

La respiration chez les Arthropodes.

La respiration est l'étude des *mécanismes et des structures grâce auxquelles l'oxygène est capté*. Les arthropodes ont colonisé tous les milieux (aquatiques et terrestres). Il faut donc considérer *deux situations différentes*. Les animaux vont prélever de l'oxygène *soit sous forme dissoute dans l'eau, soit sous forme gazeuse dans l'air*. Il existe deux problèmes fondamentaux :

- Problème pour les animaux vivant dans les *zones de balancement de marées* (crabes)
- Retour au *milieu aquatique sur une partie du cycle de développement* (larve aquatique et adulte terrestre).

I\ Les arthropodes aquatiques stricts.

Dans l'eau, l'oxygène est présent sous forme dissoute. Il provient d'une part de la *production par des autotrophes* et d'autre part, de la *diffusion depuis la surface*. Ce gaz est présent en *faible concentration*. Les structures les plus efficaces pour capter l'oxygène sont les **branchies**. Ce sont toujours des *expansions du tégument très fines*, dont le but est d'augmenter la surface d'échange avec le milieu extérieur.

Même chez les arthropodes, des branchies devront toujours répondre à trois exigences :

- La *surface d'échange doit être rapport avec la consommation d'oxygène*.
- La barrière entre le milieu intérieur et le milieu extérieur doit être amincie → *épithélium branchial mince*.
- L'animal doit mettre en œuvre une *convection externe* : la **ventilation**. Il y a création de *mouvements d'eau continus autour des branchies*. Il doit aussi y avoir une **circulation sanguine** qui permet le *transport de l'oxygène*.

→ Ces problèmes sont résolus par les crustacés : ce sont des arthropodes à respiration branchiale.

A\ Les crustacés : organes et mécanismes respiratoires.

L'**exosquelette** forme une *barrière à la diffusion des gaz*, sauf chez les formes de petite taille comme le zooplancton où la cuticule est très mince et permet des échanges à son travers.

L'*épiderme ne porte pas de cils*. La ventilation branchiale ne peut pas être réalisée par des courants ciliaires typiques des invertébrés.

On constate une **augmentation des surfaces spécialisées** (branchies) qui vont progressivement *devenir internes* avec pour étape ultime, la **cavité branchiale des décapodes**. Les **branchéostèges** sont des *expansions latérales de la carapace*. La ventilation est assurée par le *jeu d'appendices spécialisés ou non*.

On distingue trois types de respiration.

1\ La respiration palléale.

Ce type de respiration est rencontré chez les **crustacés primitifs** (Ostracodes) et chez les **formes fixées** (*Cirripèdes*). Le corps est enfermé dans la cavité délimitée par un *repli tégumentaire latérale* qui va former un *manteau comparable à celui des mollusques*.

L'hématose (oxygénation du sang) se fait directement au travers de la face interne du manteau. Ce dernier prend le rôle de branchie.

Chez les *cirripèdes*, la ventilation est assurée par les *mouvements de va et vient thoraciques liés à la prise de nourriture (activité trophique)*.

Chez les *ostracodes*, la *face interne de la carapace* qui joue le rôle de *branchie* (elle est mince et vascularisée). La **ventilation** est assurée par l'**exopodite** (ou lame branchiale) de la **Mx1**.

2\ La respiration appendiculaire.

Ce type de respiration est trouvé chez les **crustacés branchiopodes** dits « phyllopoques » (ex : *Artenia*).

Les *branchies* sont localisées au niveau des *appareils locomoteurs*, ce qui permet à la fois la *ventilation* et l'*extraction de l'oxygène* (plus locomotion et nutrition).

C'est un dispositif qui **ne permet pas la marche benthique** vu que les *surfaces branchiales* sont *vulnérables*. Ce sont donc des **formes nageuses**.

3\ La respiration branchiale.

Cette respiration fait intervenir l'**apparition de courants ventilatoires** propres aux *branchies* et à la *cavité branchiale*.

