

## ■ Les Arthropodes

### FICHE RÉCAPITULATIVE

- Métazoaires, triploblastiques, coelomates
- Symétrie bilatérale
- Protostomiens
- Métamérisés
- Squelette ectodermique chitineux, articulé
- Tube digestif complet formé de régions spécialisées
- Système circulatoire ouvert
- Système d'excrétion différencié
- Système nerveux formé de trois ganglions fusionnés et d'une chaîne nerveuse ventrale
- Marins, dulçaquicoles, ou terrestres
- Libres, sessiles, endo - ou ectoparasites
- Très grande diversité de modes de vie

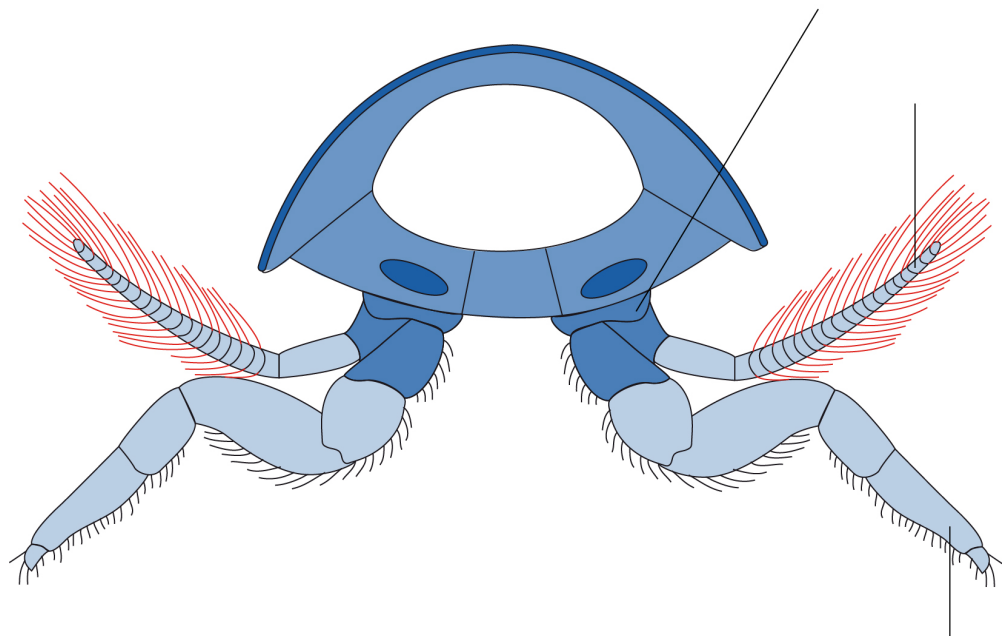
### 1. Présentation du groupe



Art 1.1. Un Arthropode du Cambrien : *Marella spendens* (copyright JB Caron)

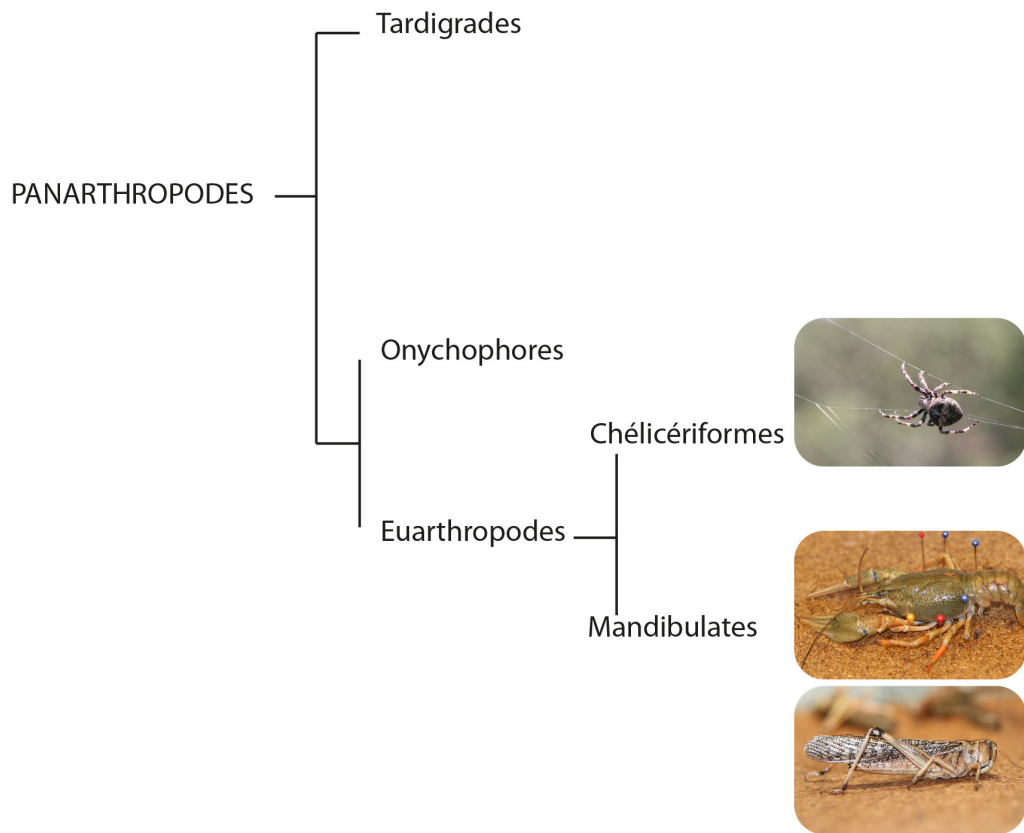
Les Panarthropodes constituent le groupe qui comprend le plus grand nombre d'espèces décrites (environ 1 million), cela représente 85 % de la biodiversité connue. Ils dominent la terre depuis plus de 525 millions d'années à la suite de l'explosion des formes de vie au Cambrien. Ils appartiennent aux Ecdyzozoaires. Leur tégument s'est épaissi par l'incorporation de protéines associées à un polysaccharide souple et résistant : la chitine. Cette modification fondamentale crée un exosquelette rigide, la cuticule, qui conditionne toute l'organisation interne de l'animal et l'oblige à passer par des mues (ecdysis) pour permettre sa croissance. Les mouvements seront rendus possibles par la division de la cuticule en plaques séparées. Arthropode signifie littéralement « pieds articulés ».

### COUPE TRANSVERSALE



Art 1.2. Coupe transversale d'un Panarthropode

Les Panarthropodes sont fondamentalement des animaux segmentés. Le modèle de base d'un segment peut-être déduit du schéma de la figure suivante. Chaque segment porte une paire d'appendices biramés, c'est-à-dire composés d'un rameau branchial et d'un rameau locomoteur. Au cours de l'évolution, ces segments vont subir une spécialisation régionalisée selon deux processus : la perte de fonction de l'un des deux rameaux de l'appendice, et la fusion de certains segments. Ainsi, la tête est le résultat de la fusion d'une série de segments dont les appendices locomoteurs se sont transformés en appendices sensoriels ou en pièces buccales.

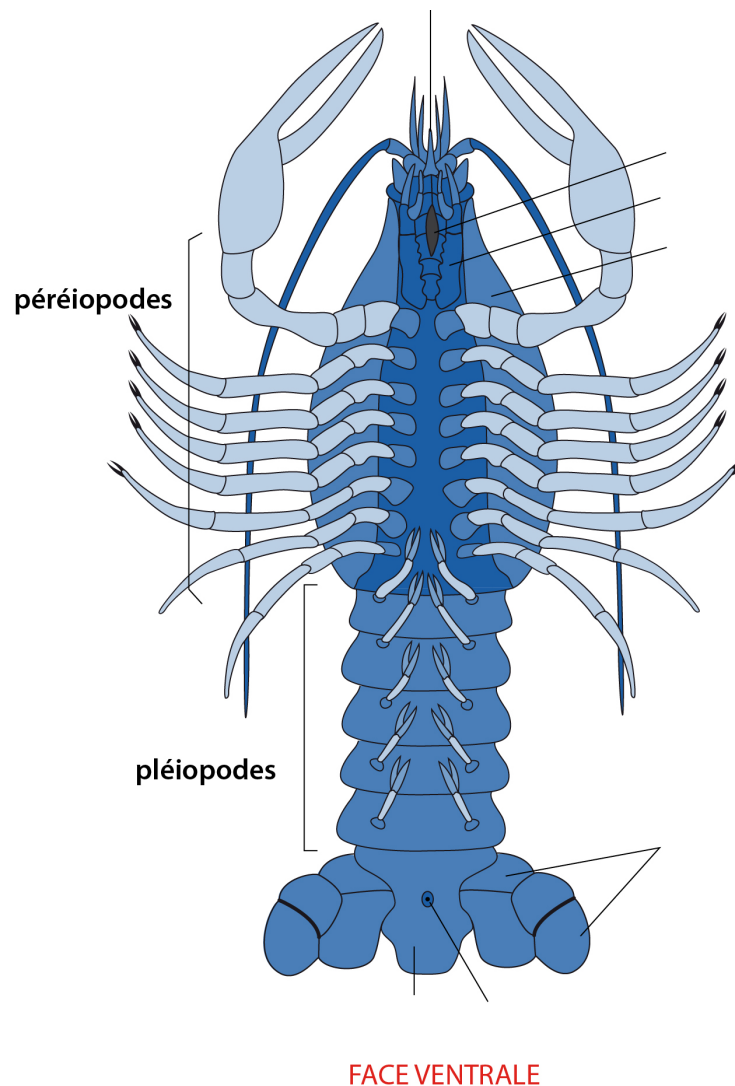


Art1.3 Relations évolutives des Arthropodes

Les Panarthropodes se divisent en trois clades : Les Tardigrades, les Onychophores et les Euarthropodes. Les Onychophores et les Euarthropodes partagent un système circulatoire ouvert avec un cœur segmenté présentant des ostia, une hémocyanine semblable, une musculature des membres segmentée, et des néphridies. Les Tardigrades semblent plus éloignés sur le plan phylétique. Nous nous focaliserons principalement sur les Euarthropodes eux-mêmes divisés en Chélicériformes et en Mandibulés. Les organismes modèles choisis sont l'écrevisse (Pancrustacé Malacosracé), le criquet pèlerin (Pancrustacé Hexapode) et l'Epeire diadème (Chélicérate, Arachnide).

## 2. Exemples-types

### 2.1. L'ECREVISSE *ASTACUS ASTACUS* (MALACOSTRACÉ)



Art 2.3 Vue schématique ventrale d'un malacostracé de base

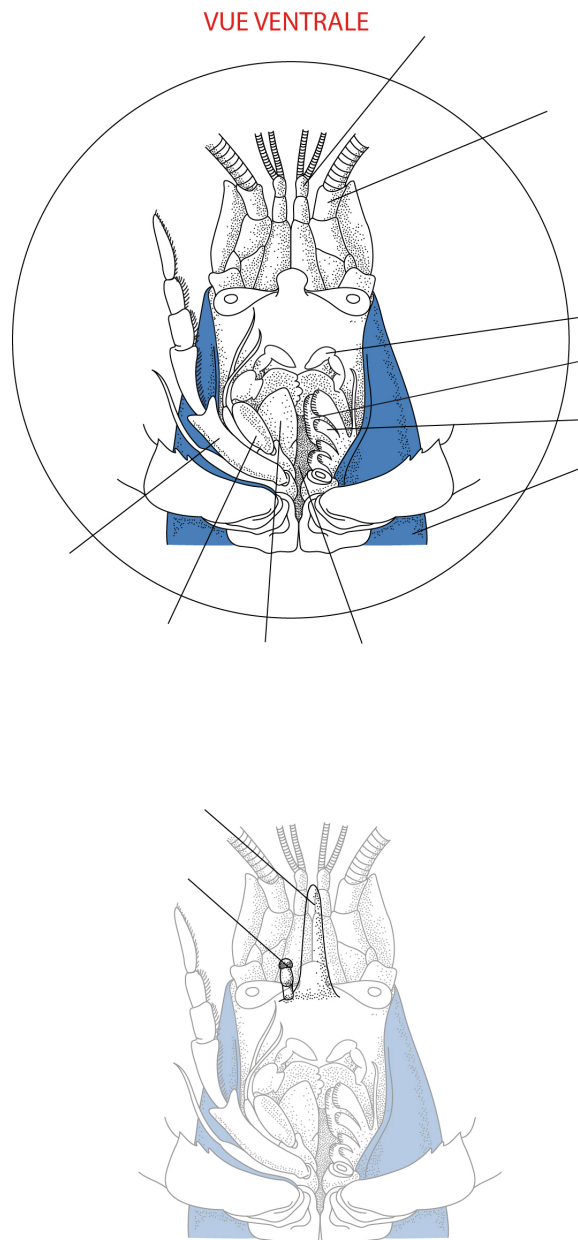
#### 2.1.1. Examen externe

*Astacus*, l'Ecrevisse est représentés sur la photo suivante. *Astacus* vit dans les rivières bien oxygénées et y joue un rôle de prédateur. Traditionnellement, il existait deux méthodes pour la capturer. La première est un piège conçu pour cette pêche ; la seconde est beaucoup plus rustique : on utilise une vulgaire baguette de bois que l'on fend à son extrémité. Dans cette fente, on coince l'appât : un morceau de viande ou de poisson, et on le présente silencieusement devant un trou de la berge susceptible de servir de refuge à une Ecrevisse. Si c'est le cas, le crustacé ne manque pas de sortir de son trou, et commence à s'intéresser au repas qui lui est offert. Après quelques instants, lorsque l'Ecrevisse est occupée à manger, on retire lentement



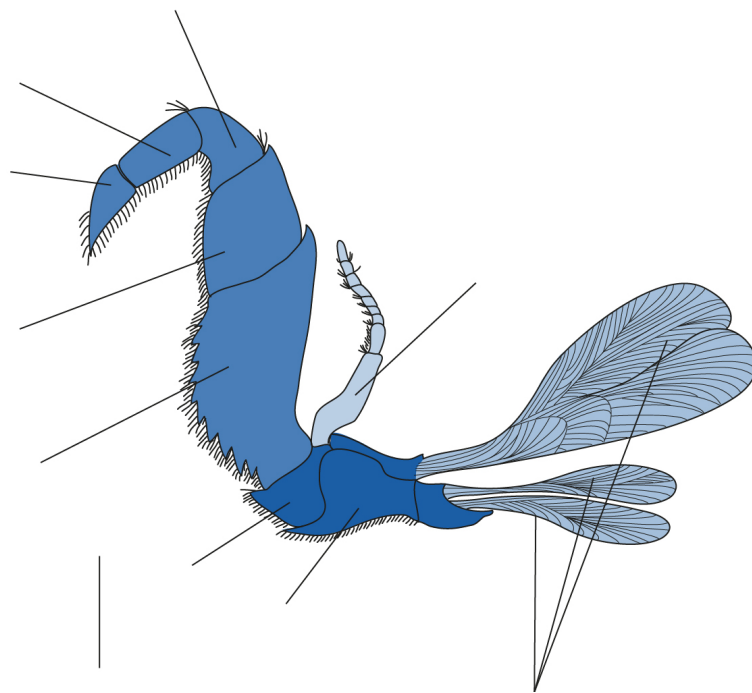
la baguette. Voyant son repas lui échapper, elle s'y agrippe avec ses pinces et il ne reste plus au pêcheur qu'à l'amener sur la berge.

En général, il y a 20 paires d'appendices, plus un petit rostre à l'avant (formé par l'acron) et une plaque impaire au bout de l'abdomen formant le telson. De part et d'autre du telson, la dernière paire d'appendices abdominaux est transformée en *uropodes* servant à la nage. Les 5 paires qui précèdent s'appellent *pléiopodes*, sont peu développées et ont une fonction sexuelle. Plus en avant, et articulées au thorax, les 8 paires d'appendices se dénomment *périopodes*. Parmi ceux-ci, 5 paires de grandes pattes sont vouées à la locomotion. En se rapprochant de la partie antérieure du corps, les deux paires d'appendices restants prennent des fonctions préhensiles: la pince de la première paire d'appendices est diantrement puissante. En avant encore, 3 paires de pattes-mâchoires ou *gnathopodes*, plus petites, sont affectées à la mastication. Sur le schéma n'est visible que la dernière des gnathopodes, les « gnathopodes 3 ». Ils recouvrent les deux autres paires.



Art 2.4 Pièces buccales et organes sensoriels de l'écrevisse

Détaillons les pièces buccales. Un gnathopode de la première paire est représenté en rose, de même que les paires de maxilles, et la paire de mandibules qui les précèdent. Situés en avant de la cavité buccale, on trouve les appendices sensoriels: 2 paires d'antennes (une longue et une courte), et une paire d'yeux portés par les pédoncules situés de part et d'autre du rostre, dans une échancrure de la carapace. L'œil, plus dorsal que les antennes, a été dégagé à gauche sur le dessin. Ces appendices apparaissent effectivement fort variés. Bâties sur le même plan fondamental? Ce n'est guère évident à première vue; pourtant, si! La structure de base dont ils dérivent est représentée de façon satisfaisante par la troisième paire de gnathopodes que vous découvrirez dans le dessin suivant.

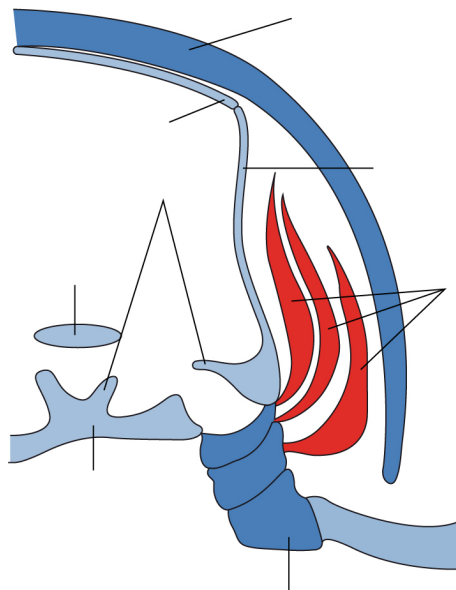


Art 2.5. Appendice biramé d'*A. astacus*

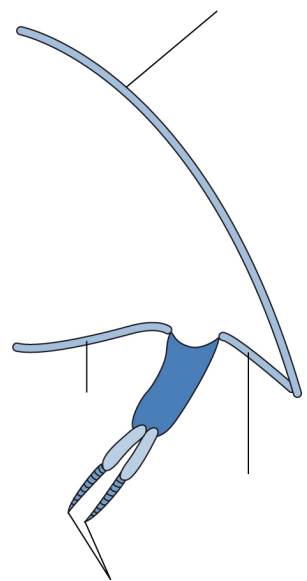
C'est un appendice *biramé*. Une partie basale, le *protopodite* porte 2 rames terminales: l'*endopodite* ou rame interne, et l'*exopodite* ou rame externe. Le protopodite porte des branchies et correspondent au rameau branchial. Au cours de l'évolution des Crustacés, des expansions lamellaires plus ou moins complexes ont garni l'un ou l'autre segment du protopodite, et ont servi à des fonctions diverses: aider à la mastication, à la nage, au transport des œufs. A ces expansions, on a donné le nom général d'*épipodites*. Le basis du protopodite porte les deux rames. La rame externe, ou exopodite comporte un segment basal et un distal constitué de nombreux articles. Ce plan de base, illustré avec les troisièmes gnathopodes d'*Astacus*, varie presque à l'infini chez les Crustacés. Il est déjà très modifié sur les autres appendices de l'Ecrevisse, en fonction du rôle qu'ils ont à remplir.

## COUPES TRANSVERSALES

①  
Thorax



②  
Abdomen



Art 2.6 coupes transversales d'*A. astacus* au niveau du thorax et de l'abdomen. La partie gauche représente une demi-coupe transversale dans un segment abdominal; la partie droite: une demi-coupe passant par la carapace thoracique.

