



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR EN MÉDECINE

Présentée et soutenue publiquement
dans le cadre du Troisième Cycle de Médecine Spécialisée

par

Hervé JANNY

le 21 octobre 2011

PHYLOGENÈSE DE L'ORGANE OLFACTIF

Examineurs de la thèse:

M. le Professeur Roger JANKOWSKI
M. le Professeur Bernard FOLIGUET
M. le Professeur Gérard BARROCHE
M. le Professeur Philippe PERRIN
M. le Professeur Simon THORNTON

Président
}
} Juges
}
}

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR EN MÉDECINE

Présentée et soutenue publiquement
dans le cadre du Troisième Cycle de Médecine Spécialisée

par

Hervé JANNY

le 21 octobre 2011

PHYLOGÉNÈSE DE L'ORGANE OLFACTIF

Examineurs de la thèse:

M. le Professeur Roger JANKOWSKI
M. le Professeur Bernard FOLIGUET
M. le Professeur Gérard BARROCHE
M. le Professeur Philippe PERRIN
M. le Professeur Simon THORNTON

Président

}

} Juges

}

}

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ, NANCY 1
FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

Président de l'Université : Professeur Jean-Pierre FINANCE

Doyen de la Faculté de Médecine : Professeur Henry COUDANE

Vice Doyen Mission « sillon lorrain » : Professeur Annick BARBAUD

Vice Doyen Mission « Campus » : Professeur Marie-Christine BÉNÉ

Vice Doyen Mission « Finances » : Professeur Marc BRAUN

Vice Doyen Mission « Recherche » : Professeur Jean-Louis GUÉANT

Assesseurs:

- Pédagogie :	Professeur Karine ANGIOÏ-DUPREZ
- 1 ^{er} Cycle :	Professeur Bernard FOLIGUET
- « Première année commune aux études de santé (PACES) et universitarisation études para-médicales »	M. Christophe NÉMOS
- 2 ^{ème} Cycle :	Professeur Marc DEBOUVERIE
- 3 ^{ème} Cycle : « <i>DES Spécialités Médicales, Chirurgicales et Biologiques</i> » « <i>DES Spécialité Médecine Générale</i> »	Professeur Jean-Pierre BRONOWICKI Professeur Francis RAPHAËL
- Filières professionnalisées :	M. Walter BLONDEL
- Formation Continue :	Professeur Hervé VESPIGNANI
- Commission de Prospective :	Professeur Pierre-Edouard BOLLAERT
- Recherche :	Professeur Didier MAINARD
- Développement Professionnel Continu :	Professeur Jean-Dominique DE KORWIN

DOYENS HONORAIRES

Professeur Adrien DUPREZ – Professeur Jean-Bernard DUREUX

Professeur Jacques ROLAND – Professeur Patrick NETTER

=====

PROFESSEURS HONORAIRES

Pierre ALEXANDRE – Jean-Marie ANDRE - Daniel ANTHOINE - Alain BERTRAND - Pierre BEY - Jean BEUREY
Patrick BOISSEL - Jacques BORRELLY - Michel BOULANGE - Jean-Claude BURDIN - Claude BURLET - Daniel BURNEL
Claude CHARDOT - Jean-Pierre CRANCE - Gérard DEBRY - Jean-Pierre DELAGOUTTE - Emile de LAVERGNE
Jean-Pierre DESCHAMPS - Michel DUC - Jean DUHEILLE - Adrien DUPREZ - Jean-Bernard DUREUX - Gérard FIEVE
Jean FLOQUET - Robert FRISCH - Alain GAUCHER - Pierre GAUCHER - Hubert GERARD - Jean-Marie GILGENKRANTZ
Simone GILGENKRANTZ - Oliéro GUERCI - Pierre HARTEMANN - Claude HURIET - Christian JANOT - Michèle KESSLER
Jacques LACOSTE - Henri LAMBERT - Pierre LANDES - Alain LARCAN - Marie-Claire LAXENAIRE - Michel LAXENAIRE
Jacques LECLERE - Pierre LEDERLIN - Bernard LEGRAS - Michel MANCIAUX - Jean-Pierre MALLIÉ – Philippe MANGIN
Pierre MATHIEU - Denise MONERET-VAUTRIN - Pierre MONIN - Pierre NABET - Jean-Pierre NICOLAS - Pierre PAYSANT
Francis PENIN Gilbert PERCEBOIS - Claude PERRIN - Guy PETIET - Luc PICARD - Michel PIERSON - Jean-Marie POLU
Jacques POUREL Jean PREVOT - Antoine RASPILLER - Michel RENARD - Jacques ROLAND - René-Jean ROYER
Paul SADOUL - Daniel SCHMITT - Michel SCHWEITZER - Jean SOMMELET - Danièle SOMMELET - Jean-François STOLZ
Michel STRICKER - Gilbert THIBAUT - Augusta TREHEUX - Hubert UFFHOLTZ - Gérard VAILLANT - Paul VERT
Colette VIDAILHET - Michel VIDAILHET - Michel WAYOFF - Michel WEBER