Les *branchies les plus simples* sont observées chez les *amphipodes*. Ce sont simplement des *différenciations des épipodites* et elles ne bénéficient d'*aucune protection*. La ventilation est assurée par le *mouvement des appendices* eux-mêmes.

Chez les *malacostracés*, on trouve de **véritables branchies distinctes des appendices locomoteurs**. Elles y restent quand même associées par le fonctionnement. Les branchies sont protégées par un *repli du tégument*: le **branchiostège**. Ce dernier va former une *cavité branchiale* qui est soustraite aux courants. La ventilation sera assurée par les *épipodites* et les *exopodites des appendices antérieurs*.

Le dispositif le plus complexe est présent chez les *décapodes*.

B\ L'appareil respiratoire des décapodes.

1\ Les branchies.

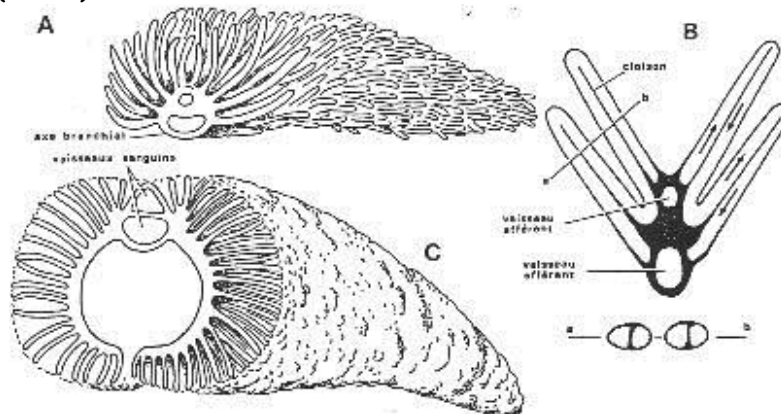
Les *branchies* sont directement associées aux *péréiopodes* et peuvent s'insérer à trois niveaux différents :

- sur le *coxa* (article basal) : on parle de **podobranchies** ;
- sur une *membrane articulaire*, entre l'appendice et le corps : ce sont les **arthrobranchies** ;
- sur un *pleurite* : ce sont des **pleurobranchies**.

Chaque branchie possède un *axe vasculaire* (le **raphé**) qui porte un *ensemble de ramifications* constituant une surface d'échanges. Sur le *bord interne*, on trouve des *vaisseaux efférents* alors que sur le *bord externe*, on a des *vaisseaux afférents*.

Le sang est collecté dans le corps par un *sinus ventral* puis, amené aux branchies. A la sortie de ces dernières, le *sang oxygéné* passe dans la *cavité péricardique*.

Il existe deux types morphologiques de branchies : les *trichobranchies* (Homard) et les *phyllobranchies* (Crabe).



Pour les **trichobranchies**, les ramifications sont des *filaments disposés de part et d'autre du raphé*: « **brosse** ». Chaque filament est divisé par une *cloison axiale*, déterminant le trajet en « U » du flux sanguin dans les filaments.

Pour les **phyllobranchies**, le *raphé est aplati et porte latéralement des lamelles disposées par paire symétrique*. Les deux épithéliums de chaque lamelle sont écartés par des faisceaux de fibres conjonctives.

2\ La cavité branchiale et la ventilation.

La disposition des branchies délimite deux compartiments : le *compartiment situé entre la face interne des branchies et le pleurite* est le **compartiment hypobranchial**, *afférent*. Le *compartiment entre la face externe et le bronchiostège* forme le **compartiment épibranchial** qui est *efférent*.

L'eau *entre dans le compartiment hypobranchial en passant entre les bases des péréiopodes*. Elle *traverse les filaments et les lamelles* des branchies et se retrouve dans le *compartiment épibranchial* avant d'être *évacuée*.

Ces *mouvements de circulation* sont entretenus par les *battements de l'exopodite du maxille 2* (le **scaphognathite**). Ce dernier est également *capable d'inverser brièvement son sens de battement* et provoquant ainsi le **nettoyage de la cavité branchiale**. La *fréquence des battements* est fonction de la concentration en O_2 .