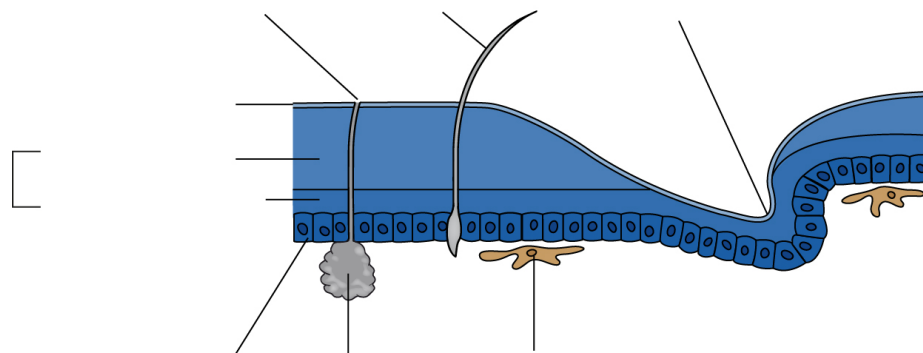
## 2.1.2. Examen interne

### 2.1.2.1. TÉGUMENT

Revenons à la cuticule protégeant le corps, pour fixer un peu plus de ce vocabulaire complexe. Chaque segment de l'Ecrevisse est muni de 4 plaques : une tergite dorsale, une sternite ventrale, et 2 pleurites latérales, sur lesquelles sont insérées les appendices. La carapace déborde latéralement largement du corps formant une chambre branchiale ouverte vers le bas. Ainsi cette carapace ménage un espace entre sa face interne et le pleurite, dans lequel sont déployées les branchies délicates. Les mouvements sont possibles puisque cette cuticule est disposée en plaques séparées. Les plaques sont régulièrement disposées à chaque segment, comme dans la région abdominale, et les plaques d'un segment sont jointes à celles du segment suivant par une membrane articulaire, c'est-à-dire une zone où la cuticule reste mince et flexible. Cette disposition régulière disparaît fréquemment au cours de l'évolution, via des fusions ou de subdivisions secondaires. Comme l'exosquelette du corps, celui des appendices est divisé en sections tubulaires réunies les unes aux autres par des membranes articulaires; il y a donc une articulation à chaque jonction. Ces dispositifs permettent aux sections des appendices, comme aux segments du corps, de se mouvoir l'un par rapport à l'autre.

En plus de l'exosquelette, un « endosquelette » s'est parfois développé. Il s'agit d'invaginations de la cuticule, produisant des projections internes ou apodèmes. En outre, des calcifications de tissus internes forment des plaques libres. Si vous avez mangé des Ecrevisses ou autres Crustacés, vous avez sans doute remarqué, en arrachant un appendice, que vous entraîniez une fine lame plate, assez longue, qui doit bien se loger quelque part dans la profondeur des muscles du thorax ou de l'abdomen. La présence de l'endosquelette, d'apodèmes et de plaques permet l'insertion des muscles.

### TÉGUMENT



Art 2.7. Coupe dans le tégument d'*A. astacus*

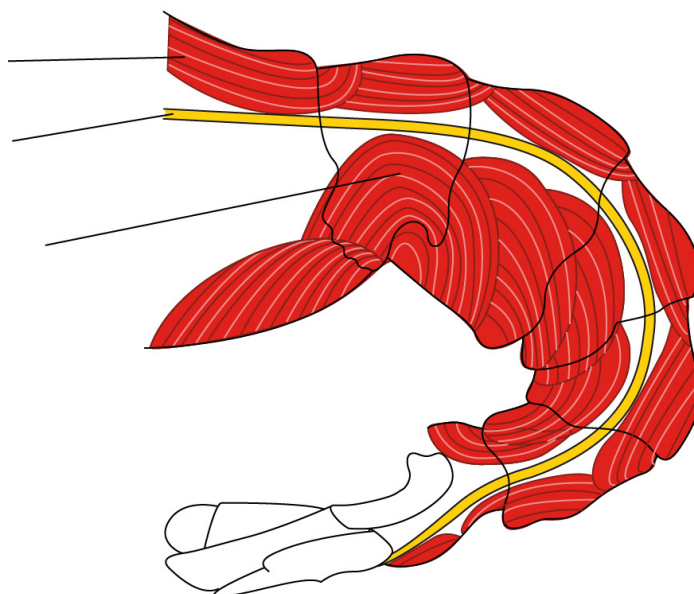
L'endosquelette (à part les plaques internes) est sécrété par une couche de cellules épidermiques. Il se compose d'une épicuticule externe et d'une procuticule beaucoup plus épaisse. L'épicuticule est constituée de protéines. La procuticule se divise en exocuticule externe et endocuticule interne. Ces couches contiennent des protéines et de la chitine, associées pour former des glycoprotéines complexes. L'exocuticule est absente des membranes articulaires, ainsi que le long de lignes de moindre résistance, où l'exosquelette craquera lors de la mue. Chez les Crustacés comme l'Ecrevisse, la procuticule est imprégnée de phosphate et de carbonate de calcium.

Aux endroits amincis, la cuticule de l'Ecrevisse est perméable aux gaz et à l'eau. Elle est aussi percée de fins canalicules par lesquels transitent les sécrétions des cellules glandulaires épidermiques.

Les différentes parties de la cuticule sont produites par les cellules épidermiques et sont donc des dérivés ectodermiques.

L'exosquelette combine des avantages pour l'activité locomotrice et pour la protection, mais en revanche, il pose des problèmes à l'animal en terme de croissance. La solution, c'est l'évacuation périodique du vieil exosquelette trop étroit, à la mue appelée aussi ecdysis. La photo suivante vous montre un exosquelette abandonné, on l'appelle exuvie. Avant d'ôter son vieil habit, l'Ecrevisse se prépare. Les cellules épidermiques se détachent de l'exosquelette et sécrètent une nouvelle épicuticule. Puis elles sécrètent des enzymes qui traversent la nouvelle épicuticule et vont éroder la vieille endocuticule, en respectant les attaches musculaires et nerveuses, si bien que l'animal peut continuer à se mouvoir. Après la digestion de l'endocuticule, l'épiderme sécrète une nouvelle procuticule. Le vieux squelette craque maintenant le long de certaines lignes prédéterminées, et l'Ecrevisse s'en extirpe. Le nouvel exosquelette est encore mou, et tout fripé. L'Ecrevisse s'y met à l'aise, et le minéralise en utilisant une réserve de sels de calcium qu'elle s'était constituée dans l'estomac.

## ABDOMEN



Art 2.10 Muscles de l'abdomen d'*A. astacus*

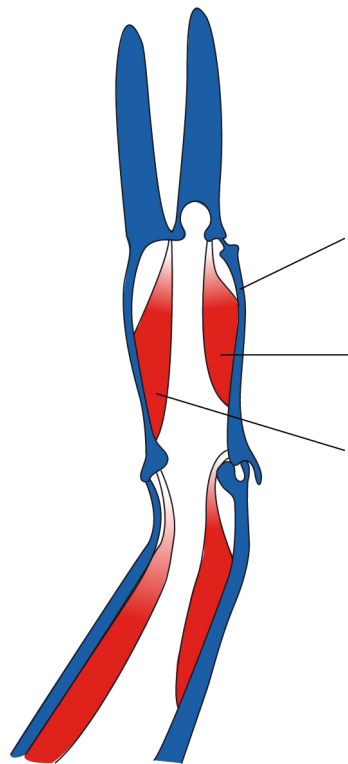


### 2.1.2.2. SYSTÈME LOCOMOTEUR

Les mouvements de l'Ecrevisse consistent en flexions entre les plaques de l'exosquelette. Les muscles s'attachent à la surface interne de la procuticule par des fibrilles. Les flexions et les extensions entre les plaques proviennent de la contraction de ces muscles.

Chez l'Ecrevisse armée d'un céphalothorax rigide, les mouvements se réduisent à ceux de l'abdomen et des appendices. Prenons l'abdomen, par exemple: le groupe de muscles extenseur est dorsal, et le groupe de muscles fléchisseurs est ventral; c'est lui qui fait se replier violemment la partie postérieure de l'abdomen sous le corps lorsque l'Ecrevisse veut s'échapper, à reculons.

#### APPENDICE

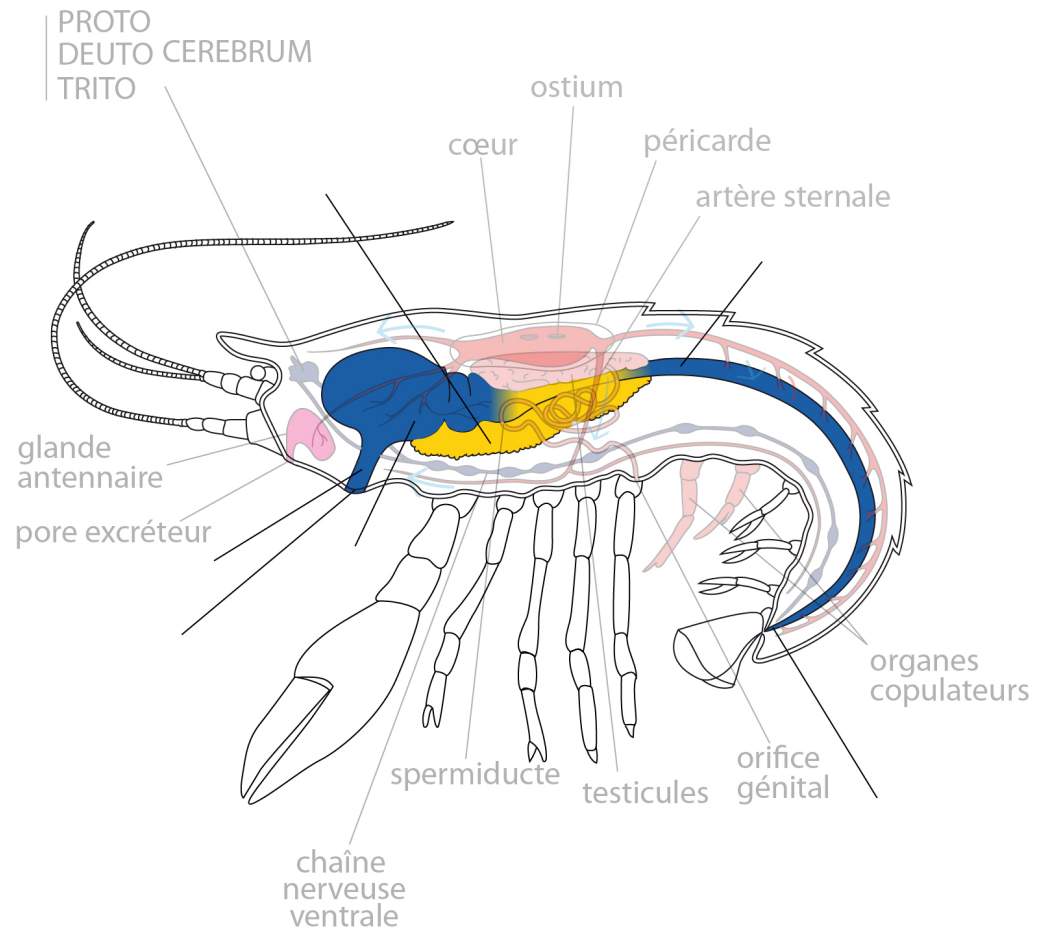


Art 2.11 Muscles d'un appendice d'*A. astacus*

Cette action combinée du squelette et de la musculature est fort comparable à celle des Vertébrés; la différence principale c'est que les muscles des Arthropodes sont attachés à la surface interne de l'exosquelette tandis que les muscles des Vertébrés sont attachés à la surface externe d'un endosquelette. Pour certains mouvements, des appendices notamment, l'exosquelette devient d'un emploi difficile. Les apodèmes et les plaques rigides internes facilitent alors des insertions musculaires plus efficaces.

L'entièreté de la musculature de l'Ecrevisse, comme celle des autres Arthropodes, est constituée de cellules musculaires striées, même autour des organes internes. On ne trouve aucune cellule musculaire lisse.

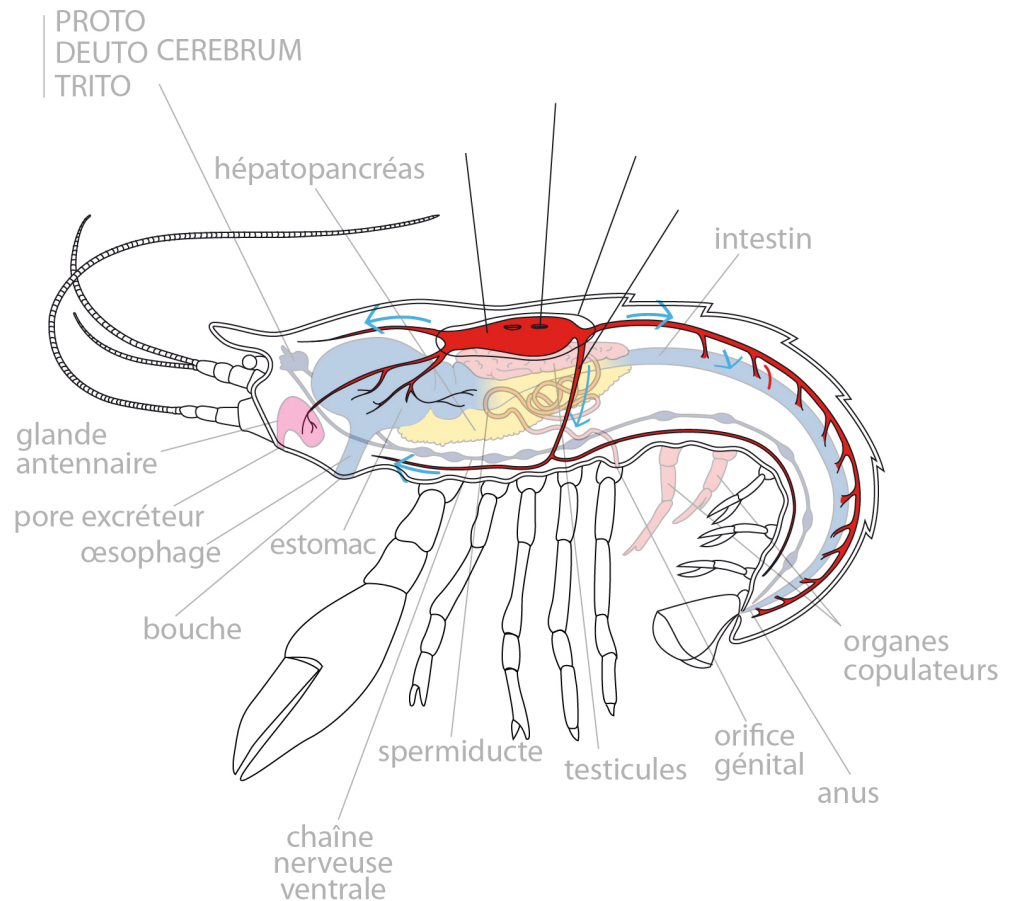
## 2.1.2.3. SYSTÈME DIGESTIF

Art 2.12 système digestif d'*A. astacus*

Examinons le processus de nutrition au travers du schéma suivant. Par ses pinces, l'Écrevisse a saisi sa pitance. C'est un carnivore très peu attentif à la fraîcheur de sa nourriture. Elle porte un morceau à sa bouche, fendue longitudinalement et entourée d'un appareillage masticateur complexe: la paire de mandibules, les 2 paires de maxilles et, comme si c'était encore insuffisant, et les 3 paires de gnathopodes. L'œsophage, très court et presque vertical, est la première portion du tube digestif.

Le tube digestif présente des régions stomodéale (antérieure) et proctodéale (postérieure) très longues, colorées en bleu sur le dessin. Ces parties sont pourvues d'une cuticule et sont donc d'origine ectodermique. En cela, le tube digestif des arthropodes diffère de celui de la plupart des autres animaux. Seule la partie moyenne, ou mésentéron possède un épithélium d'origine endodermique, ici en jaune. Vous verrez le détail du fonctionnement des différentes parties du système digestif de l'écrevisse en dissection.

## 2.1.2.4. SYSTÈME CIRCULATOIRE

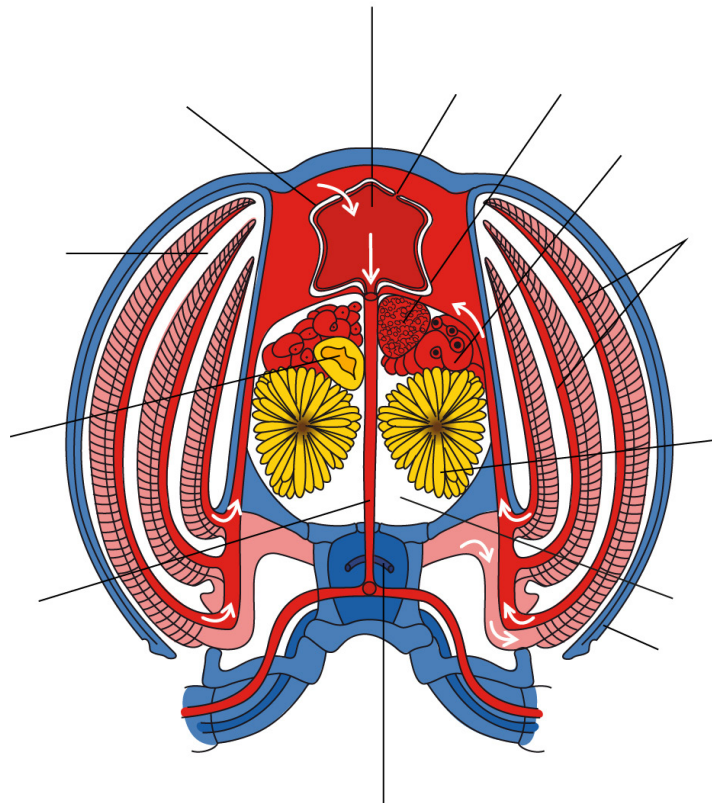
Art 2.17 Le système circulatoire d'*A. astacus*

Les nutriments absorbés par le mésentéron passent dans le sang. Nous allons examiner maintenant le système circulatoire. Chez les Arthropodes, les *métamères* ne sont pas divisés par des septa. Il en résulte une large cavité centrale appelée hémocœle où baignent les organes. Il s'agit d'espaces inter-tissulaires remplis de liquide, que l'on appelle *hémolymphe*, puisqu'il est constitué à la fois le sang (hémolymphe) et de la lymphe qui baigne les espaces inter-cellulaires. Le coelome métamérique analogue à celui des Annélides n'est représenté que par les cavités des gonades, et, chez l'Ecrevisse, par une portion des organes excréteurs. Cette réduction est liée au mode de locomotion: le squelette hydrostatique a fait place à un solide squelette externe.

Le système vasculaire sanguin est ouvert. Le cœur et le vaisseau dorsal assurent la propulsion du sang. Le cœur est une chambre musculeuse, percée de paires d'orifices latéraux, dénommés ostioles. Les ostioles permettent à l'hémolymphe de pénétrer dans le cœur à partir du grand sinus qui l'entoure, et qui porte le nom de *cavité péricardique*.

L'hémolymph est expulsée du cœur par sa contraction. Grâce à un système de valves anti-retour, l'hémolymph est propulsée dans des artères; vers l'avant dans les artères dorsales antérieures, et vers l'arrière dans l'artère dorsale postérieure. Elle parvient aussi dans l'artère ventrale via l'artère sternale. Dans certaines régions du corps, les artères se prolongent par des vaisseaux, par exemple dans les appendices thoraciques et les branchies. Les artères peuvent aussi se prolonger par des capillaires, par exemple autour du mésentéron, où l'hémolymph se charge de matières nutritives, ou autour du proctodeum. De toute manière, l'hémolymph finit par se répandre dans les sinus qui baignent les organes. Elle les nourrit et les oxygène. Elle revient ensuite au cœur par les ostia.

