvier gauche ; CH : Cœcum hépatique ; Int : Intestin ; Ph : Pharynx ; RAD : Racine aortique droite ; RAG : Racine aortique gauche ; SV : Sinus veineux ; VCAG : Veine cardinale antérieure gauche ; VCPD : Veine cardinale postérieure droite ; VCPG : Veine cardinale postérieure gauche ; VG : Veine génitale ; VH : Veine hépatique ; VS Int : Veine sous-intestinale.

La planche 1.7 schématise les éléments essentiels de l'appareil circulatoire.

On y reconnaît :

- une *artère endostylaie* ventrale dans laquelle le sang circule de l'arrière vers l'avant ;
- des *artères branchiales* paires, renflées à leur base en *bulbilles* contractiles. Elles se capillarisent sur leur trajet au niveau des septes et des languettes où se réalise l'hématose ;
- deux *racines aortiques* dorsales qui s'unissent au-dessus de l'intestin en une *aorte dorsale* dans laquelle le sang circule de l'avant vers l'arrière. Il s'en détache des artères dorsales vers les myomères, et des artères intestinales ;
- un *système veineux* qui ramène le sang vers le sinus veineux, gros vaisseau recourbé en U au départ de l'artère endostylaie. Ses éléments essentiels sont une *veine sous-intestinale* impaire qui se capillarise autour du cœcum « hépatique », et deux *veines cardinales* situées sous le bord inférieur des myotomes et reliées au sinus veineux par deux *canaux de Cuvier* transversaux.

1.3.7 L'appareil excréteur (planche 1.8, figures C et D)

Il est de type *néphridien*. Les néphridies, situées dans le coelome épibranchial, s'ouvrent dans la cavité péribranchiale en traversant le ligament denticulé qui sépare ces deux cavités, à raison d'une par fente branchiale primaire (soit au total 90 paires). Chaque néphridie comprend trois éléments :

a) Un *tubule rénal* inclus dans le conjonctif du ligament denticulé, sorte de sac coudé à angle droit s'ouvrant dans la cavité péribranchiale par un pore situé près de l'extrémité dorsale de la languette.