II\ La vie de la zone de balancement des marées.

Ces *variations de marée soumettent des organismes à des exondations*. Là, ces animaux ont deux solutions :

- **Résister à l'anoxie** et se placer en **anaérobiose**.
- Développer des **structures spécialisées** leur permettant de *consommer l' O_2 de l'air*.

→ On retrouve ce dernier cas chez des décapodes comme le crabe qui présentent un appareil respiratoire permettant la consommation d'O₂ dissout ou gazeux.

Cet appareil respiratoire présente trois étapes évolutives : respiration branchiale → respiration tégumentaire → respiration pulmonaire.

A\ La respiration branchiale.

Quand les animaux sont exondés, ils modifient l'approvisionnement en O₂ des branchies. Il existe deux procédés différents :

- Aération de l'eau prisonnière dans la cavité branchiale. Ce cas existe chez les crabes de nos côtes (*Carcinus maenas*). C'est l'inversion du mouvement du scaphognathite qui permet l'aération de l'eau mise en réserve.
- Aération en dehors de la cavité branchiale. On trouve ça chez les crabes pompeurs de la famille des Grapsidés et des Ocypodidés. Quand ils sont exondés, ces animaux pompent l'eau par une fissure se trouvant dans la partie postérieure du corps. L'eau circule vers la cavité branchiale puis est rejetée par des orifices exhalants dans la région antérieure. Cette eau va s'écouler le long de sillons latéraux sur la carapace. Pendant ce trajet, elle se ré-oxygène et est récupérée par la fissure d'aspiration postérieure.

B\ La respiration tégumentaire.

Les structures de respiration tégumentaire sont chez les formes tropicales.

Chez les crabes *Scopimera*, les **péréiopodes** ont une surface élargie et déprimée. La cuticule y est très amincie et la veine drainant l'hémolymphe se capillarise et se plaque contre l'épiderme. Ce système assure 60% des besoins en O₂.

Chez les **pagures** (genre *Caenobita*), ce type de respiration tégumentaire est localisé sur la face dorsale de l'abdomen. Le principe est lui, toujours le même.

C\ La respiration pulmonaire.

Certains phénomènes sont rencontrés chez des crabes menant une vie particulièrement terrestre : ils présentent une **réduction du nombre et du volume de branchies**. Ils vont alors développer des **organes respiratoires de substitution**. Ces organes se localisent dans la cavité branchiale qui se transforme en un **poumon**.

Ce phénomène implique quatre modifications :

- Le **bronchiostège se bombe dorsalement** et peut ainsi délimiter une **vaste chambre épibranhiale**. Le **compartiment pulmonaire s'isole des branchies** par un **repli tégumentaire** et se situe dans la partie inférieure du bronchiostège.
- La **face interne du bronchiostège acquiert un rôle respiratoire**. Elle se plisse et se hérisse de **microvillosités**. L'ensemble prend un **aspect spongieux**.
- La vascularisation des poumons implique une **modification de l'appareil circulatoire** : **apparition de vaisseaux afférents et efférents**. Dans tous les cas, la circulation pulmonaire n'est qu'une dérivation par rapport au schéma de base des arthropodes.
- La **ventilation est assurée par un scaphognathite** mais le **rôle ventilatoire** est essentiellement pris en charge par la **musculature du bronchiostège** : elle soulève la paroi en créant ainsi des appels d'air.

III\ Les arthropodes terrestres.

Ces arthropodes trouvent de l'O₂ en quantité « illimitée ». Leur seul problème est de *maintenir humides les surfaces d'échange* (afin de faciliter les échanges gazeux). Il doit donc y avoir une *lutte contre la dessiccation* : **appareil respiratoire d'origine tégumentaire et appareil trachéen.**

A\ L'appareil tégumentaire.

Les appareils tégumentaires sont *les plus simples, primitifs*. On note une **absence de ventilation**. Les pertes d'eau sont mal maîtrisées. Les animaux possédant ce mode de respiration *vivent en milieu humide*.