### COUPE TRANSVERSALE au niveau du thorax



Art 2.19 Coupe transversale au niveau du thorax

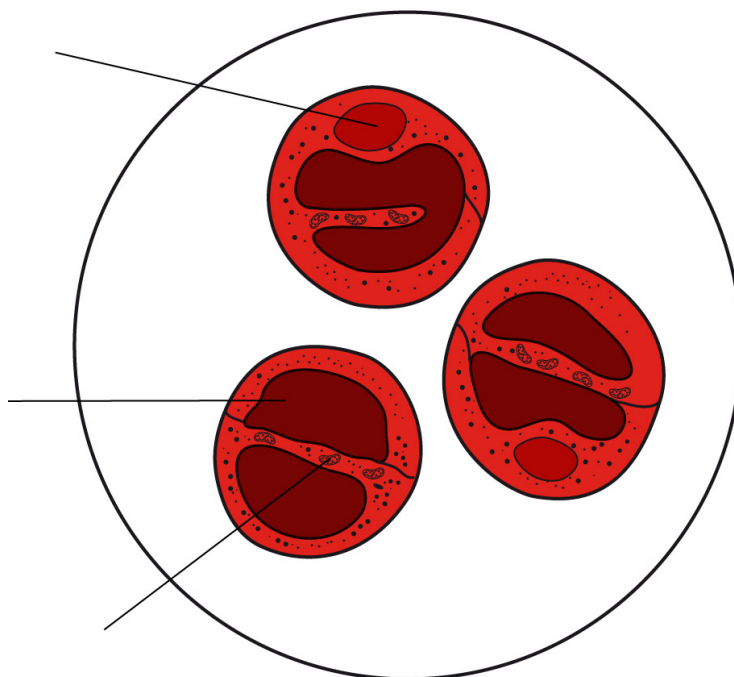
### 2.1.2.5. SYSTÈME RESPIRATOIRE

Le système respiratoire est intimement lié au système circulatoire comme le montre cette coupe transversale faite au niveau du cœur. L'hémolymphe en provenance des branchies rejoint la cavité péricardique, et rentre dans le cœur par les ostioles. Les flèches indiquent le sens de la circulation.

Les branchies sont attachées aux appendices, et protégées par une expansion de la cuticule. Donc, de part et d'autre du corps, se délimite une cavité branchiale ouverte vers le bas, et dans laquelle l'eau circule constamment. Les branchies plumeuses sont constituées d'une touffe de minces filaments portés par une sorte d'axe. La paroi des filaments est épidermique et revêtue d'une mince cuticule perméable.

L'hémolymphe en provenance des sinus circule dans ces filaments. L'hémolymphe contient des pigments respiratoires en solution. Chez l'Ecrevisse, ce pigment est l'hémocyanine, gros polymère protéique doté de groupes hémiques comme l'hémoglobine, mais où le fer est remplacé par du cuivre. L'hémocyanine fixe l'oxygène, comme l'hémoglobine. En passant par les filaments branchiaux, l'hémolymphe se chargera donc d'oxygène en provenance de l'eau ambiante. D'autre part, l'hémolymphe se déchargera du CO<sub>2</sub> qu'elle véhicule sous forme d'ions dicarbonates.

### COUPE TRANSVERSALE



Art 2.20 : Coupe transversale dans les filaments branchiaux d'*A. astacus*



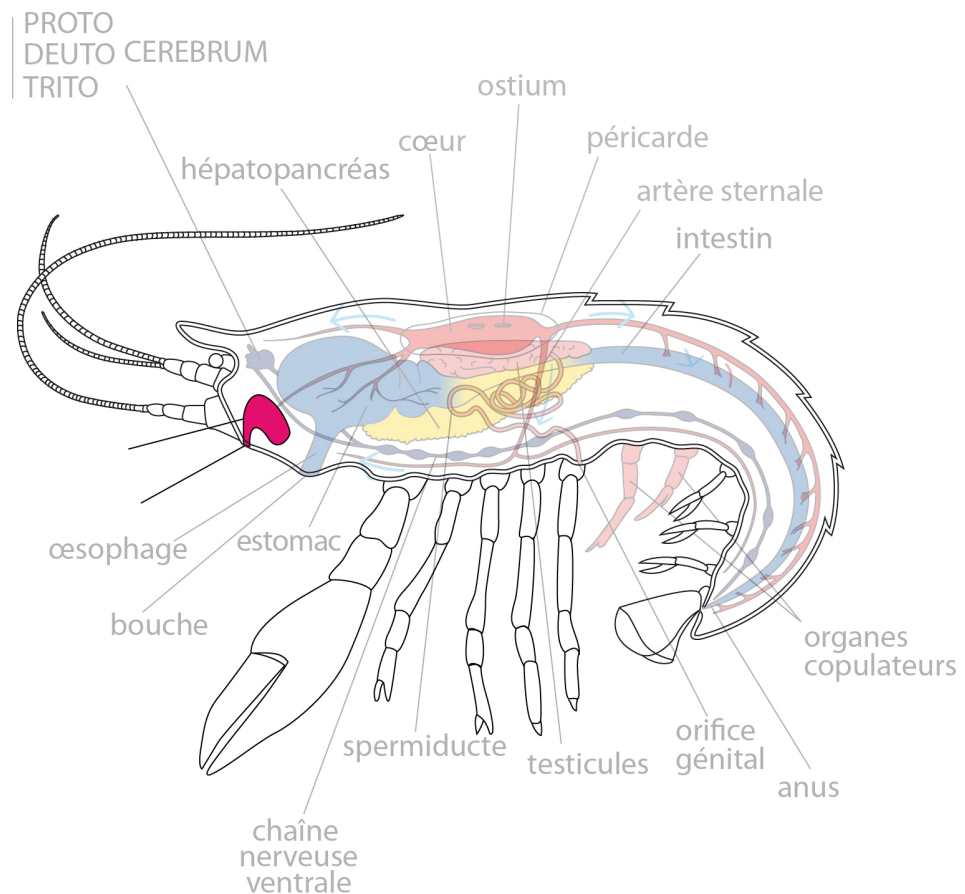
## EXERCICE

Un petit problème simple de morphologie fonctionnelle : si l'on opère une coupe transversale dans les filaments branchiaux d'*A. astacus*, on constate, dans la plupart des sections, la présence d'une cloison disposée comme le montre ce schéma. Pourquoi ?



Art 2.22 Les branchies de l'écrevisse après dissection

## 2.1.2.6. SYSTÈME EXCRÉTEUR



Art. 23. Le système excréteur de l'écrevisse.

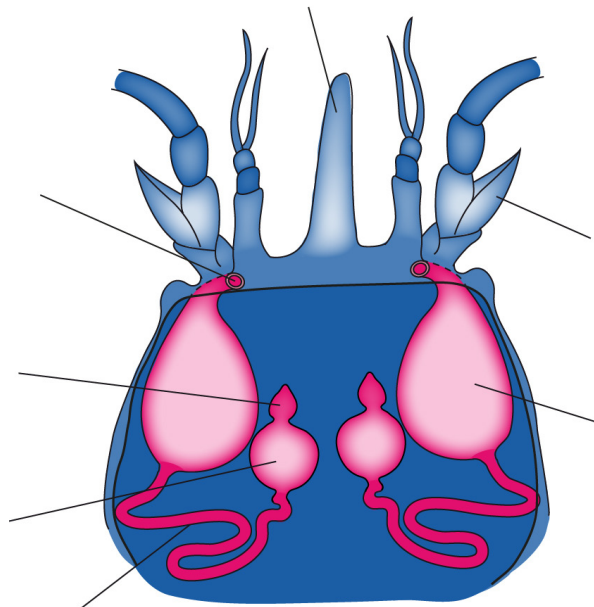
Osmorégulation et excrétion : chez la plupart des animaux, ces deux fonctions sont couplées. Les branchies, visibles ici sur la photo, ont d'autres fonctions outre la respiration: elles participent activement à l'excrétion d'un autre déchet du catabolisme, l'ammoniaque, qui est effectivement le principal déchet azoté chez les Crustacés. Les déchets azotés et le CO<sub>2</sub> ne sont pas les seuls produits du catabolisme à excréter. Des molécules ou des particules plus volumineuses peuvent s'accumuler dans des cellules spéciales, appelées néphrocytes, circulant dans l'hémolymphe, puis se rassemblant à certains endroits du corps, notamment à la base des branchies et des appendices, qui les excrètent.

Les branchies interviennent aussi dans l'osmorégulation. Chez l'Ecrevisse, qui vit en eau douce, elles absorbent activement le peu de sels que l'animal peut pomper dans son milieu ambiant.

EXERCICE

Pouvez-vous expliciter quelle serait le rôle des branchies dans la régulation osmotique chez un Crustacé marin?

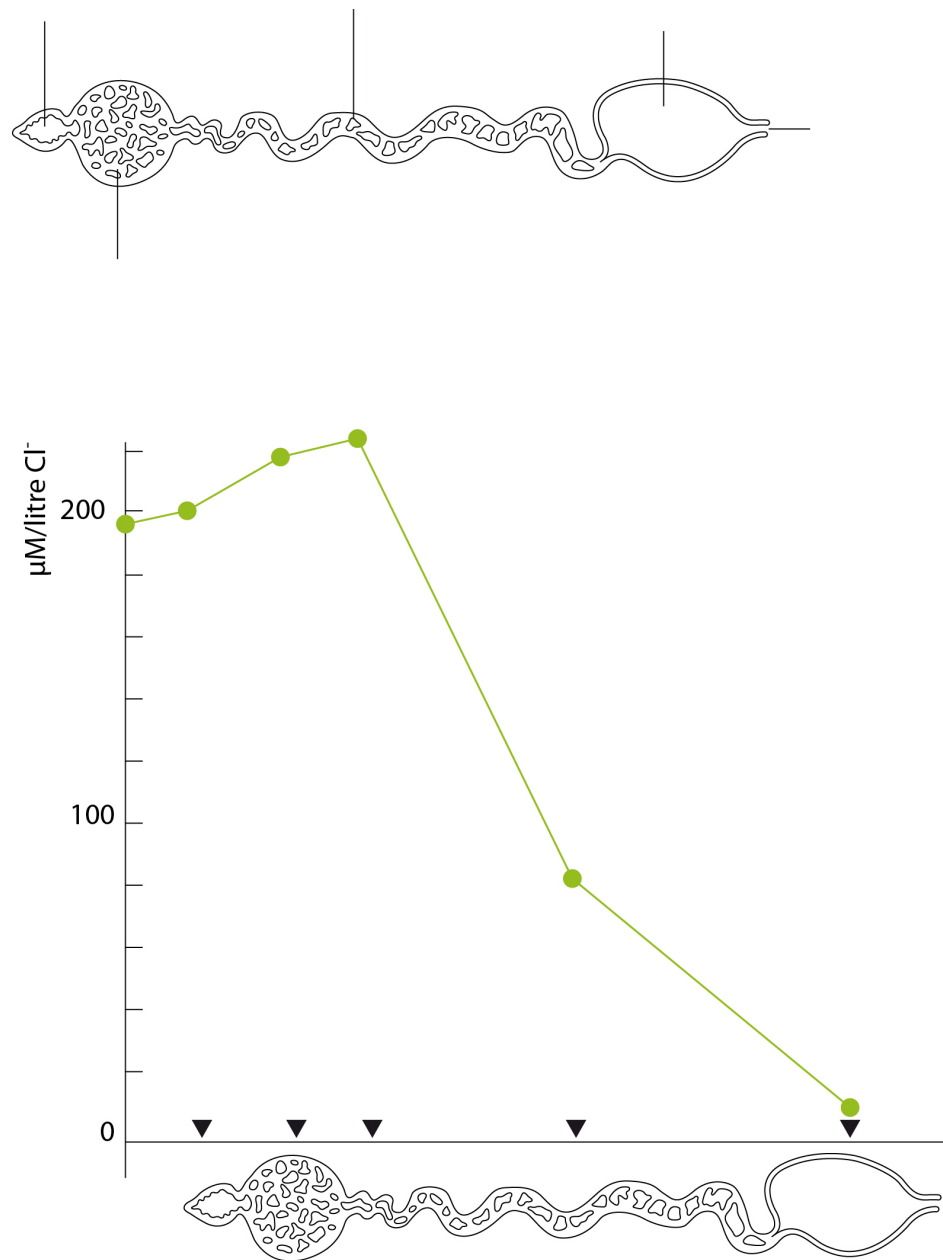
GLANDE ANTENNAIRE



VUE VENTRALE

Art 2.24 Les glandes antennaire de l'écrevisse

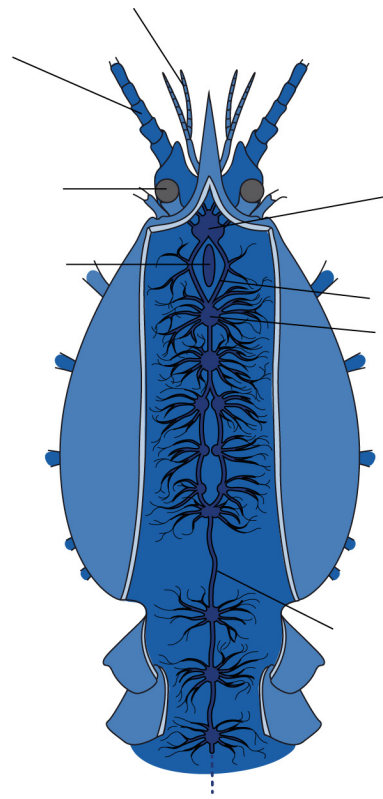
Un autre organe est voué à l'osmorégulation et à l'excrétion chez l'Ecrevisse: les glandes antennaires. Ces deux glandes sont localisées dans la partie antérieure du céphalothorax; elles filtrent des déchets de l'hémolymph circulant dans les sinus proches, puis évacuent les déchets par deux orifices excréteurs, situés à la base des antennes (d'où le nom: glandes antennaires). Si ces glandes étaient seules à intervenir dans l'excrétion, au vu de leur situation et des particularités du système circulatoire, le résultat serait inefficace. Cependant, elles travaillent de concert avec les branchies et les néphrocytes.



Art 2.25 Ultrafiltration par la glande antennaire

Chaque glande antennaire comprend au bout aveugle un petit sac dérivé du coelome, le «cœlomosac». Un dispositif d'ultrafiltration somme toute assez comparable à l'ensemble lame basale-podocytes du rein des Mammifères, constitue sa paroi. (Si vous avez oublié de quoi il s'agit, allez revoir votre cours de première candi!). L'urine filtrée se retrouve dans la cavité du cœlomosac, et sera modifiée en passant dans la portion suivante de la glande antennaire: le labyrinthe, puis le tubule. L'urine définitive est stockée dans la vessie et évacuée périodiquement par le pore excréteur.

#### 2.1.2.7. SYSTÈME NERVEUX



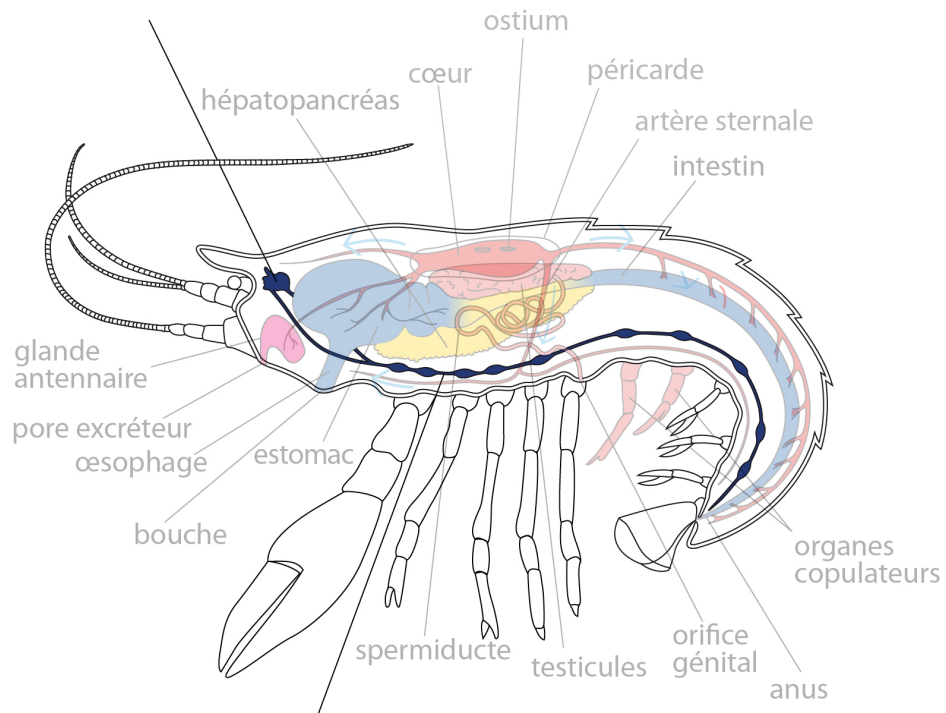
FACE DORSALE

*Art. 2.26. Le système nerveux de l'écrevisse en vue dorsale*

Les activités de l'Ecrevisse sont coordonnées par le système nerveux et par le système endocrinien. Comme chez les autres Arthropodes, la céphalisation est importante: l'augmentation de taille du cerveau est corrélée à des organes des sens bien développés, tels les yeux et les antennes, et le comportement est relativement complexe.

Le cerveau est formé de trois masses fusionnées, chacune gardant des traces d'une origine paire: un protocerebrum antérieur, un deutocerebrum médian et un tritocerebrum postérieur.

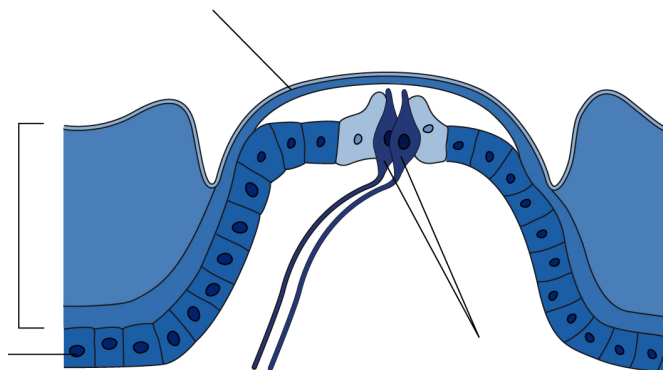




Art 2.28 Le système nerveux en vue latérale.

Une particularité : la chaîne nerveuse est parcourue d'axones géants, comme les chez les Annélides; ils fonctionnent un peu comme ces derniers: une décharge stimule violemment la contraction de la musculature abdominale ventrale en cas de danger, et l'Ecrevisse replie son abdomen et s'enfuit à reculons.

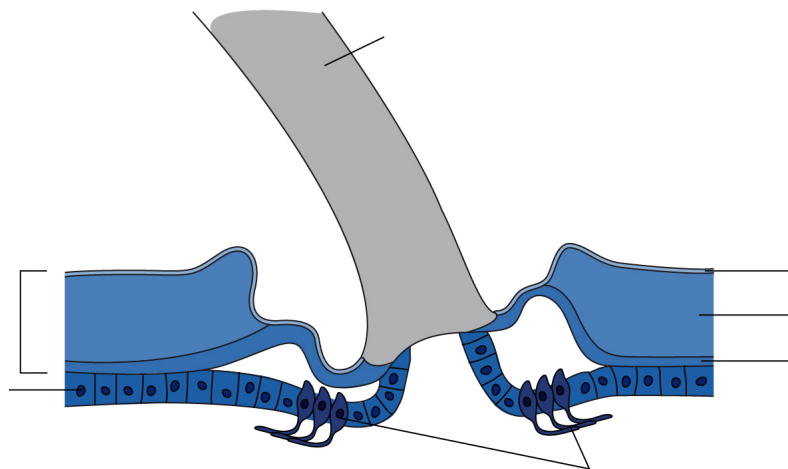
#### RÉCEPTEUR DE TENSION ET DE VIBRATIONS



Art 2.29. Organisation des récepteurs sensoriels à la surface de la cuticule.