=====

**PROFESSEURS DES UNIVERSITÉS
PRATICIENS HOSPITALIERS**

(Disciplines du Conseil National des Universités)

42^{ème} Section : MORPHOLOGIE ET MORPHOGENÈSE

1^{ère} sous-section : (Anatomie)

Professeur Gilles GROSDIDIER

Professeur Pierre LASCOMBES – Professeur Marc BRAUN

2^{ème} sous-section : (Cytologie et histologie)

Professeur Bernard FOLIGUET

3^{ème} sous-section : (Anatomie et cytologie pathologiques)

Professeur François PLENAT – Professeur Jean-Michel VIGNAUD

43^{ème} Section : BIOPHYSIQUE ET IMAGERIE MÉDICALE

1^{ère} sous-section : (Biophysique et médecine nucléaire)

Professeur Gilles KARCHER – Professeur Pierre-Yves MARIE – Professeur Pierre OLIVIER

2^{ème} sous-section : (Radiologie et imagerie médicale)

Professeur Denis REGENT – Professeur Michel CLAUDON

Professeur Serge BRACARD – Professeur Alain BLUM – Professeur Jacques FELBLINGER

Professeur René ANXIONNAT

44^{ème} Section : BIOCHIMIE, BIOLOGIE CELLULAIRE ET MOLÉCULAIRE, PHYSIOLOGIE ET NUTRITION

1^{ère} sous-section : (Biochimie et biologie moléculaire)

Professeur Jean-Louis GUÉANT – Professeur Jean-Luc OLIVIER – Professeur Bernard NAMOUR

2^{ème} sous-section : (Physiologie)

Professeur François MARCHAL – Professeur Bruno CHENUÉL – Professeur Christian BEYAERT

3^{ème} sous-section : (Biologie Cellulaire)

Professeur Ali DALLOUL

4^{ème} sous-section : (Nutrition)

Professeur Olivier ZIEGLER – Professeur Didier QUILLIOT

45^{ème} Section : MICROBIOLOGIE, MALADIES TRANSMISSIBLES ET HYGIÈNE

1^{ère} sous-section : (Bactériologie – virologie ; hygiène hospitalière)

Professeur Alain LE FAOU – Professeur Alain LOZNIÉWSKI

3^{ème} sous-section : (Maladies infectieuses ; maladies tropicales)

Professeur Thierry MAY – Professeur Christian RABAUD

46^{ème} Section : SANTÉ PUBLIQUE, ENVIRONNEMENT ET SOCIÉTÉ

1^{ère} sous-section : (Épidémiologie, économie de la santé et prévention)

Professeur Philippe HARTEMANN – Professeur Serge BRIANÇON – Professeur Francis GUILLEMIN

Professeur Denis ZMIROU-NAVIER – Professeur François ALLA

2^{ème} sous-section : (Médecine et santé au travail)

Professeur Christophe PARIS

3^{ème} sous-section : (Médecine légale et droit de la santé)

Professeur Henry COUDANE

4^{ème} sous-section : (Biostatistiques, informatique médicale et technologies de communication)

Professeur François KOHLER – Professeur Éliane ALBUISSON

47^{ème} Section : CANCÉROLOGIE, GÉNÉTIQUE, HÉMATOLOGIE, IMMUNOLOGIE

1^{ère} sous-section : (Hématologie ; transfusion)

Professeur Thomas LÉCOMPTE – Professeur Pierre BORDIGONI

Professeur Jean-François STOLTZ – Professeur Pierre FEUGIER

2^{ème} sous-section : (Cancérologie ; radiothérapie)

Professeur François GUILLEMIN – Professeur Thierry CONROY

Professeur Didier PEIFFERT – Professeur Frédéric MARCHAL

3^{ème} sous-section : (Immunologie)

Professeur Gilbert FAURE – Professeur Marie-Christine BENE

4^{ème} sous-section : (Génétique)