Par exemple, les araignées et les scorpions possèdent **au niveau de l'opisthosoma** plusieurs paires d'appareils respiratoires : les **phyllotrachées** (= poumons). Chaque poumon est une invagination du tégument dont la paroi forme de nombreux replis se disposant en lames successives.

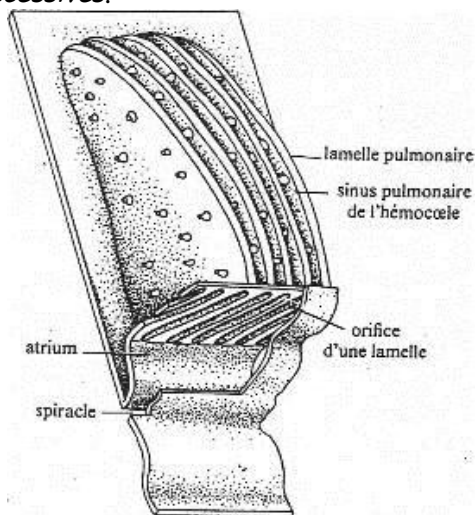


Schéma d'un poumon d'araignée

Au niveau des lamelles, la *cuticule est mince* et les espaces inter-lamellaires *communiquent avec une cavité (l'atrium)* s'ouvrant à l'extérieur par un **spiracle**. → Les échanges respiratoires se font par *simple diffusion*.

On observe des *pulsations rythmiques au niveau des replis pulmonaires*. Ces pulsations sont déterminées par le rythme cardiaque. C'est un **phénomène typique des chélicérates**

Chez certaines araignées très actives, il semble que l'approvisionnement par la voie pulmonaire soit insuffisant. Elles ont donc *développé un système trachéen vrai* qui amène l'O₂ gazeux directement à proximité des tissus consommateurs. Ces ramifications peuvent même atteindre les pattes. Le développement de cet appareil est fonction du comportement actif de l'espèce.

B\ Les appareils trachéens.

C'est le système de la plupart des **arthropodes terrestres et des péricarpes**. Cet appareil trachéen amène l'O₂ gazeux aux *tissus consommateurs* et, approvisionnent les cellules par *simple diffusion*. Le sang va perdre une partie de son rôle de transporteur et ainsi perdre ses pigments.

1\ La structure des trachées.

Les **trachées** sont des *invaginations tubulaires de l'épiderme* qui communiquent avec l'extérieur par un **stigmate**. La lumière est recouverte d'une *fine couche de cuticule*, en continuité avec l'exosquelette : elle est **soumise aux mues**.

Dans les trachées, la cuticule forme des *anneaux épaissis* (les **taenidis**) qui maintiennent ces trachées ouvertes.

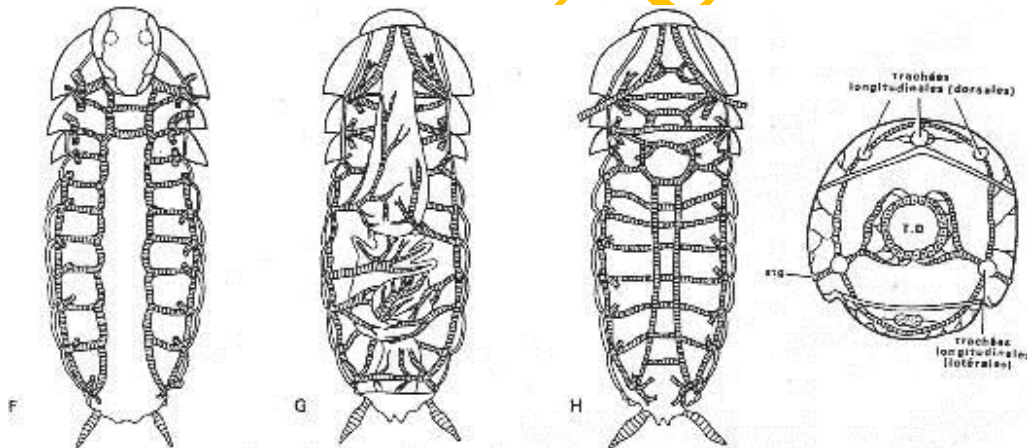
Les trachées se ramifient en diminuant de diamètre. Les ramifications ultimes mesurent 3 à 5 μm et aboutissent à une **cellule trachéolaire étoilée**, se ramifiant en **trachéole**. Ce sont les *extrémités aveugles* des trachéoles qui sont au contact des tissus. La partie terminale de ces trachéoles est remplie d'un liquide dans lequel l' O_2 se diffuse avant de pénétrer dans le tissu.