L'exosquelette est très avantageux pour la protection et la locomotion, mais par contre, il limite la perception sensorielle en formant une barrière à la détection des stimuli extérieurs. Les Arthropodes ont résolu ce problème de manière souvent très originale et très performante. Pour ce faire, les récepteurs sensoriels sont associés à des modifications locales de l'exosquelette chitineux. Des interruptions de l'exosquelette sont couvertes d'une fine membrane, sous laquelle sont connectés des récepteurs sensoriels. Ces organes détectent les vibrations de la membrane, ou d'autres forces qui changent la tension du squelette.

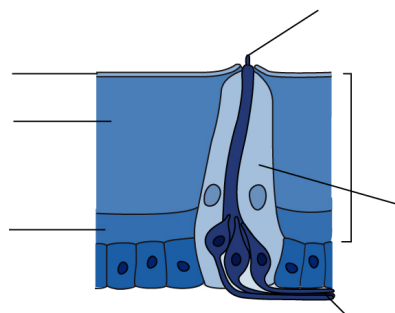
### RÉCEPTEUR DU TACT



Art 2.29 Récepteur tactile

Un premier type de récepteur, important et très commun, présenté dans le schéma suivant, est connecté aux poils ou aux soies qui garnissent l'exosquelette: lorsque le poil bouge, des terminaisons réceptrices localisées à sa base sont stimulées; ainsi se résout le problème du tact.

### CHÉMORÉCEPTEUR

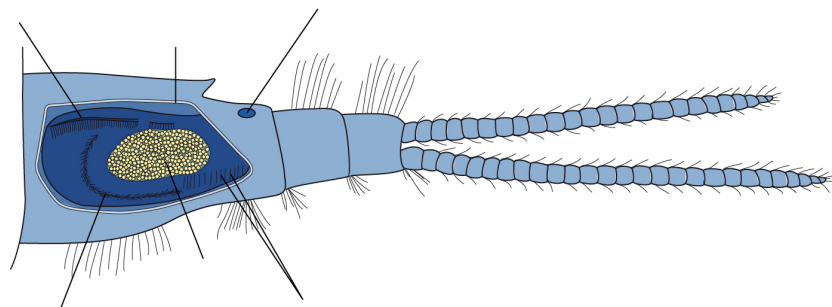


Art 2.30 Récepteur gustatif ou olfactif

Des chémorécepteurs sont logés au fond de canaux, de fentes, qui traversent l'exosquelette, ou encore à la surface de petits poils spéciaux comme dans le schéma.

Tous ces types de récepteurs sensoriels peuvent être dispersés sur la surface du corps, ou alors rassemblés en des endroits privilégiés: les articulations, les pattes, les palpes, les antennes.

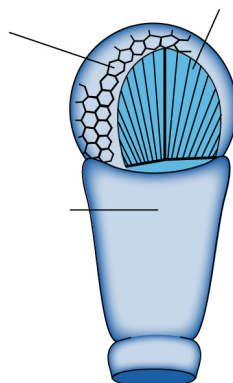
### STATOCYSTE



Art 2.31 Organe de l'équilibre

L'Ecrevisse est renseignée sur sa position dans l'espace lors d'un déplacement par une paire de statocystes, localisés dans l'article de base des antennules. Les statocystes sont de simples invaginations sphériques de l'exosquelette, dont le creux contient des grains de sable agglomérés par les sécrétions de la paroi du sac. Cette paroi est tapissée de petits poils sensoriels. Selon la position de l'animal, les grains de sable se déposeront sur telle ou telle partie de la surface interne du statocyste et stimuleront donc les poils correspondants. Puisque le statocyste est une invagination de l'exosquelette, la cuticule est évacuée à chaque mue avec le contenu. Chaque fois, l'Ecrevisse doit donc y réintroduire des grains de sable.

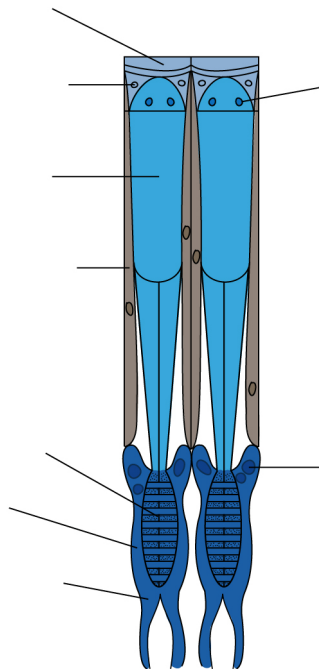
### ŒIL COMPOSÉ



Art 2.32 Récepteur visuel

Mais l'organe des sens le plus remarquable, c'est l'œil ou photorécepteur. L'Ecrevisse possède 2 yeux portés par un pédoncule, et logés dans une échancrure de la carapace, de part et d'autre du rostre. L'œil est composé d'unités cylindriques possédant chacune tous les éléments nécessaires à une bonne photoréception.

### OMMATIDIE

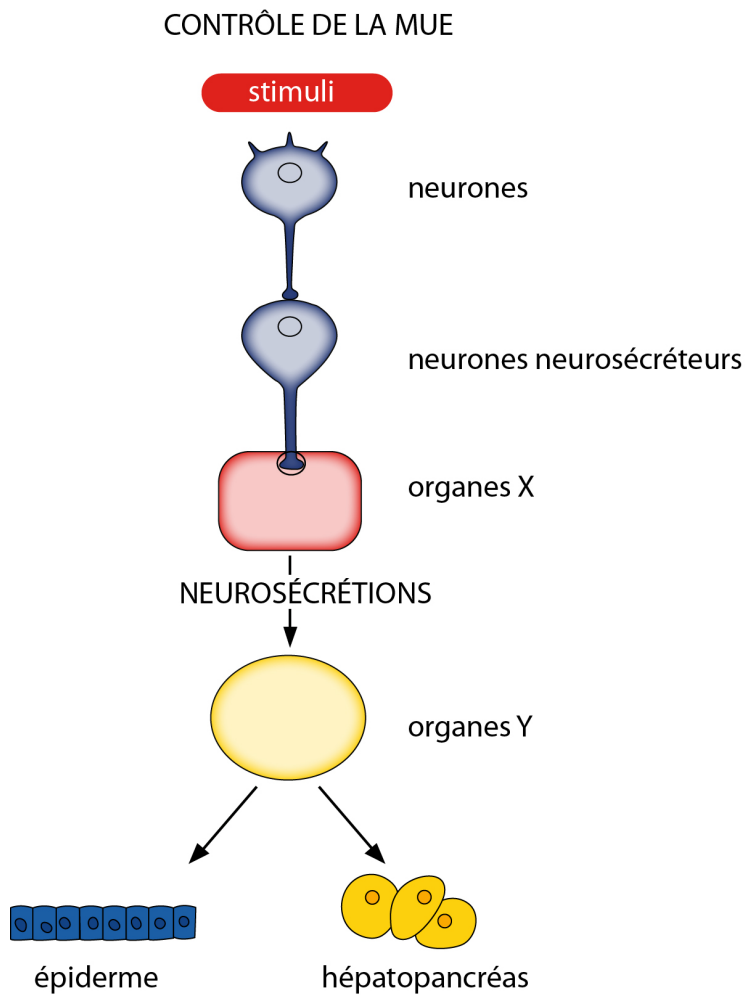


Art 2.33. Une ommatidie

Chaque unité cylindrique, dénommée ommatidie, est couverte extérieurement par une cornée transparente dérivée de la cuticule. La cornée fonctionne comme une lentille. La surface externe de la cornée, la facette, présente un contour hexagonal.

Sous la cornée, l'ommatidie comporte un cône cristallinien, qui fonctionne comme une seconde lentille. Les éléments photorécepteurs proprement dits sont localisés juste en-dessous du cône. Ils forment la rétine. Le centre de la rétine est occupé par un cylindre transparent, le rhabdome, autour duquel se disposent les cellules photoréceptrices allongées. On dénombre 8 cellules photoréceptrices, dont la membrane plasmique renferme les pigments photo-sensibles.

L'image totale élaborée par un œil composé résulte de la stimulation d'ommatidies individuelles. La rétine des Vertébrés fonctionne de la même manière.

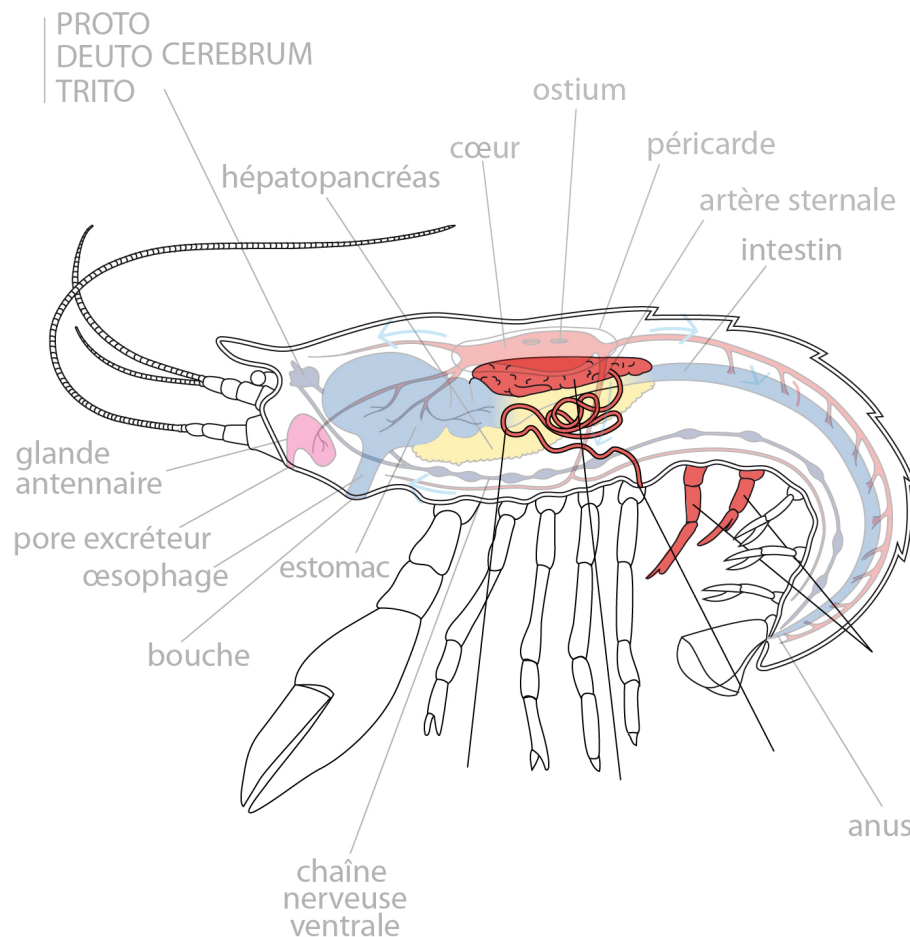


Art 2.35 Le déroulement hormonal de la mue

Les neurosécrétions et les hormones de l'Ecrevisse règlent des fonctions très diverses, y compris des aspects variés du métabolisme général. Nous nous contenterons d'illustrer le contrôle de deux phénomènes majeurs: la mue et la reproduction. On sait déjà que l'Ecrevisse doit muer périodiquement au cours de sa croissance. Tant que la mue n'est pas nécessaire, les neurones neurosécréteurs inhibent les sécrétions hormonales de deux organes Y. Lorsque cesse l'inhibition, les organes Y, localisés à gauche et à droite dans le céphalo-thorax, produisent une hormone, l'ecdystérone. L'ecdystérone stimule alors les cellules concernées par la mue: les cellules de l'hépatopancréas qui accumulent des réserves, et les cellules épidermiques qui recyclent notamment le calcium de l'ancienne cuticule.



## 2.1.2.8. Système reproducteur



Art 2.36 Système reproducteur de l'écrevisse

L'Ecrevisse est dioïque. Les gonades sont placées dorsalement, en-dessous du cœur, et elles sont condensées en une seule masse. Chez le mâle, les testicules déversent les spermatozoïdes par deux spermiductes très tortueux qui aboutissent aux orifices génitaux, situés sur l'article basal des pattes de la cinquième paire thoracique. Grâce aux premières paires de pléiopodes abdominaux modifiées en organe copulateur, le mâle dépose ses spermatozoïdes englués dans les sécrétions du spermiducte, près des orifices génitaux de la femelle.

Les ovules quittent les ovaires par deux oviductes et parviennent aux orifices localisés sur l'article basal de la troisième paire de pattes thoraciques. Les ovules sont fécondés dès qu'ils surgissent de l'orifice génital femelle. Ils sont entourés d'une coque résistante et gluante et attachés aux pléiopodes de la femelle. Là, les œufs se développent à l'aise, bien protégés par leur mère et bien oxygénés avec les battements continus des pléiopodes. À l'éclosion, une petite écrevisse miniature sort de l'œuf.

## 2.2. LE CRIQUET *LOCUSTA MIGRATORIA* (HEXAPODE)

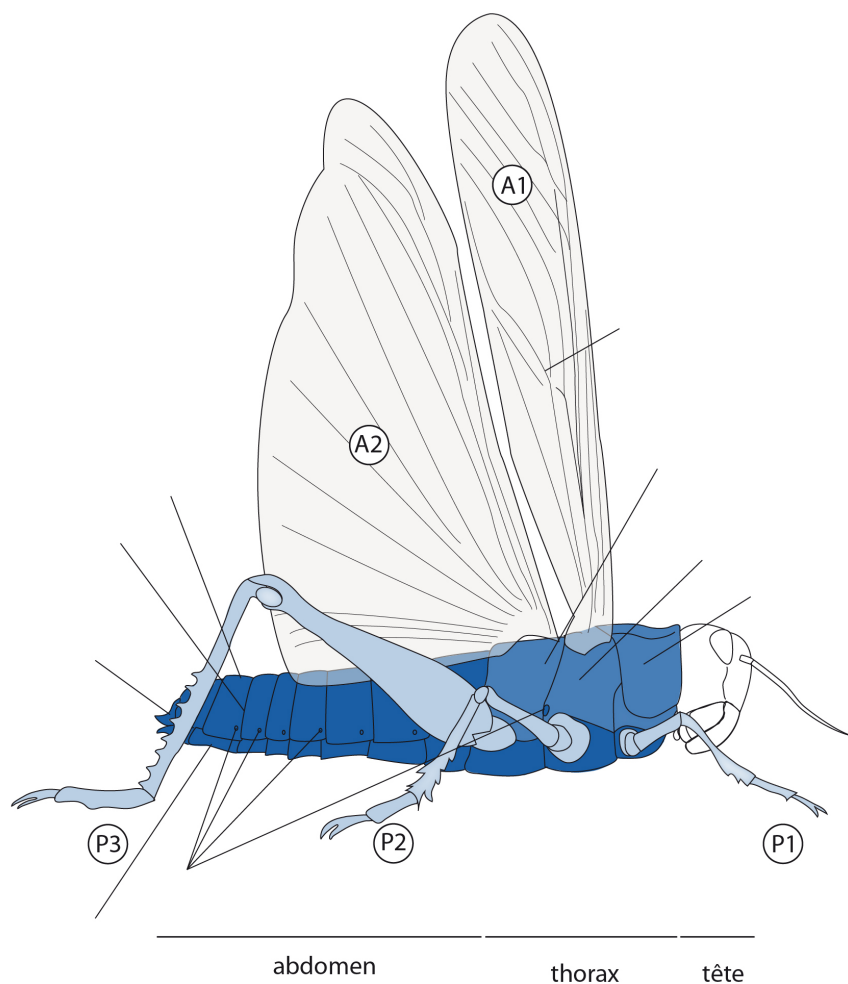


Art 3.1: Le criquet *Locusta migratoria*

Notre second exemple-type de l'Embranchement des Arthropodes, nous le prenons dans la Classe des Insectes. Les Insectes sont appelés aussi « hexapodes » parce qu'ils possèdent 6 pattes au stade adulte. Voici le Criquet migrateur appelé *Locusta migratoria*, ou encore Locuste. Ce Criquet migrateur marche, saute, vole. Il existe sous une forme solitaire et sous une forme grégaire qui peut effectuer des déplacements sur des distances considérables de plusieurs centaines, voire milliers de kilomètres. Le passage d'une forme à l'autre est lié aux conditions climatiques. Après de fortes pluies en région aride, la végétation se développe brutalement. Les criquets disposent alors d'une abondance de nourriture et se multiplient. Avec leur multiplication et la réapparition de la sécheresse, la végétation diminue à nouveau et les criquets se concentrent alors dans les seules zones restées vertes.

Sous l'influence des contacts entre individus, les criquets subissent des transformations hormonales et la forme grégaire apparaît après deux ou trois générations, capable de voler en essaim sur de longues distances et de causer en quelques heures des dégâts irréparables aux cultures. Les individus de la forme grégaire et de la forme solitaire peuvent se reproduire entre eux et former des descendants viables. Par ailleurs, un même individu peut se développer en forme grégaire ou en forme solitaire en fonction des signaux de son environnement pendant son développement : le patrimoine génétique de chaque individu contient toutes les informations pour les deux formes de criquet. On parle de plasticité phénotypique.

### 2.2.1. Examen externe

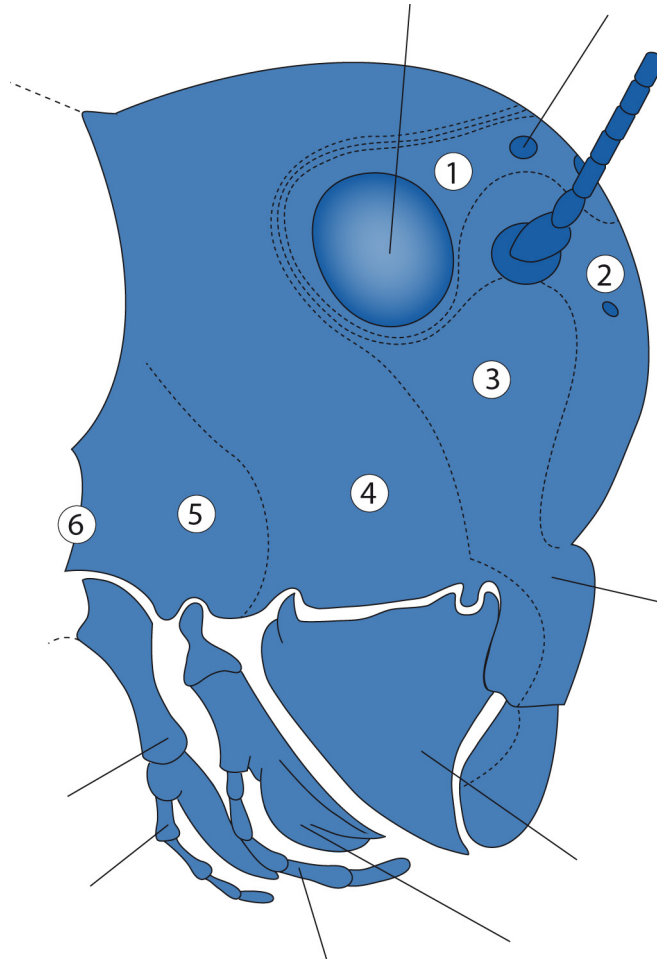


Art 3.6 Le criquet *L. migratoria*

#### EXERCICE

Si vous comparez l'organisation générale externe du criquet avec celle de l'Ecrevisse, quelles ressemblances et dissimilitudes pouvez-vous repérer ?