Professeur Philippe JONVEAUX – Professeur Bruno LEHEUP

48^{ème} Section : ANESTHÉSIOLOGIE, RÉANIMATION, MÉDECINE D'URGENCE, PHARMACOLOGIE ET THÉRAPEUTIQUE

1^{ère} sous-section : (Anesthésiologie et réanimation chirurgicale ; médecine d'urgence)

Professeur Claude MEISTELMAN – Professeur Hervé BOUAZIZ

Professeur Paul-Michel MERTES – Professeur Gérard AUDIBERT

2^{ème} sous-section : (Réanimation médicale ; médecine d'urgence)

Professeur Alain GERARD – Professeur Pierre-Édouard BOLLAERT

Professeur Bruno LÉVY – Professeur Sébastien GIBOT

3^{ème} sous-section : (Pharmacologie fondamentale ; pharmacologie clinique ; addictologie)

Professeur Patrick NETTER – Professeur Pierre GILLET

4^{ème} sous-section : (Thérapeutique ; médecine d'urgence ; addictologie)

Professeur François PAILLE – Professeur Gérard GAY – Professeur Faiez ZANNAD – Professeur Patrick ROSSIGNOL

49^{ème} Section : PATHOLOGIE NERVEUSE ET MUSCULAIRE, PATHOLOGIE MENTALE, HANDICAP et RÉÉDUCATION

1^{ère} sous-section : (Neurologie)

Professeur Gérard BARROCHE – Professeur Hervé VESPIGNANI

Professeur Xavier DUCROCQ – Professeur Marc DEBOUVERIE

2^{ème} sous-section : (Neurochirurgie)

Professeur Jean-Claude MARCHAL – Professeur Jean AUQUE

Professeur Thierry CIVIT

3^{ème} sous-section : (Psychiatrie d'adultes ; addictologie)

Professeur Jean-Pierre KAHN – Professeur Raymund SCHWAN

4^{ème} sous-section : (Pédopsychiatrie ; addictologie)

Professeur Daniel SIBERTIN-BLANC – Professeur Bernard KABUTH

5^{ème} sous-section : (Médecine physique et de réadaptation)

Professeur Jean PAYSANT

50^{ème} Section : PATHOLOGIE OSTÉO-ARTICULAIRE, DERMATOLOGIE et CHIRURGIE PLASTIQUE

1^{ère} sous-section : (Rhumatologie)

Professeur Isabelle CHARY-VALCKENAERE – Professeur Damien LOEUILLE

2^{ème} sous-section : (Chirurgie orthopédique et traumatologique)

Professeur Daniel MOLE - Professeur Didier MAINARD

Professeur François SIRVEAUX – Professeur Laurent GALOIS

3^{ème} sous-section : (Dermato-vénéréologie)

Professeur Jean-Luc SCHMUTZ – Professeur Annick BARBAUD

4^{ème} sous-section : (Chirurgie plastique, reconstructrice et esthétique ; brûlologie)

Professeur François DAP – Professeur Gilles DAUTEL

51^{ème} Section : PATHOLOGIE CARDIORESPIRATOIRE et VASCULAIRE

1^{ère} sous-section : (Pneumologie ; addictologie)

Professeur Yves MARTINET – Professeur Jean-François CHABOT – Professeur Ari CHAOUAT

2^{ème} sous-section : (Cardiologie)

Professeur Etienne ALIOT – Professeur Yves JUILLIÈRE – Professeur Nicolas SADOUL

Professeur Christian de CHILLOU

3^{ème} sous-section : (Chirurgie thoracique et cardiovasculaire)

Professeur Jean-Pierre VILLEMOT - Professeur Jean-Pierre CARTEAUX

4^{ème} sous-section : (Chirurgie vasculaire ; médecine vasculaire)

Professeur Denis WAHL – Professeur Sergueï MALIKOV

52^{ème} Section : MALADIES DES APPAREILS DIGESTIF et URINAIRE

1^{ère} sous-section : (Gastroentérologie ; hépatologie ; addictologie)

Professeur Marc-André BIGARD - Professeur Jean-Pierre BRONOWICKI – Professeur Laurent PEYRIN-BIROULET

2^{ème} sous-section : (Chirurgie digestive)

3^{ème} sous-section : (Néphrologie)

Professeur Michèle KESSLER – Professeur Dominique HESTIN – Professeur Luc FRIMAT

4^{ème} sous-section : (Urologie)