L'avantage de l' O_2 gazeux est qu'il diffuse plus vite que l' O_2 dissout.

2\ Les appareils trachéens.

L'appareil trachéen comprend tout le réseau de trachées. On distingue deux situations :

- Chez les *péripattes, araignées, diplopodes et insectes aptérygotes*, les **trachées sont indépendantes et peu ramifiées**. Elles conservent leur **disposition métamérique**, chacune se terminant par un **stigmate** qui lui est propre.
- Chez les *arthropodes les plus évolués*, les **trachées vont se ramifier** afin d'accroître la distribution locale d' O_2 . Chaque trachée va se diviser en trois systèmes de distribution :
 - **F** : Un système de **ramification dorsale** qui irrigue les **muscles pariétaux** et le **cœur**.
 - **G** : Un **système latéral** irriguant les **viscères**.
 - **H** : Un **système ventral** qui irrigue les **muscles pariétaux** et la **chaîne nerveuse ventrale**.



Tous ces systèmes trachéens, métamériques, sont reliés par des troncs longitudinaux et transversaux. Par conséquent, l'approvisionnement d'un organe en O_2 est indépendant de la localisation des stigmates.

Les stigmates :

Chez les **aptérygotes**, ces stigmates sont l'**ouverture directe des trachées** sur le milieu extérieur. Chez les **formes les plus évoluées**, les stigmates s'ouvrent sur une **petite cavité, l'atrium**, qui assure l'*isolation et la protection des conduits respiratoires*. Le stigmate peut être refermé par une *lèvre chitineuse mobile*. Chez les **fourmis**, des **muscles** sont responsables de l'ouverture et de la fermeture des stigmates.

3\ Le fonctionnement.

Le principal avantage de l'appareil trachéen est la **vitesse de diffusion de l' O_2 gazeux**. L'élimination du CO_2 se fait par les mêmes voies mais ce gaz diffuse facilement au travers des

tissus : une part importante de CO_2 est éliminée en passant par les trachées, puis dans l'hémolymphe puis dans le milieu extérieur.

Les mouvements ventilatoires.

Les mouvements ventilatoires *améliorent la circulation en O_2* . Les trachées sont en relation avec des *muscles locomoteurs*, ce qui *accroît la circulation de l'air*. **L'expiration est active** et c'est la **contraction des muscles abdominaux dorsaux-ventraux** qui font diminuer le volume de la cavité viscérale et donc, expulser l'air vers l'extérieur. Les muscles longitudinaux peuvent intervenir en télescopant les métamères abdominaux.

L'inspiration est passive, résultant du *relâchement de ces mêmes muscles*.

L'intensité des mouvements musculaires dépend des besoins en O_2 . Un criquet (migrateur) pompe entre 40 et 250mL/g/h selon son activité. Une abeille a un volume maximum de ventilation de dépassant 400 fois le volume de repos.

La consommation d' O_2 est à peu près constante mais le **CO_2 est rejeté de façon cyclique** : les *insectes évolués* ont une **respiration cyclique**. La *périodicité de CO_2* est variable selon l'espèce (30 secondes à plusieurs heures). Entre les expirations, la quantité de CO_2 rejetée est très faible. Dans le même temps, la consommation d' O_2 peut être jusqu'à 100 fois plus importante.

Puisque le bilan respiratoire est déséquilibré, on peut se demander ce que devient le CO_2 formé pendant que l' O_2 est consommé. Comment les stigmates permettent un flux constant d' O_2 en ne laissant pas sortir d' O_2 ?