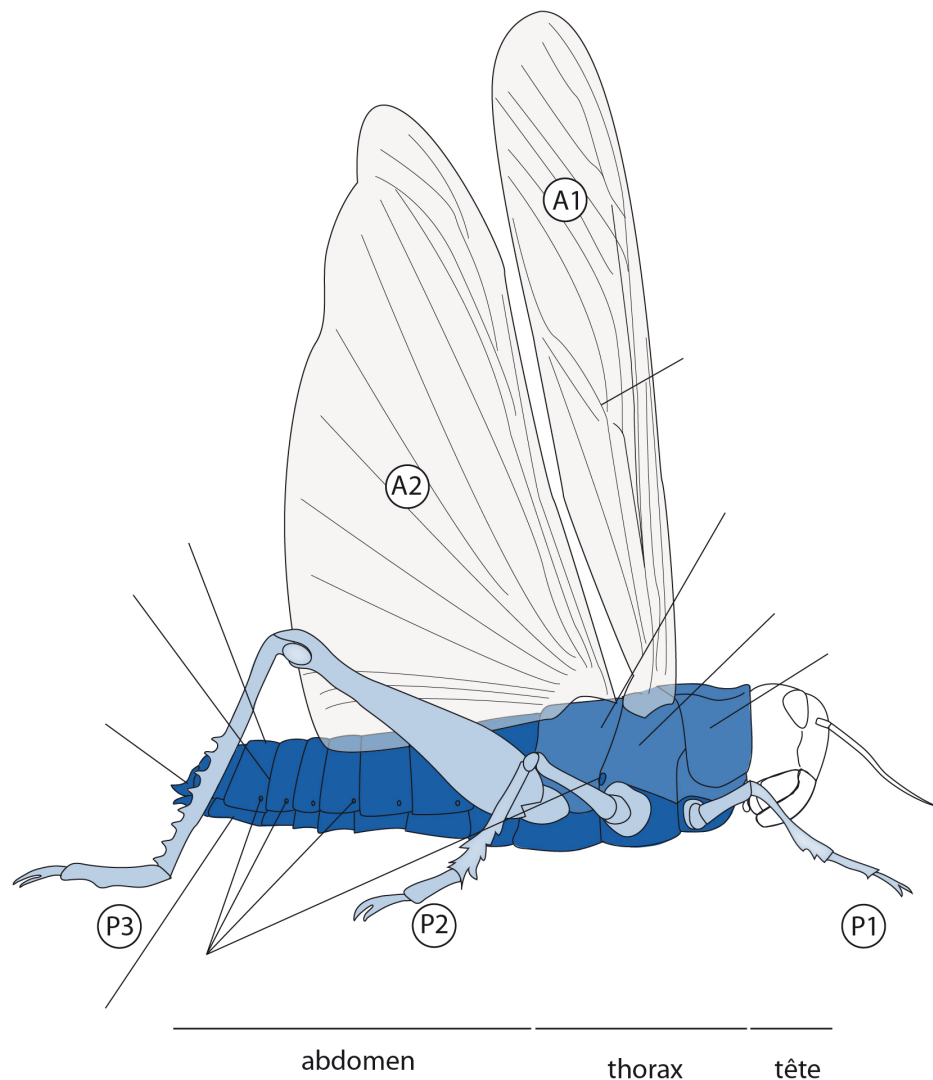
On distingue nettement trois régions du corps: la tête, le thorax et l'abdomen. Le corps est métamérisé, et chaque métamère est entouré dorsalement par le tergite, ventralement par le sternite et latéralement par les pleurites.



Art. 3.8 Détail de la région céphalique du criquet migrateur.

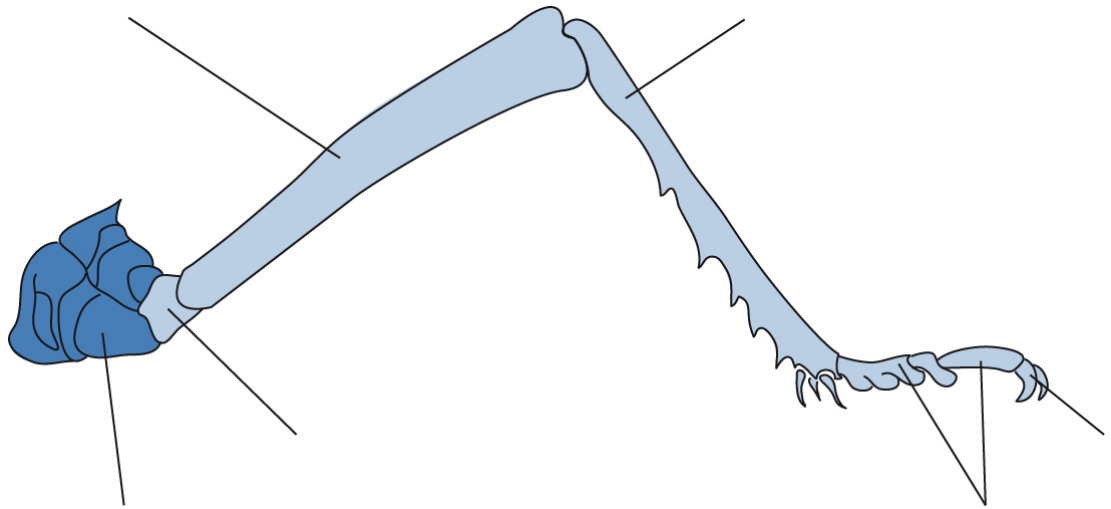
Au sommet de la capsule céphalique, vous distinguez les antennes. Elles sont sensibles au toucher, et bien pourvues de chémorécepteurs. Les deux yeux à facette forment des images; la photo-réception concerne aussi les ocelles, plus petits. Les pièces buccales sont dirigées vers le bas: le labre doté d'une forte musculature maintient les aliments et les pousse entre les autres pièces buccales. Les mandibules saisissent la nourriture. Le labre cache les maxilles, qui sont les pièces masticatrices; on en voit seulement le palpe maxillaire qui dépasse. Ce palpe est constitué de plusieurs articles, et est doté d'une sensibilité tactile et chémoréceptrice. Le labium porte une paire de palpes labiaux, de fonctions semblables à celle des palpes maxillaires. Toutes ces pièces buccales délimitent une cavité que l'on appelle pré-orale. Elle est limitée en avant par le labre, en arrière par le labium, et sur les côtés par les mandibules et maxilles.

Sur le schéma, ces limites sont indiquées en pointillé. Le métamère 1 porte les yeux et ocelles, le 2 porte les antennes, le 3 le labre et le 4 les mandibules, le 5 les maxilles et le 6 le labium. La tête de l'insecte est donc bien métamérisée, même si la métamérisation ne vous apparaît pas au premier coup d'œil. C'est un exemple typique de la tagmose causée par les mouvements complexes des pièces lors de la morphogenèse, qui font s'interpénétrer, se réduire, s'hypertrophier, s'enchevêtrer, se recouper les métamères comme les pièces d'un puzzle.



Art 3.10 Vue externe du criquet migrateur.

Le thorax du Criquet comprend 3 métamères, appelés respectivement dans le sens antéro-postérieur: prothorax, mésothorax et métathorax. Chacun de ces segments porte une paire de pattes, et les deux derniers portent en outre chacun une paire d'ailes.



Art 3.11 Détail des pattes du criquet migrateur

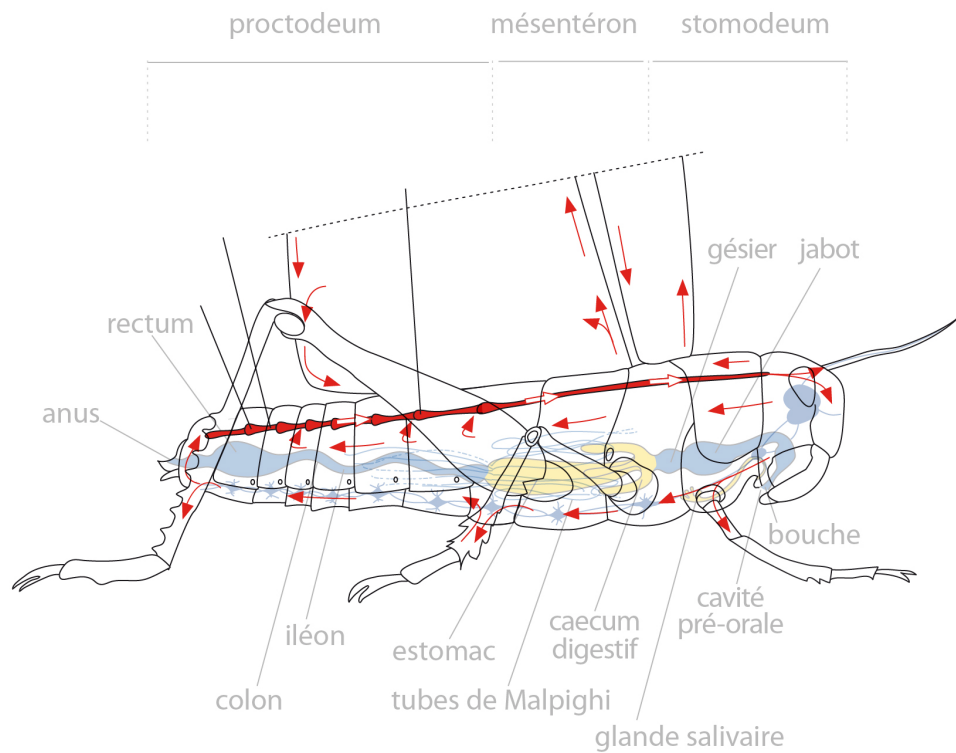
Voyons maintenant les pattes. Les trois paires sont construites sur le même plan, mais leur taille et leur orientation sont variables: la première dirige la marche, le deuxième soutient le corps, et la troisième propulse; chez le Criquet, cette dernière est extrêmement développée et permet à l'animal de sauter. Chacune d'elles comporte à la base un coxa; un trochanter fait l'articulation du coxa avec le fémur; un tibia, un tarse et un pré-tarse muni de griffes. Cet examen externe du thorax démontre bien que cette partie du corps s'est spécialisée dans la fonction de locomotion, que ce soit le vol, le saut ou la marche.

L'abdomen comporte 11 métamères (plus un telson vestigial), mais les 3 derniers chez la femelle, les 2 derniers chez le mâle, sont singulièrement réduits, si bien que la femelle paraît en posséder 8, et le mâle 9. Chaque segment abdominal est percé latéralement d'orifices respiratoires appelés stigmates. Le premier segment abdominal porte sur ses flancs des organes tympaniques sensibles aux sons.

Si la tête s'est surtout spécialisée dans les fonctions de communication et de préhension, et le thorax dans les fonctions de locomotion, l'examen externe de l'animal nous montre que l'abdomen s'est spécialisé dans les fonctions végétatives dont la reproduction. Chez la femelle, l'abdomen se prolonge par un ovipositeur, un organe solide qui lui permet d'introduire ses œufs dans le sol. Chez le mâle, des plaques génitales maintiennent la femelle pendant l'accouplement.



### 2.2.2. Examen interne



Art 3.14. Examen interne de *L. migratoria*

#### EXERCICE

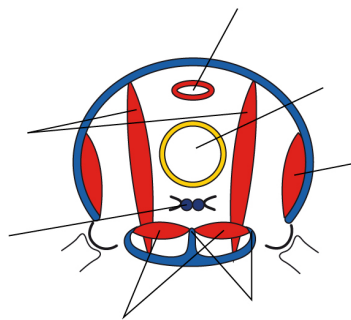
Voici un premier schéma, simplifié, de l'anatomie interne du criquet. Il situe les organes principaux. Prenez le temps de le commenter, de le comparer avec ce dont vous vous rappelez de l'Ecrevisse.

### 2.2.2.1. TÉGUMENT

L'épiderme sécrète la cuticule. Fondamentalement, la structure de la cuticule est semblable à celle de l'Ecrevisse. Avec une nouveauté cependant: des cellules glandulaires sécrètent une pellicule de cire qui recouvre toute la surface. Son épaisseur est minime, mais comme elle est rigoureusement imperméable, elle limite très efficacement la déperdition d'eau. La pellicule de cire est très fragile.

### 2.2.2.2. SYSTÈME LOCOMOTEUR

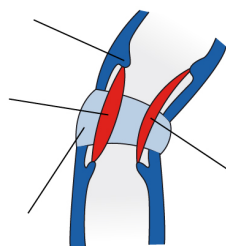
#### COUPE TRANSVERSALE



#### MOUVEMENTS MUSCULAIRES LORS DU VOL



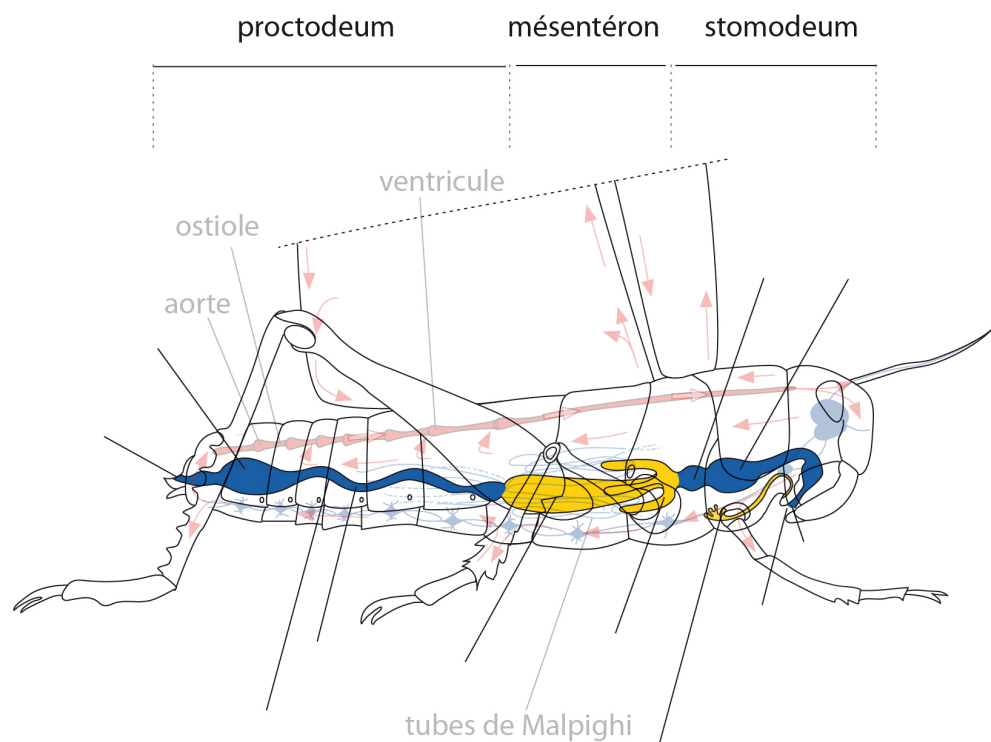
#### ARTICULATION D'UNE PATTE



Art3.21 L'organisation des muscles du criquet migrateur

Nous ne décrivons pas la musculature de l'insecte, tout entière constituée de muscles striés, y compris ceux qui entourent les viscères. Voici quelques schémas. En a: une illustration des muscles longitudinaux, dorso-ventraux et obliques dans un segment; en b: les elongations et contractions pendant le vol et la position subséquente des ailes; en c: l'articulation d'une patte. Vous êtes capables de commenter ces différents schémas.

#### 2.2.2.4. SYSTÈME DIGESTIF



Art.3.26 Coupe longitudinale montrant le système digestif du criquet migrateur

Les criquets sont phytophages: ils consomment des végétaux. Le labre pousse les aliments dans la cavité pré-orale où les maxilles les broient. Dans cette cavité, les glandes salivaires déversent des enzymes dans une solution qui sert à dissoudre les aliments et à lubrifier les pièces buccales. Enfin, les fragments de feuilles mâchés et enduits de salive pénètrent dans le tube digestif. Comme chez l'Ecrevisse, on distingue trois grandes régions le long du tube, en fonction de l'origine embryonnaire de l'épithélium, et d'ailleurs du rôle qu'elles ont: : 1) le stomodeum à revêtement ectodermique, où s'accumulent les aliments et se poursuit le malaxage, 2) le mésentéron à revêtement endodermique, où se poursuit la digestion chimique et où se réalise l'absorption, et le 3) proctodeum à revêtement ectodermique, qui a un rôle d'absorption de l'eau et des sels qui peuvent encore être utilisés par l'organisme avant l'éjection des matières fécales.

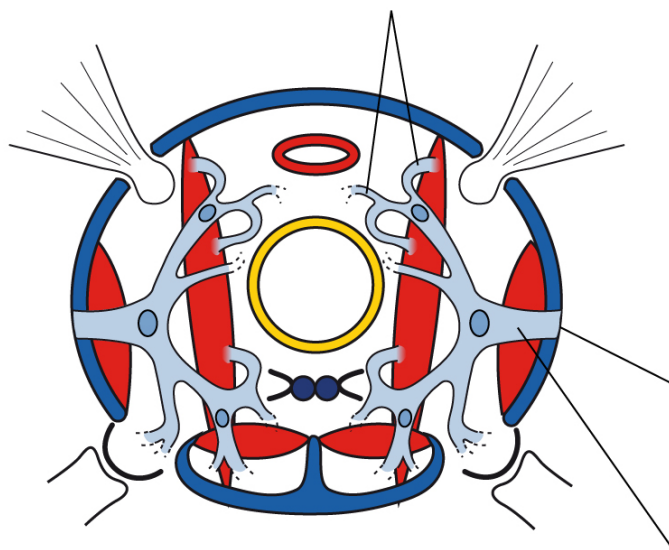
Détaillons le stomodeum. La nourriture remonte le pharynx et pénètre dans l'œsophage pour déboucher dans le jabot. C'est une poche plissée, logée dans le prothorax. Elle accumule les aliments, et les déverse progressivement dans la poche suivante: un proventricule ou gésier très musclé. L'épithélium du proventricule est armé de dents cuticulaires, qui achèvent la mastication des végétaux.

La suite du dessin indique le mésentéron. Ces végétaux réduits en bouillie très partiellement décomposée par les enzymes salivaires, entrent dans le mésentéron, site principal de production enzymatique, de digestion et d'absorption. Dès l'entrée, le mésentéron présente 6 caeca disposés en rosette. Ces évaginations augmentent beaucoup la surface intestinale, puisque chacun mesure 10 mm de long. Ils sont allongés parallèlement au tube digestif, vers l'avant et vers l'arrière. La partie postérieure du mésentéron porte d'autres tubules aveugles: ce sont les tubes de Malpighi, qui représentent le système excréteur. Les nutriments traversent la paroi digestive au niveau du mésentéron. L'hémolymph, qui circule librement dans toutes les lacunes et les espaces du corps, se charge de récupérer les nutriments, et de les distribuer aux tissus.

Le proctodeum comporte trois régions successives appelées un peu abusivement: iléon, colon et rectum, dont l'épithélium est couvert de cuticule. Le rectum est la partie la plus remarquable: à son niveau, l'épithélium épaissi possède une extraordinaire capacité de récupération de l'eau, de sels et de quelques nutriments résiduels, non encore assimilés par le mésentéron. Enfin, ce qui ne peut vraiment plus être utilisé est éjecté par l'anus.