Professeur Jacques HUBERT – Professeur Pascal ESCHWEGE

53^{ème} Section : MÉDECINE INTERNE, GÉRIATRIE et CHIRURGIE GÉNÉRALE

1^{ère} sous-section : (Médecine interne ; gériatrie et biologie du vieillissement ; médecine générale ; addictologie)

Professeur Jean-Dominique DE KORWIN – Professeur Pierre KAMINSKY

Professeur Athanase BENETOS - Professeur Gisèle KANNY – Professeur Christine PERRET-GUILLAUME

2^{ème} sous-section : (Chirurgie générale)

Professeur Patrick BOISSEL – Professeur Laurent BRESLER

Professeur Laurent BRUNAUD – Professeur Ahmet AYAV

54^{ème} Section : DÉVELOPPEMENT ET PATHOLOGIE DE L'ENFANT, GYNÉCOLOGIE-OBSTÉTRIQUE, ENDOCRINOLOGIE ET REPRODUCTION

1^{ère} sous-section : (Pédiatrie)

Professeur Pierre MONIN - Professeur Jean-Michel HASCOET - Professeur Pascal CHASTAGNER
Professeur François FEILLET - Professeur Cyril SCHWEITZER

2^{ème} sous-section : (Chirurgie infantile)

Professeur Michel SCHMITT – Professeur Pierre JOURNEAU – Professeur Jean-Louis LEMELLE

3^{ème} sous-section : (Gynécologie-obstétrique ; gynécologie médicale)

Professeur Jean-Louis BOUTROY - Professeur Philippe JUDLIN – Professeur Patricia BARBARINO

4^{ème} sous-section : (Endocrinologie, diabète et maladies métaboliques ; gynécologie médicale)

Professeur Georges WERYHA – Professeur Marc KLEIN – Professeur Bruno GUERCI

55^{ème} Section : PATHOLOGIE DE LA TÊTE ET DU COU

1^{ère} sous-section : (Oto-rhino-laryngologie)

Professeur Claude SIMON – Professeur Roger JANKOWSKI – Professeur Cécile PARIETTI-WINKLER

2^{ème} sous-section : (Ophtalmologie)

Professeur Jean-Luc GEORGE – Professeur Jean-Paul BERROD – Professeur Karine ANGIOI-DUPREZ

3^{ème} sous-section : (Chirurgie maxillo-faciale et stomatologie)

Professeur Jean-François CHASSAGNE – Professeur Etienne SIMON

=====

PROFESSEURS DES UNIVERSITÉS

64^{ème} Section : BIOCHIMIE ET BIOLOGIE MOLÉCULAIRE

Professeur Sandrine BOSCHI-MULLER

=====

MAÎTRES DE CONFÉRENCES DES UNIVERSITÉS - PRATICIENS HOSPITALIERS

42^{ème} Section : MORPHOLOGIE ET MORPHOGENÈSE

1^{ère} sous-section : (Anatomie)

Docteur Bruno GRIGNON – Docteur Thierry HAUMONT – Docteur Manuela PEREZ

2^{ème} sous-section : (Cytologie et histologie)

Docteur Edouard BARRAT - Docteur Françoise TOUATI – Docteur Chantal KOHLER

3^{ème} sous-section : (Anatomie et cytologie pathologiques)

Docteur Aude BRESSENOT

43^{ème} Section : BIOPHYSIQUE ET IMAGERIE MÉDICALE

1^{ère} sous-section : (Biophysique et médecine nucléaire)

Docteur Marie-Hélène LAURENS – Docteur Jean-Claude MAYER

Docteur Pierre THOUVENOT – Docteur Jean-Marie ESCANYE

2^{ème} sous-section : (Radiologie et imagerie médicale)

Docteur Damien MANDRY

44^{ème} Section : BIOCHIMIE, BIOLOGIE CELLULAIRE ET MOLÉCULAIRE, PHYSIOLOGIE ET NUTRITION

1^{ère} sous-section : (Biochimie et biologie moléculaire)

Docteur Jean STRACZEK – Docteur Sophie FREMONT

Docteur Isabelle GASTIN – Docteur Marc MERTEN – Docteur Catherine MALAPLATE-ARMAND

Docteur Shyue-Fang BATTAGLIA

3^{ème} sous-section : (Biologie Cellulaire)

Docteur Véronique DECOT-MAILLERET

4^{ème} sous-section : (Nutrition)

Docteur Rosa-Maria RODRIGUEZ-GUEANT

45ème Section : MICROBIOLOGIE, MALADIES TRANSMISSIBLES ET HYGIÈNE

1ère sous-section : (Bactériologie – Virologie ; hygiène hospitalière)