→ *Les réponses ne sont que des hypothèses :*

- L'excès de CO_2 serait stocké sous forme dissoute dans l'hémolymphe et les tissus ; puis, serait brusquement libéré à l'ouverture des stigmates.
- On constate que pendant un cycle respiratoire, les stigmates sont ouverts au moment de l'expulsion de CO_2 , puis, se ferment hermétiquement et après quelques minutes, on observe une série de palpitations très rapides qui se prolongent jusqu'à l'ouverture suivante.

→ *Pendant l'ouverture, la pression gazeuse trachéenne devient égale à la pression atmosphérique. Lors de la seconde phase, celle de fermeture des stigmates, la pression trachéenne diminue car l' O_2 est consommé. Pendant les palpitations, la dépression du mélange gazeux provoque des appels d'air et la pression interne se rapproche progressivement de la pression atmosphérique : le flux entrant est donc faible, mais aussi constant.*

La teneur en CO_2 varie : environ 6,5% en fin de cycle et 3% pendant la fermeture des stigmates. La majeure partie étant dans les tissus et l'hémolymphe, sa concentration dans le mélange gazeux augmente progressivement jusqu'à l'ouverture de stigmates (**décharge de CO_2**).

On trouve aussi un **mécanisme cyclique pour l'économie de l'eau**, réduisant le temps pendant lequel la vapeur d'eau est dissipée.

IV\ Le retour au milieu aquatique.

Même si de nombreux arthropodes se sont *affranchis du milieu aquatique*, un certain nombre d'espèces y reste inféodé. Ce sont surtout des *insectes à adulte aérien et à larve aquatique*. Par exemple, on peut citer les *odonates* (libellule), les *éphémères*, les *coléoptères*, les *dyctididae*. Dans tous ces cas, l'adulte reste proche du milieu aquatique. D'autres espèces vont être tout le temps dans l'eau.

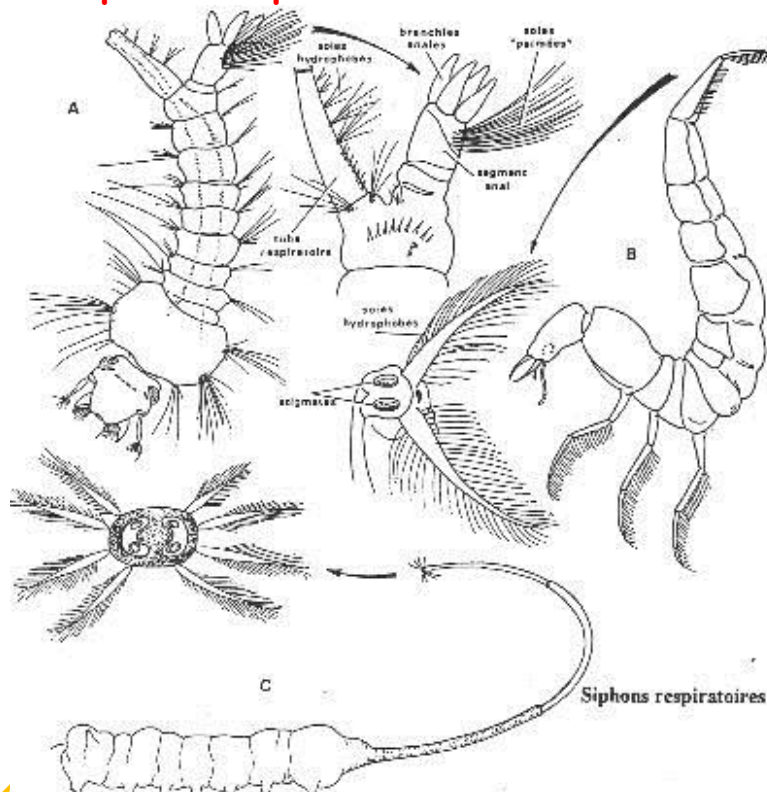
Dans tous les cas, *selon l'importance de la phase aquatique*, les modifications de l'appareil respiratoire seront plus ou moins importantes : il y obligatoirement **réapprovisionnement à la surface**.