#### 2.2.2.5. SYSTÈME RESPIRATOIRE

### COUPE TRANSVERSALE



Art 3.22 Coupe transversale illustrant l'organisation du système respiratoire du criquet migrateur.

Les insectes disposent d'une innovation majeure qui leur a permis de s'adapter à la vie terrestre : le système respiratoire est découplé du système circulatoire. Les échanges respiratoires s'opèrent avec l'air atmosphérique par des stigmates et par un système extrêmement ramifié de trachées. Les stigmates sont pourvus d'un appareillage de fermeture et de filtration, constitué de valves et de poils, qui s'oppose à la déperdition d'eau, l'entrée de poussières et de parasites. L'ouverture et la fermeture des stigmates sont contrôlées par un jeu de muscles innervés directement, et la fréquence des ouvertures est liée à la tension d'oxygène et de CO<sub>2</sub> dans l'hémolymphe. Les stigmates donnent accès aux trachées.

Les trachées sont des invaginations de l'ectoderme tapissées de cuticule. A certains endroits, les trachées se dilatent en sacs aériens, tapissés seulement d'une mince cuticule, et donc particulièrement déformables.

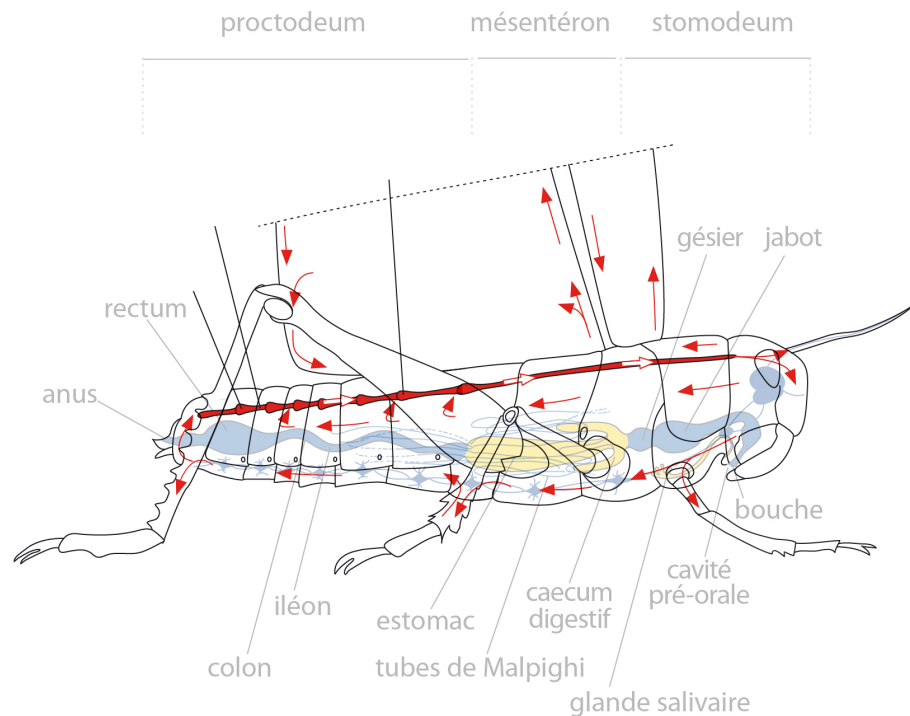
Voici un schéma récapitulatif. Nous y voyons aussi les plus petites divisions des trachées, les trachéoles qui ont un diamètre de moins d'un micron. Ces minces tubes cuticulaires se ramifient d'une trachée, puis une nouvelle fois encore à la surface des cellules dans les organes internes. La cuticule des trachéoles n'est pas évacuée à la mue comme celle des trachées; après la mue, les nouvelles trachées sont unies aux anciennes trachéoles par une sorte de colle de composition inconnue.

Dans le système trachéen, le transport des gaz se fait par diffusion le long d'un gradient de concentration, aidé par une ventilation. Cette ventilation résulte des mouvements du corps, de l'activité musculaire, qui compriment les sacs aériens. Au bout, dans les trachéoles, l'oxygène et le CO<sub>2</sub> sont échangés par diffusion simple. Une bonne partie du CO<sub>2</sub> est évacuée aussi par la surface corporelle. Au contraire des trachées, les trachéoles sont perméables à l'eau, et leur extrémité est emplie de liquide intervenant dans le transport final des gaz, qui y entrent en solution. Vous repérez ce liquide, en bleu sombre sur le dessin, au bout des trachéoles. On a pu montrer que le niveau de ce liquide augmente ou diminue en fonction de la pression osmotique des tissus voisins.

Vous pouvez vous imaginer que pendant les vols migratoires de longue durée, les mouvements sont très intenses, les rythmes de contraction et relâchement des muscles sont rapides et soutenus et les échanges gazeux très importants.

L'oxygène brûle les réserves du corps pour les transformer en énergie. Les réserves de glycogène et de graisse sont stockées dans des cellules graisseuses logées en nappes çà et là dans la cavité générale du corps. Ces réserves doivent être abondantes, si l'on songe qu'en une heure de vol, le criquet perd presque un pour cent de son poids, et qu'il peut assumer des vols de 9 heures consécutives.

## 2.2.2.6. SYSTÈME CIRCULATOIRE

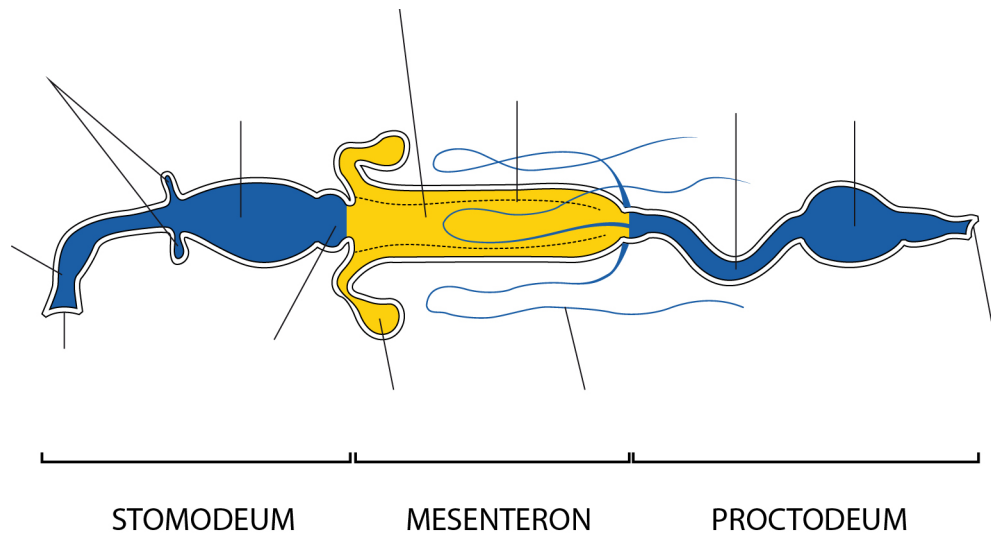


Art.3.31 vue schématique dans le système circulatoire du criquet

Chez les insectes, le système circulatoire est ouvert et simple. C'est le vaisseau dorsal qui préside à la bonne circulation de l'hémolymphe dans l'organisme; il est rattaché à la paroi du corps latéralement par des muscles. La partie postérieure de ce vaisseau montre sept dilatations, des ventricules contractiles. Chaque ventricule se situe au niveau d'un métamère et est percé de deux ostioles latérales, munies de valves. Ce vaisseau dorsal est étendu dans une cavité: le sinus péricardique, séparé du sinus péri-intestinal par un diaphragme dorsal discontinu. Lorsque le corps se contracte, l'hémolymphe est pulsée dans le sinus péricardique, elle pénètre dans le vaisseau par les ostioles. Les contractions des ventricules et de l'aorte qui les prolongent vers l'avant propulsent l'hémolymphe dans la tête, d'où elle passe à nouveau dans tout le corps, y compris dans les appendices, en suivant un trajet déterminé par d'autres diaphragmes. Contrairement à l'écrevisse, il n'y a pas d'autre vaisseau.



## 2.2.2.7. SYSTÈME EXCRÉTEUR



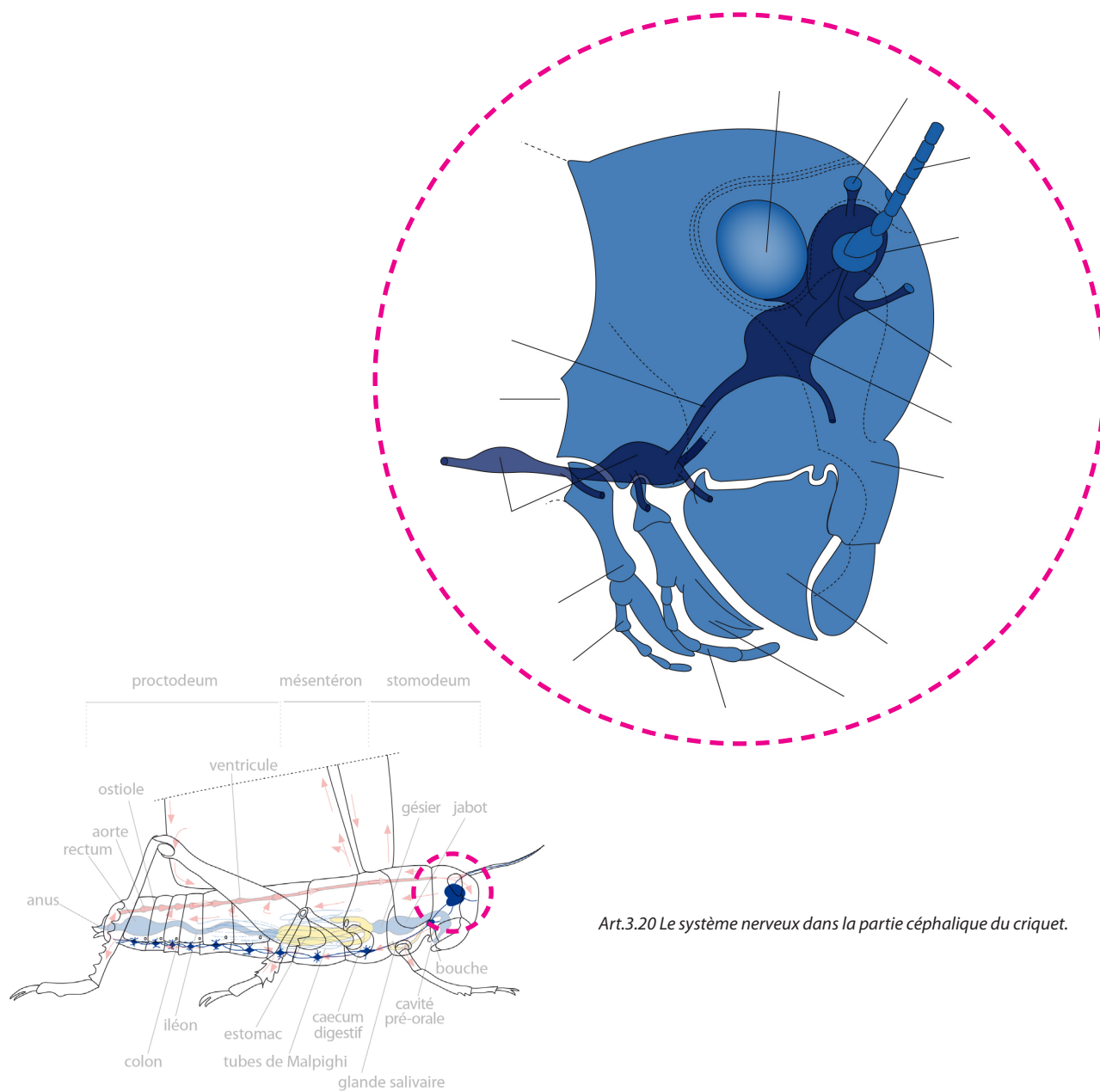
Art.3.32 Vue schématique du cycle d'absorption des nutriments

L'hémolymphe a une grande importance physiologique, puisqu'elle charrie les nutriments et les déchets du catabolisme, mais elle n'a qu'un rôle respiratoire très réduit, contrairement au sang des autres animaux que nous avons examinés. Chez le Criquet comme chez les autres Insectes, les échanges respiratoires se font directement entre les trachéoles et les cellules. Il n'y a donc généralement pas de pigments sanguins pour le transport de l'oxygène.

Dans la cavité générale du corps, l'hémolymphe chargée de déchets les déverse dans les tubes de Malpighi, insérés à la jonction mésenteron-proctodeum. Le produit terminal principal du catabolisme azoté est l'acide urique; il est prélevé par le tube de Malpighi mélangé avec de l'eau, des acides aminés, des sucres, des sels. Ces dernières substances regagnent en partie l'hémolymphe à partir des tubes de Malpighi. Elles sont symbolisées par les flèches vertes. Puis l'urine provisoire est déversée dans le proctodeum. En profitant des fortes capacités de réabsorption du rectum, l'eau, les sels, les sucres et les acides aminés regagnent l'hémolymphe. L'acide urique précipite sous forme de cristaux, évacués avec les excréments par l'anus.

Des cellules phagocytaires prélèvent aussi les débris complexes et les dégradent. On trouve aussi des phagocytes dans le tissu graisseux. Ils servent à stocker l'acide urique. Les sels en excès et d'autres substances sont déposés dans la cuticule, pour être éliminés à la prochaine mue. Mais les tubes de Malpighi sont l'«organe excréteur» défini.

### 2.2.2.7. SYSTÈME NERVEUX



Art.3.20 Le système nerveux dans la partie céphalique du criquet.

En-dehors des yeux, ocelles et organes tympaniques, les organes des sens sont essentiellement concentrés sur les appendices : chémorécepteurs, poils rigides et amincissements de la cuticule sous lesquels se dressent des prolongements sensoriels.

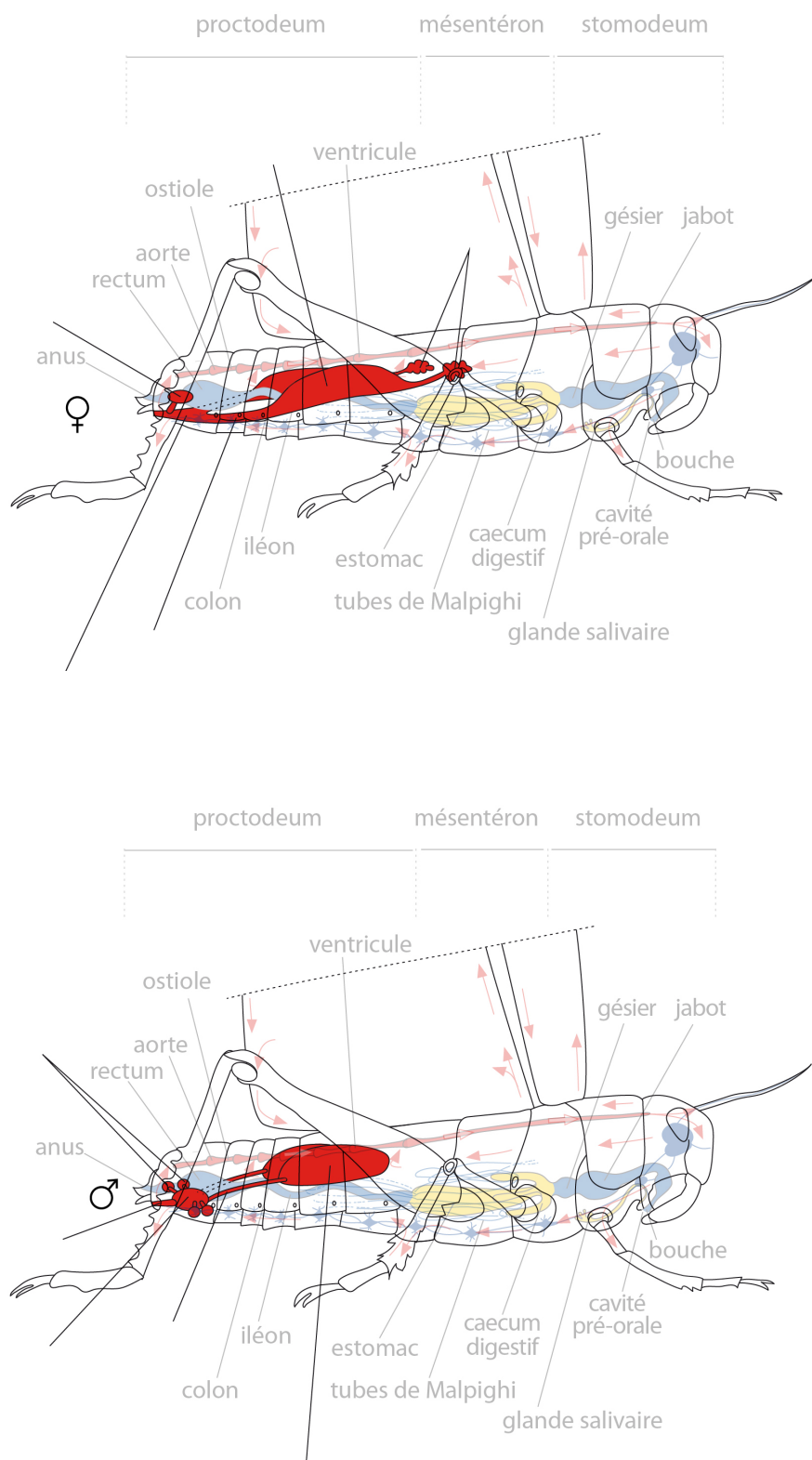
Le criquet possède deux types de photorécepteurs : les ocelles et les yeux composés. Chacune des trois ocelles du criquet est organisée un peu comme l'ommatidie d'un œil composé: elle peut donc seulement détecter des changements de l'intensité lumineuse, et même être sensible aux très faibles intensités, mais elle est incapable de former une image. Quant aux yeux composés, leur structure ressemble fort à celle décrite chez l'Ecrevisse. Le champ visuel de chaque œil est proche de 180 degrés. Le Criquet perçoit une grande variété de couleurs, mais comme chez nombre d'autres insectes, des expériences ont montré que la sélection dans le prisme est différente de la nôtre: elle est déplacée légèrement vers l'ultraviolet.

Tous ces dispositifs sensoriels sont reliés à un système nerveux, bâti sur un plan très comparable à celui que nous avons décrit chez l'Ecrevisse. Les nerfs en provenance des yeux pénètrent dans le protocerebrum, qui renferme les centres optiques. Le deutocerebrum reçoit les nerfs de la première paire d'antennes et contient leurs centres d'association. Le tritocerebrum reçoit les nerfs de la seconde paire d'antennes et innerve la bouche ainsi qu'une partie du tube digestif. Connectées à la commissure du tritocerebrum, en arrière de l'œsophage, nous trouvons la chaîne nerveuse ventrale, médiane et formée de ganglions métamériques plus ou moins fusionnés. Ces ganglions innervent notamment les appendices buccaux, thoraciques et abdominaux.

#### EXERCICE

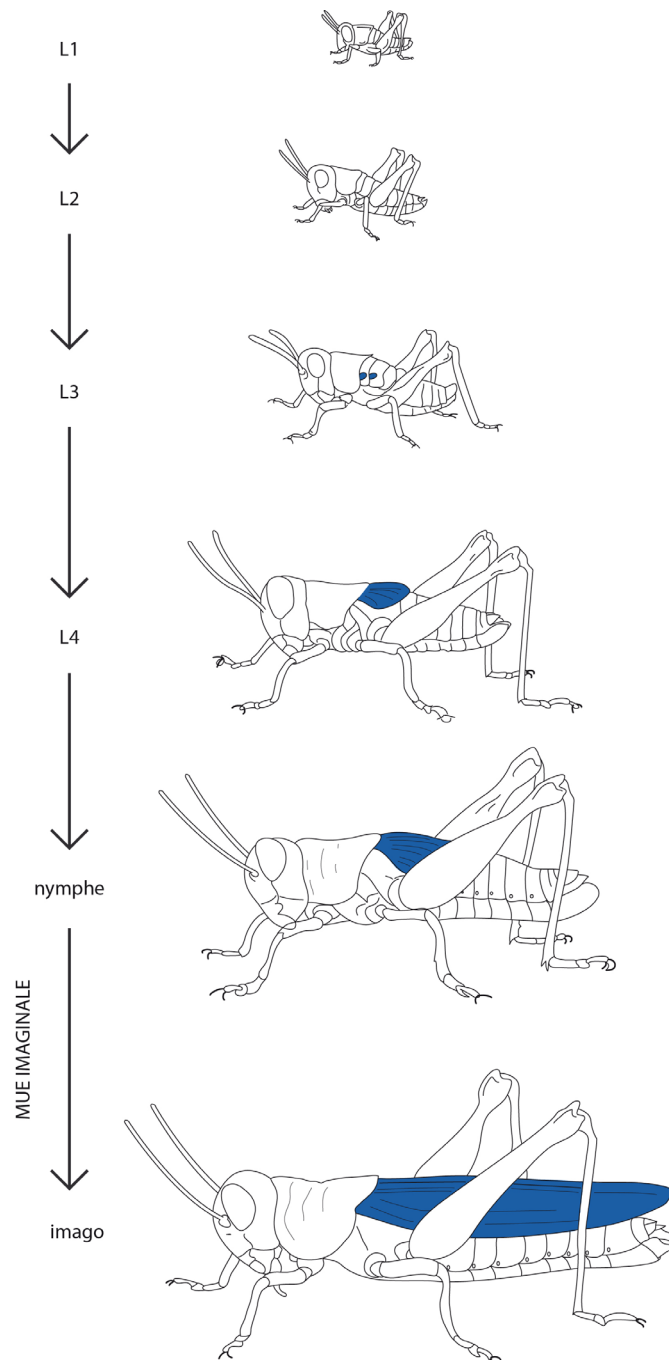
La vue joue un rôle important dans la transition entre les formes de Criquets solitaires et grégaires. Par quelles expériences tenteriez-vous pour démontrer sans ambiguïté cette affirmation? (n'oubliez pas qu'une opération traumatisante sur cette pauvre bestiole perturberait évidemment le mécanisme que vous voulez précisément démontrer).

## 2.2.2.8. SYSTÈME REPRODUCTEUR



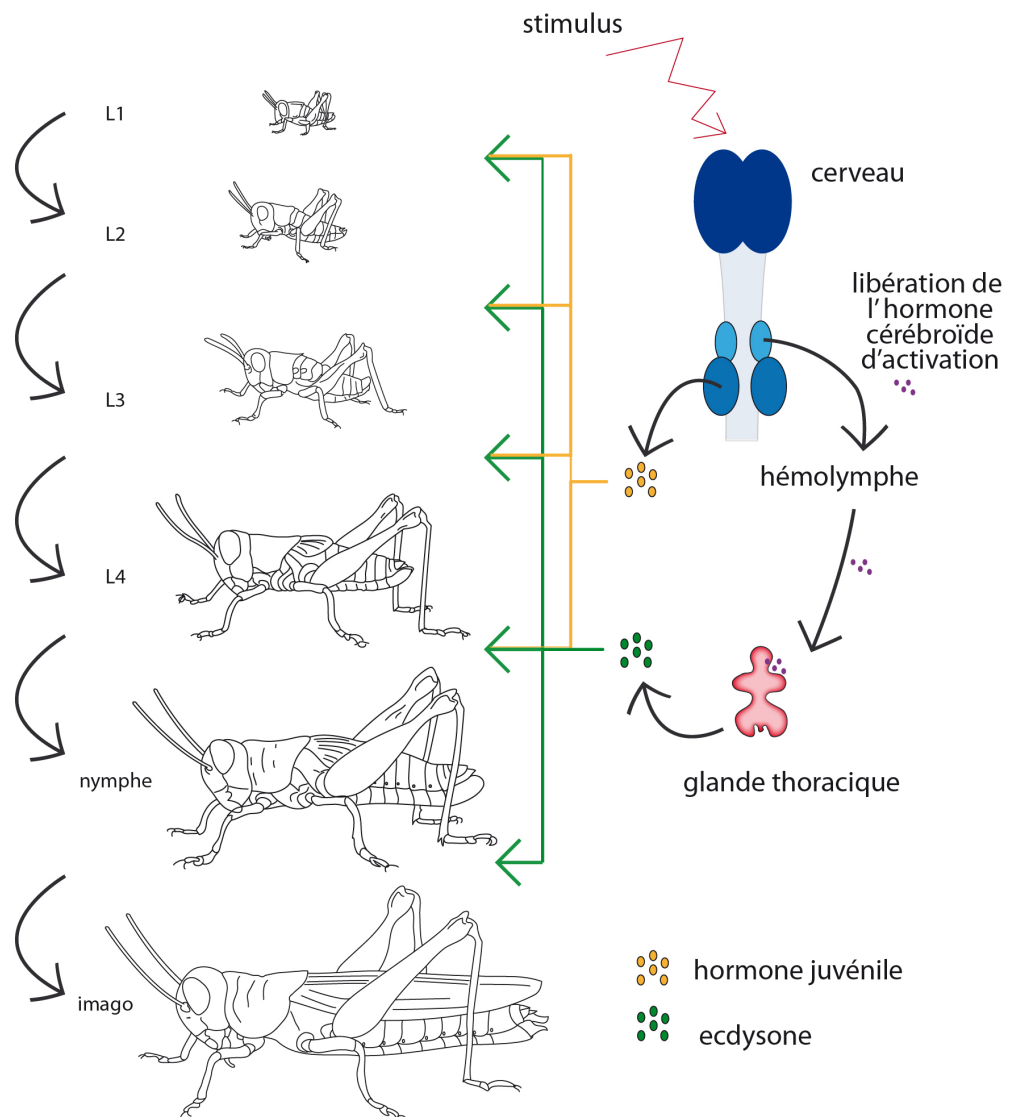
Art.3.33 Vue schématique du système reproducteur du criquet migrateur femelle (au-dessus) et mâle (en-dessous).

Lors de l'accouplement, le sperme transite par le pénis qui fait protrusion et est introduit dans l'atrium génital de la femelle. Chez la femelle, les œufs se forment dans les ovaires. A maturité, ils passent dans les oviductes. Les glandes accessoires y déversent une sécrétion, qui entoure les œufs et durcira au contact de l'air, constituant une oothèque. La fécondation survient lors de l'accouplement, ou longtemps après! Le réceptacle séminale peut stocker des réserves de spermatozoïdes, et les entretenir pour qu'ils survivent plusieurs mois.



Art.3.35 Développement par mue chez le criquet migrateur

La nymphe grandit par mues successives. Au cours de la croissance et des mues qui lui sont associées, l'animal acquiert de nouvelles structures qui le font ressembler de plus en plus à l'adulte. Par exemple, vous voyez sur ce schéma à quel moment les ailes apparaissent. De même le système génital n'arrivera à maturité fonctionnelle qu'au moment de la dernière mue. On appelle «nymph» l'individu dans sa phase de développement et «imago» la forme adulte de l'insecte parfait. Chaque mue est nommée «mue nymphale» sauf la dernière dite «mue imaginale» parce qu'elle produit l'imago. Ce développement peut durer de 30 jours plusieurs mois en fonction de la température. Les criquets font partie du groupe des Hétérométabole car la première larve ressemble déjà à l'adulte. Contrairement aux papillons appartiennent aux Holométaboles et où le dernier stade larvaire subit une métamorphose complexe pour se transformer de chenille en papillon.



Art.3.3 Régulation hormonale de la métamorphose.



Après intégration des stimuli externes et internes dans le cerveau, l'information est transmise à certains groupes de neurones neurosécréteurs qui élaborent des hormones et les véhiculent le long des axones vers des organes de stockage appliqués à la surface du cerveau: les corpora cardiaca. Libérées dans l'hémolymph, ces neurosécrétions vont stimuler les glandes thoraciques, qui à leur tour secrètent l'hormone de mue: l'ecdysone.

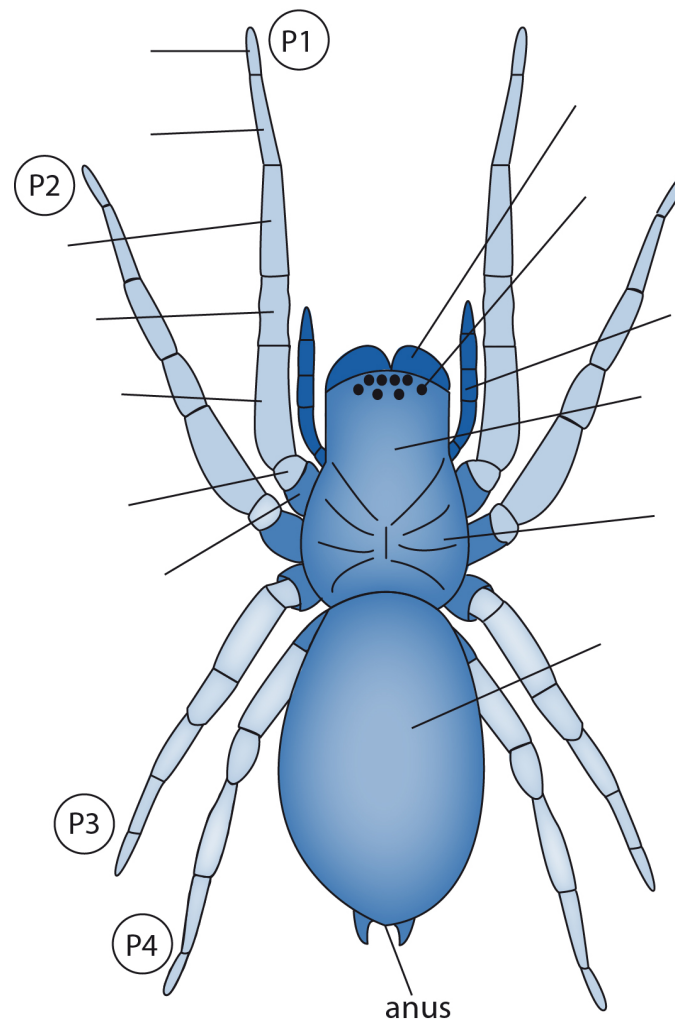
L'ecdysone est libérée dans l'hémolymph, elle parvient aux tissus et y stimule la croissance et la mue.

Mais pendant les stades nymphaux, une autre neurosécrétion stockée dans les corpora cardiaca excite les corpora allata voisins. En réaction, ceux-ci sécrètent l'hormone juvénile, qui agira aussi sur les tissus. Comme son nom l'indique, l'hormone juvénile est responsable du maintien des caractères jeunes.

C'est donc surtout le jeu de deux hormones: ecdysone et hormone juvénile qui règle le développement de l'insecte. Si les deux hormones sont en concentration suffisante, le résultat sera une mue nymphale. Si l'hormone juvénile n'est plus guère sécrétée, la mue sera imaginale. Et enfin, chez l'imago, les glandes thoraciques sécrétrices d'ecdysone dégénèrent: il n'y aura donc plus de mue, l'animal a son squelette définitif.

### 2.3. L'EPEIRE DIADÈME *EPEIRA DIADEMATA* (CHÉLICÉRATE)

#### FACE ANTÉRIEURE



#### FACE POSTÉRIEURE

art 4.1. *Epeire diadème sur sa toile*

Le dernier exemple d'Euarthropode que nous étudierons donc en profondeur, ce sera une Araignée très commune en Europe: l'Epeire diadème ou *Epeira diademata*.

**EXERCICE**

En examinant cette image, quelles différences majeures lui trouvez-vous par rapport au Criquet et à l'Ecrevisse? Prenez un peu de temps pour réfléchir et noter vos observations.

### 2.3.1. Examen externe

Le corps de l'araignée diadème apparaît composé de deux parties bien distinctes: une petite et l'autre beaucoup plus grande; la petite est le céphalothorax sur lequel s'articulent les pattes; l'abdomen est dépourvu d'appendices locomoteurs. Le céphalothorax porte les yeux et 6 paires d'appendices.

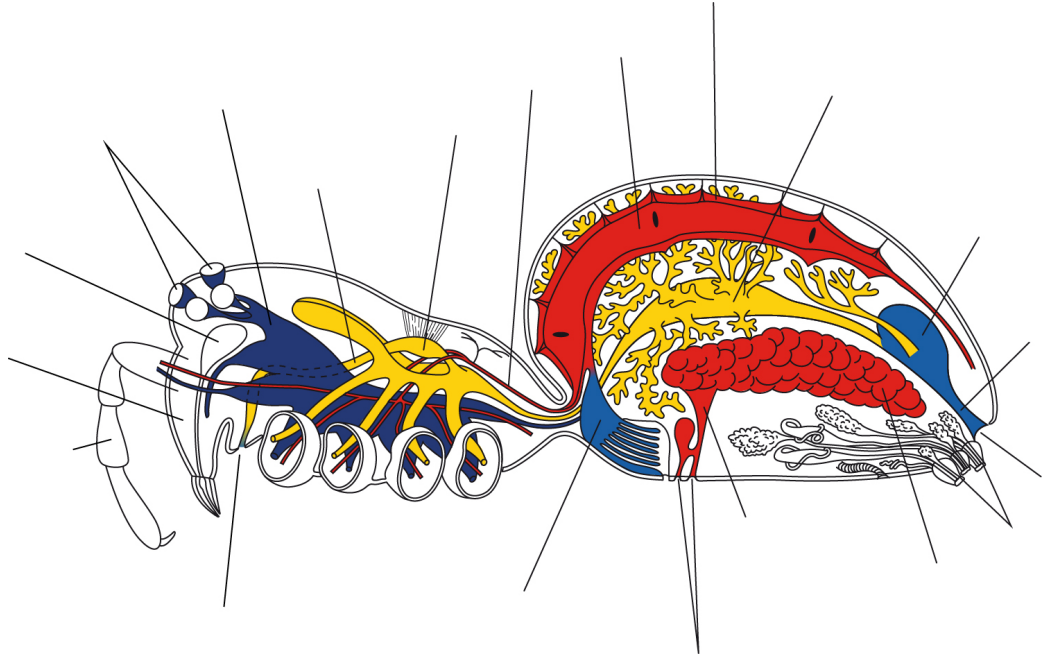
La bouche ventrale est encadrée de 2 paires d'appendices, les chélicères et les pédipalpes. Les chélicères sont les pièces buccales typiques des Araignées. Quand l'araignée attaque une proie prise au piège de sa toile, elle ouvre ses crochets, écarte au maximum ses chélicères l'une de l'autre, puis elle les resserre dans le corps de sa victime et lui injecte une dose de poison qui la paralyse aussitôt.

Les pédipalpes situés en arrière des chélicères sont sensibles au toucher et garnis de chémorécepteurs. Ils remplissent le rôle joué par les antennes chez les Insectes. Chez l'araignée mâle, ces palpes sont modifiés en organe copulateur.

Les pattes locomotrices, au nombre de 4 paires, comptent les 6 articles décrits chez la Locuste, plus une pièce intermédiaire. Enumérons: le coxa, le trochanter, le fémur, puis la patelle qui est cette pièce intermédiaire, et enfin, le tibia, le tarse et le prétarse muni de griffes.

Au niveau de l'abdomen, deux stigmates respiratoires s'ouvrent à la partie antérieure, et très près de ceux-ci l'orifice génital. Juste en avant de l'anús terminal, vous voyez 6 filières disposées en rosace. Ces excroissances sont mobiles et l'araignée les utilise avec dextérité lorsqu'elle construit sa toile. La soie contient de la kératine et est sécrétée par de nombreuses glandes dont les canaux débouchent au sommet des filières.

### 2.3.2. Examen interne



Art 4.8 Coupe longitudinale dans une épeire diadème

Voyons d'abord le système digestif. La nourriture liquéfiée est pompée, aspirée par l'œsophage, le pharynx et l'estomac, puis passe dans le mésentéron absorbant. Le mésentéron prend énormément de place avec tous ses diverticules qui s'allongent jusque dans les pattes et emplissent une bonne partie de l'abdomen. Le proctodeum conduit les détritux à l'anus.

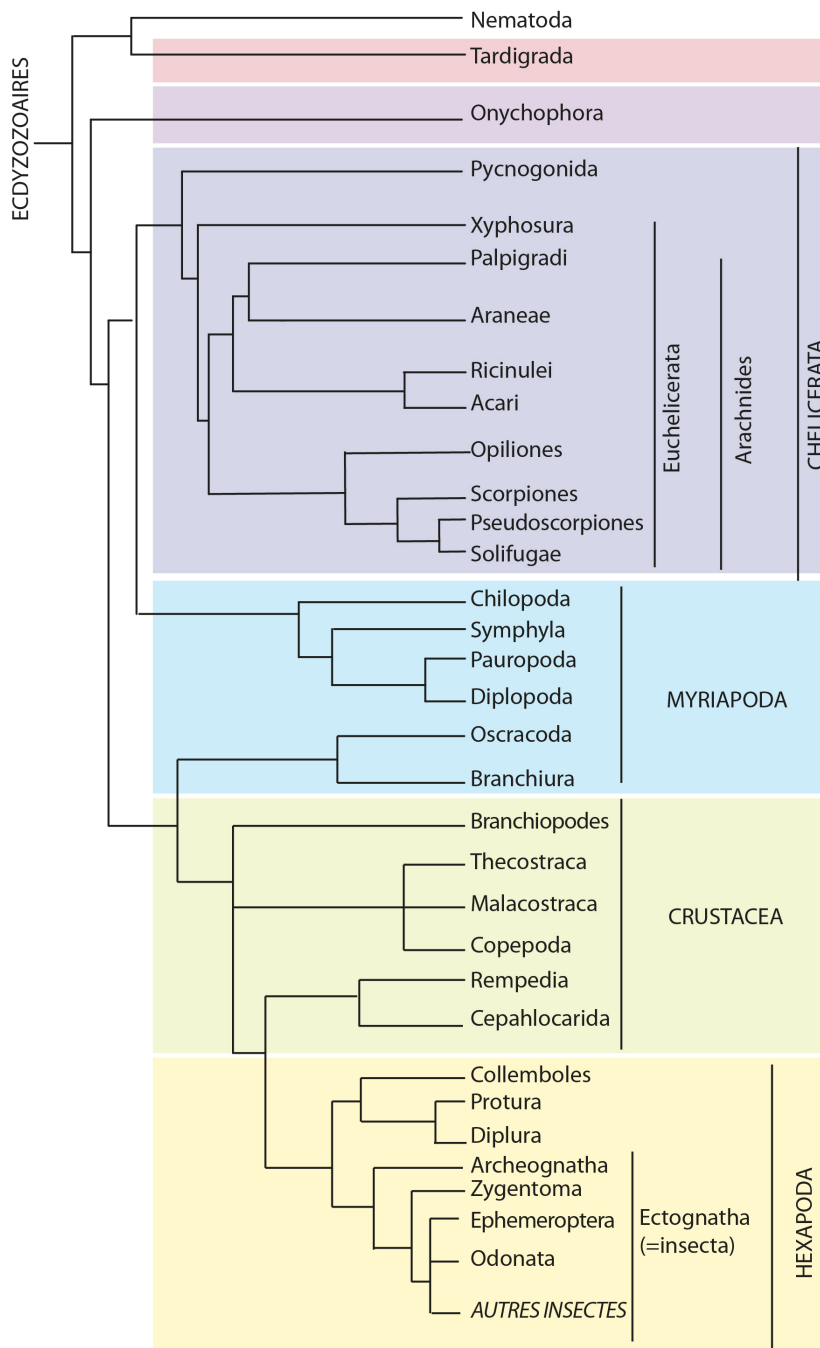
L'air pénétrant par les stigmates parvient dans deux invaginations ectodermiques renforcées de cuticule et disposées en lamelles: ce sont les poumons feuilletés. Entre les lamelles emplies d'air circule l'hémolymphe qui s'oxygène, largue son CO<sub>2</sub> et retourne dans la cavité péricardique entourant le cœur dorsal, percé d'ostioles.