Certaines espèces ont des **structures néoformées** leur permettant la **consommation d'O₂ dissout** : c'est alors un véritable *retour à la vie aquatique*.

A\ Utilisation de l'O₂ atmosphérique.

L'appareil respiratoire n'est pas modifié ; l'approvisionnement en O₂ est assuré soit par des **siphons en surface**, soit par des **réserves emportées** pendant la plongée.

1\ Les siphons respiratoires.



Chez les **espèces à siphons**, les **stigmates** ont disparu sauf la dernière paire abdominale. Ils sont portés par le siphon. Ces stigmates s'ouvrent à la base du siphon (Hétéroptères, Nèpes), soit à l'extrémité (larves de *Culicidae* [moustiques], larves de *Dyticidae*, larves d'Eristoles [diptères]). Chez les Eristoles, les siphons sont extensibles jusqu'à vingt fois la longueur du corps.

Parfois, les **orifices respiratoires** sont entourés de **soies hydrophobes** qui permettent la retenue de l'eau à l'extérieur.

2\ Les réserves immergées.

L'animal constitue une **réserve d'air sous forme d'une bulle** qu'il emmène avec lui. Ce moyen de respiration est *fréquent chez les adultes* (*Dytidae*, *Gyrinidae*). La bulle permet l'**utilisation de l'O₂ par les stigmates** qui sont non modifiés. Cette bulle peut être sous les élytres ou à l'extrémité de l'abdomen.

Chez les *Notonectes*, la bulle est retenue par un tapis de soies microscopiques hydrophobes. Chez les **Coléoptères Elmidae**, les adultes sont aquatiques, vivant dans des eaux courantes, froides et oxygénées. La bulle est localisée au niveau du sternum : elle forme le « **plastron** » qui joue un rôle de **branchie physique**. Du fait de la respiration (où l'O₂ est consommé), la pression en O₂ diminue dans la bulle et devient inférieure à la pression en O₂ dissout, donc, l'O₂ dissout diffuse dans la bulle.

L'azote gazeux est beaucoup plus soluble que l'O₂ et s'échappe de la bulle : l'animal doit alors remonter pour reconstituer sa réserve en azote.

Chez certains arthropodes, on trouve des animaux qui vivent dans des cavités remplies d'air. C'est le cas de l'**Argyronète** (araignée de mer) et là, la bulle est maintenue dans un tissage de soie.

B\ Utilisation de l'O₂ dissout.

Dans ce cas, on note l'apparition de **structures néoformées**. Il s'agit souvent de larves d'insectes dont l'adulte est aérien. On y trouve les *Ephémères*, les *Odonates* et les *Plécoptères*. Le **système trachéen** existe chez les formes larvaires mais les **stigmates** sont clos.

1\ Les trachéo-branchies.

Les trachées sont approvisionnées en O₂ après la diffusion au travers des structures néoformées rappelant les branchies. Ce sont de simples expansions de tégument renfermant des trachées fines et très découpées. Elles sont reliées au système trachéen comme chez les formes terrestres.

Chez les *Odonates anisoptères*, la surface respiratoire est localisée au niveau de la cavité rectale. La musculature rectale assure le renouvellement de l'eau par des mouvements d'aspiration et de rejet.

2\ La respiration branchiale ou cutanée.

L'appareil de respiration aérienne disparaît (exemple : *Hydracoriens*). Dans le cas où il persiste, il sera rempli d'hémolymphe et clos. C'est le cas des **Diptères chironome** et **simulie**. L'O₂ va pénétrer à travers le tégument au niveau des organes d'échanges et va diffuser dans l'hémolymphe → ce sont des « **branchies sanguines** ».

L'intérêt de cet appareil : les chironomes peuvent vivre dans un milieu avec une concentration en O₂ très faible car ils vont synthétiser un **pigment respiratoire**.