Il vous reste encore à localiser le système génital, et l'appareil excréteur: deux tubes de Malpighi raccordés à la jonction mésentéron-proctodeum.

Enfin, le système nerveux en bleu, est hyperconcentré dans le céphalothorax: un gros cerveau antérieur, relié à une masse ventrale de ganglions fusionnés par deux commissures autour du pharynx.

Voilà, ce fut bref pour l'Araignée, mais vous disposez maintenant d'un représentant des trois lignées principales d'Euarthropodes, que vous pouvez comparer à loisir. Maintenant, nous allons aborder l'évolution et la fantastique adaptabilité de ce phylum.

### 3. Diversité et relation entre les Groupes



Art. 5.6. Arbre phylogénétique montrant la diversité et les relations évolutives entre Arthropodes

Les clades majeurs et la diversité qu'ils contiennent sont décrits dans le cours en ligne, pour votre information. seules quelques espèces emblématiques et étudiées par des équipes de recherche à l'UCL vous sont rapidement présentées.



Art5.24 L'acarien *Tetranychus urticae* (photo de Gilles san Martin).

Les Acariens constituent une classe très importante pour l'Homme, du point de vue économique et de la santé. Les Acariens ont une distribution extrêmement large et ont colonisé tous les milieux y compris les milieux marins et d'eau douce. Ils sont présents aussi bien dans les sources chaudes que dans des eaux à pH 9.6. On les retrouve aussi bien en Régions tempérées ou Tropicales qu'en Antarctique où ils supportent des températures de l'ordre de  $-60^{\circ}\text{C}$  ou dans le désert de Namibie à  $+50^{\circ}\text{C}$ .

*Tetranychus urticae*, de la famille des Tetranychidae, sont à peine visibles à l'œil nu. Adultes, ils atteignent seulement 600 microns. Les Tétranyques sont posés sur une feuille de haricot et ils ont planté leurs chélicères dans les cellules de l'épiderme dont ils se nourrissent. Les espèces appartenant à ce groupe s'attaquent aux principales plantes cultivées sur terre. En raison de la rapidité de la croissance de leurs populations, ils provoquent des dégâts considérables qui se traduisent en pertes économiques.



Art 5.25 l'acarien *Phytoseiulus persimilis*

Ils ont leurs propres prédateurs, les Acariens de l'Ordre des Gamasides couramment utilisés en lutte biologique et dont certains sont produits industriellement et vendus sous marque déposée comme *Phytoseiulus persimilis* représenté sur cette photo.





Art 5.26 L'acarien des poussières (photo de Gilles San Martin)

Certains Acariens apprécient beaucoup notre compagnie; on les trouve dans nos poussières domestiques, dans nos matelas. Ils sont responsables de pas mal d'allergies. Voici un exemple d'Acariens des poussières.



Art 5.27 La tique *Ixodes uriae*

Beaucoup sont parasites de l'Homme et de ses animaux domestiques. En voici un très commun: une tique de la Famille de Ixodidae. Ces animaux se nourrissent de sang de Vertébrés, car la femelle a besoin de sang pour assurer le développement de ses œufs. On la voit ici dans les poils de son hôte; elle est difficilement reconnaissable. L'abdomen s'est gonflé de sang comme une outre. En passant d'un individu à l'autre, les Tiques peuvent transmettre divers organismes pathogènes.



Art 5.49 Diversité des hexapodes

Parmi les hexapodes, dont un nombre étonnant d'espèces d'Insectes est décrit: plus de 830.000 et peut-être 5, 10 ou 50 fois plus d'espèces à découvrir et à décrire encore. Ce groupe connaît un succès énorme, mais bien que l'on puisse citer divers caractères de leur organisation dont l'efficacité est évidente, il est délicat de mettre le doigt sur la caractéristique particulière à laquelle on puisse attribuer cette réussite remarquable. Leur plasticité évolutive entre sans doute en jeu: les Insectes proposent une variété de structures des plus étonnantes, qui montre autant d'adaptation à des milieux, des conditions de vie et des régimes alimentaires les plus variés. Les entomologistes distinguent deux douzaines d'Ordres actuels d'Insectes, plus une autre douzaine d'Ordres fossiles, à présent éteints. Nous n'entrerons pas dans les détails concernant tous ces Ordres.

Les ailes sont bien entendu une caractéristique majeure des Insectes. Mais tous les Insectes ne sont pas ailés. Un groupe primitif aptère constitue les Aptérygotes qui regroupe notamment les Thysanoures et les Collembolés.





Art 5.52 Les papillons africain *Bicyclus anynana* (à gauche) et européen *Pararge aegeria* (à droite) (Lépidoptère)

L'apparition des ailes chez les insectes est une innovation dont on découvre la première trace chez des fossiles qui datent d'il y a 325 millions d'années. Les insectes ailés constituent le groupe des Ptérygotes.

Le mécanisme évolutif qui a permis cette innovation n'est pas encore bien compris. Au cours de l'évolution, l'apparition des ailes s'est faite en plusieurs étapes. Les premiers fossiles Aptérygotes datent du Silurien. Les premiers Paléoptères sont apparus plus tard au Carbonifère, il y a –325 millions d'années. *Delitzschala bitterfeldensis*, découvert en 1996 en Allemagne, en est le plus ancien représentant connu. Les Libellules (ici en photo) et les Ephémères en sont des représentants actuels. Chez les Néoptères, plus récent, le mécanisme est perfectionné par l'ajout d'une articulation permettant la flexion des ailes le long du corps. C'est le cas par exemple chez la Locuste. Néanmoins, la question reste d'actualité car une aile fonctionnelle ne peut pas apparaître d'un coup par le résultat d'une seule mutation. Plusieurs hypothèses sont donc avancées. La première suppose qu'à l'origine, des petites expansions latérales du tergite, sur les segments thoraciques, auraient aidé l'Insecte à ne pas se retourner, ne pas tourbillonner quand il sautait. Puis ces petites plaques auraient grandi, lui permettant de sauter plus loin, en vol plané. Enfin, des articulations seraient apparues, assurant ainsi un vol battu, avec les ailes en mouvement. Une autre hypothèse donne comme fonction de départ de ces premières expansions un rôle de régulation thermique qui plus tard aurait évolué vers le vol. Les papillons actuels étalent encore largement leurs ailes au soleil afin que leur corps puisse atteindre plus rapidement une température permettant l'activité.

Puisque les ailes sont des évaginations du tégument, elles sont constituées de deux feuillets de cuticule. Le long d'une nervure, les deux cuticules sont épaissies, et séparées par une trachée; donc, on obtient une lumière tubulaire et de part et d'autre, deux renforcements cuticulaires; ainsi les nervures constituent un renfort squelettique efficace. Les nervures de l'aile s'ouvrent dans l'hémocoel, et sont emplies d'hémolymphe (c'est elle qui fait s'épanouir les ailes après la mue, en emplissant progressivement les nervures).

Si nous cherchons à retracer l'histoire évolutive des Insectes ailés, et par la même occasion à rendre compte de leur diversité actuelle, nous pouvons raisonnablement les classer en quatre groupes importants, allant des formes primitives aux plus évoluées. On se base sur des particularités de leur biologie, et aussi justement sur la structure des ailes, capables ou non de se replier sur l'abdomen et plus ou moins riches en nervures. Les Insectes Ptérygotes les plus primitifs possèdent des nervures disposées en réseau. Plus tard, on observera une tendance généralisée à la réduction de ce réseau en quelques grosses nervures longitudinales, reliées par des transversales.

## 4. Origine et évolution

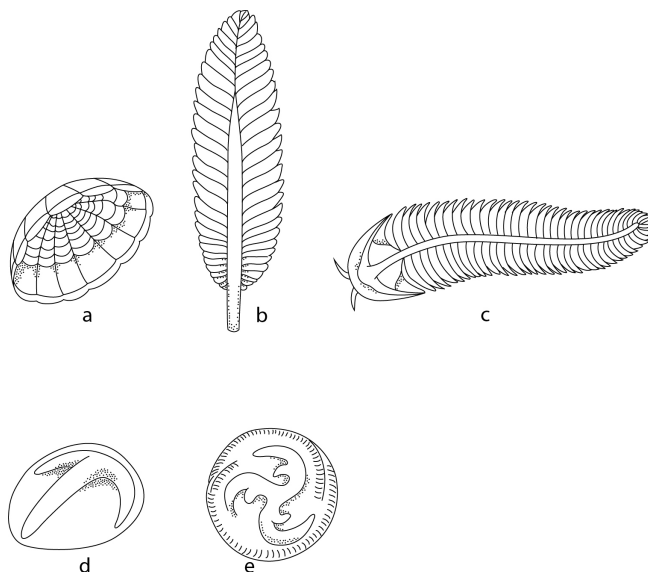
### Trois questions qui nous préoccupent :

1. Quelle est l'origine évolutive des Panarthropodes?
2. Quelle est la diversité existante au sein des Panarthropodes?
3. Quelles sont les relations de parenté entre les Panarthropodes et les autres groupes étudiés ?

*Art 5.1 Rappel des principales questions concernant l'origine, l'évolution et la diversification des Métazoaires.*

C'est dans le phylum des Panarthropodes que l'on trouve la majorité des espèces vivantes sur terre. Près d'un million d'espèces ont été décrites au sein de ce groupe, ce qui représente plus de 85 % de toutes les espèces connues. Il y en aurait bien plus encore à découvrir puisque l'on estime le nombre d'espèces de Panarthropodes est situé dans une fourchette de 5 à 50 millions. Ils ont conquis pratiquement tous les habitats: marin, dulçaquicole et terrestre; ils sont sans doute les organismes qui ont eu le plus de succès sur Terre.

Vu leur abondance et la diversité des formes la systématique des Panarthropodes est complexe, il ne nous sera pas possible de décrire tous les groupes. Par contre, nous allons tenter de répondre à nos trois questions de base et nous allons donner une vision la plus synthétique possible de ce que l'on connaît de leur positionnement phylogénétique actuel.



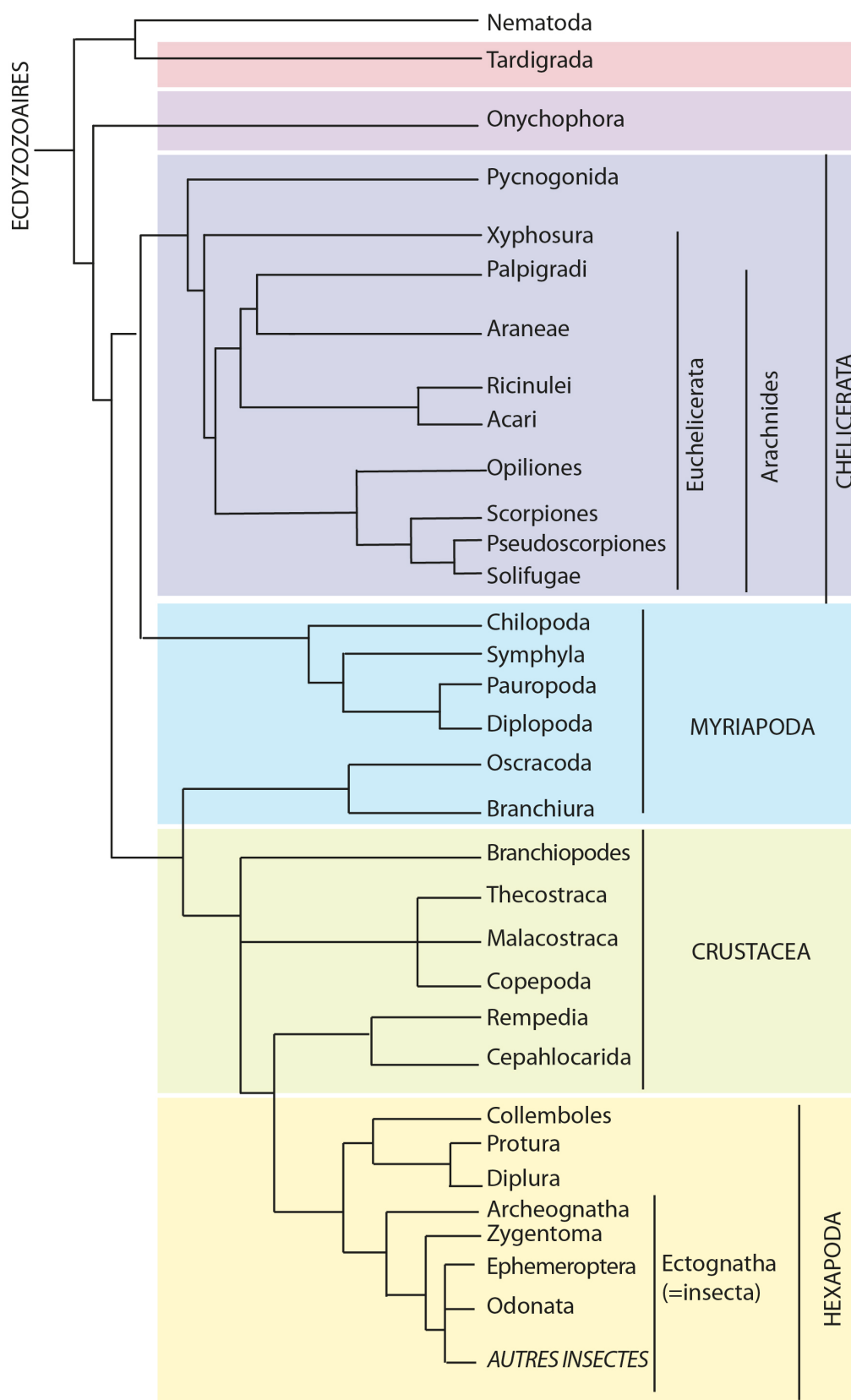
*Art 5.2 Diversité des invertébrés fossiles trouvés dans les schistes de Burgess. « C » est un arthropode primitif vraisemblablement.*

#### 4.1. ORIGINE ÉVOLUTIVE DES ARTHROPODES

Les gisements fossiles du schiste de Burgess en Colombie Britannique, de Chengjiang du sud de la Chine et de Sirius Passet dans le nord du Groenland offrent des informations sur l'évolution des Paléarthropodes. Les premiers Arthropodes incontestables apparaissent au Cambrien inférieur, à -570 millions d'années environ, au début de l'ère primaire.

Les découvertes du schiste de Burgess en Colombie Britannique montrent qu'il y a 540 millions d'années, les formes d'Arthropodes foisonnent et sont déjà étonnamment complexes et spécialisées. C'est ce que l'on appelle l'explosion du Cambrien, c'est-à-dire une diversification surprenante des formes de vie qui s'est déroulée sur un laps de temps relativement court par rapport au temps géologique. Cette diversité des plans fondamentaux d'organisation du vivant s'appelle : la disparité. Peut-être est-ce le résultat de l'absence de compétition qui devait exister avant que toutes les niches écologiques des mers du Cambrien ne soient occupées? A ce moment, toute forme nouvelle avait une chance de se maintenir. D'autres hypothèses ont également été émises.

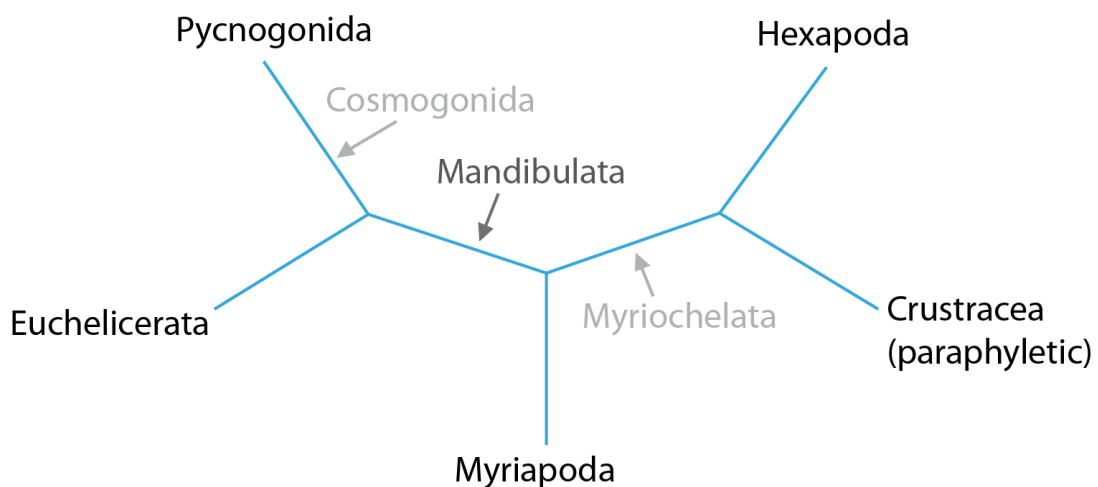
La plupart de ces premiers Arthropodes se sont rapidement éteints, sans doute parce que les animaux les moins bien adaptés ont été remplacés par d'autres mieux adaptés, sans doute aussi parce que certains ont été moins «chanceux»; ainsi, le nombre de morphologies de base, fondamentalement différentes, a-t-il progressivement diminué. Au cours de l'évolution, on assiste donc à une diminution de la disparité et à une augmentation de la diversité au sein des plans d'organisation qui se sont maintenus. Il semble que le groupe souche des Arthropodes pourrait être celui des Anomalocarididea (avec les fossiles de Anomalocaris et Hurdia) et celui des Opabinia qui disposent déjà d'yeux à facette et pédonculés mais pas encore d'un exosquelette sclérifié. Néanmoins, les relations phylogénétiques au sein des groupes fossiles restent particulièrement difficiles à établir. Au Cambrien, deux groupes de fossiles sont déjà clairement morphologiquement distincts: les Crustacés et les Trilobites.



Art 5.4 Arbre phylogénétique montrant la diversité et les relations évolutives entre Arthropodes



Sur base du séquençage de l'ARN ribosomique 18S, on a pu montrer pour la première fois que les Arthropodes se rapprochent des Nématodes et d'autres animaux caractérisés l'existence d'au moins une mue (Ecdysis) au cours du développement. Cette nouvelle façon de voir les relations phylogénétiques sera ensuite confirmée par d'autres études moléculaires sur d'autres marqueurs moléculaires. Au sein des Ecdyzozoaires (les animaux qui muent), les Arthropodes appartiennent à un groupe plus large nommé Panarthropodes qui regroupe les Onychophores, les Tardigrades et les Euarthropodes. Ces groupes ont tous la caractéristique de disposer d'appendices pairs segmentés et placés ventro-latéralement sur chaque segment. Cette caractéristique commune plaide donc en faveur d'un ancêtre commun pour ces groupes, même si les relations exactes de parentés entre les trois clades restent mal définies.



Art 5.5. L'arbre phylogénétique, non enraciné, des Panarthropodes

Au sein des Euarthropodes, la plupart des auteurs sont maintenant d'accord sur la monophylie des espèces possédant des mandibules et rassemblées dans le groupe des Mandibulates, alors que les espèces possédant des chélicères forment le clade des Chélicérates. Les Myriapodes sont également considérés comme un groupe monophylétique que cela soit sur le plan des analyses moléculaires ou sur le plan morphologique. Les relations exactes entre les différents groupes restent difficiles à ancrer comme le montre l'arbre phylogénétique non enraciné.