Docteur Francine MORY – Docteur Véronique VENARD

2ème sous-section : (Parasitologie et mycologie)

Docteur Nelly CONTET-AUDONNEAU – Madame Marie MACHOUART

46ème Section : SANTÉ PUBLIQUE, ENVIRONNEMENT ET SOCIÉTÉ

1ère sous-section : (Epidémiologie, économie de la santé et prévention)

Docteur Alexis HAUTEMANIERE – Docteur Frédérique CLAUDOT

3ème sous-section (Médecine légale et droit de la santé)

Docteur Laurent MARTRILLE

4ère sous-section : (Biostatistiques, informatique médicale et technologies de communication)

Docteur Nicolas JAY

47ème Section : CANCÉROLOGIE, GÉNÉTIQUE, HÉMATOLOGIE, IMMUNOLOGIE

2ème sous-section : (Cancérologie ; radiothérapie : oncologie (type mixte : biologique))

Docteur Lina BOLOTINE

3ème sous-section : (Immunologie)

Docteur Marcelo DE CARVALHO BITTENCOURT

4ème sous-section : (Génétique)

Docteur Christophe PHILIPPE – Docteur Céline BONNET

**48ème Section : ANESTHÉSIOLOGIE, RÉANIMATION, MÉDECINE D'URGENCE,
PHARMACOLOGIE ET THÉRAPEUTIQUE**

3ème sous-section : (Pharmacologie fondamentale ; pharmacologie clinique)

Docteur Françoise LAPICQUE – Docteur Marie-José ROYER-MORROT – Docteur Nicolas GAMBIER

50ème Section : RHUMATOLOGIE

1ère sous-section : (Rhumatologie)

Docteur Anne-Christine RAT

3ème sous-section : (Dermato-vénéréologie)

Docteur Anne-Claire BURSZTEJN

**54ème Section : DÉVELOPPEMENT ET PATHOLOGIE DE L'ENFANT, GYNÉCOLOGIE-OBSTÉTRIQUE,
ENDOCRINOLOGIE ET REPRODUCTION**

3ème sous-section :

Docteur Olivier MOREL

5ème sous-section : (Biologie et médecine du développement et de la reproduction ; gynécologie médicale)

Docteur Jean-Louis CORDONNIER

=====

MAÎTRES DE CONFÉRENCES DE MÉDECINE GÉNÉRALE

53ème Section : MÉDECINE INTERNE, GÉRIATRIE et CHIRURGIE GÉNÉRALE

1ère sous-section : (Médecine interne ; gériatrie et biologie du vieillissement ; médecine générale ; addictologie)

Dr Elisabeth STEYER

=====

MAÎTRES DE CONFÉRENCES

5ème section : SCIENCE ÉCONOMIE GÉNÉRALE

Monsieur Vincent LHUILLIER

40ème section : SCIENCES DU MÉDICAMENT

Monsieur Jean-François COLLIN

60ème section : MÉCANIQUE, GÉNIE MÉCANIQUE ET GÉNIE CIVILE

Monsieur Alain DURAND

61ème section : GÉNIE INFORMATIQUE, AUTOMATIQUE ET TRAITEMENT DU SIGNAL

Monsieur Jean REBSTOCK – Monsieur Walter BLONDEL

64ème section : BIOCHIMIE ET BIOLOGIE MOLÉCULAIRE

Mademoiselle Marie-Claire LANHERS – Monsieur Pascal REBOUL – Mr Nick RAMALANJAONA

65ème section : BIOLOGIE CELLULAIRE

Mademoiselle Françoise DREYFUSS – Monsieur Jean-Louis GELLY

Madame Ketsia HESS – Monsieur Hervé MEMBRE – Monsieur Christophe NEMOS - Madame Natalia DE ISLA
Madame Nathalie MERCIER

66ème section : PHYSIOLOGIE

Monsieur Nguyen TRAN

67ème section : BIOLOGIE DES POPULATIONS ET ÉCOLOGIE

Madame Nadine MUSSE

=====

PROFESSEURS ASSOCIÉS

Médecine Générale

Professeur associé Alain AUBREGE

Professeur associé Francis RAPHAEL

MAÎTRES DE CONFÉRENCES ASSOCIÉS

Médecine Générale

Docteur Jean-Marc BOIVIN

Docteur Jean-Louis ADAM

Docteur Elisabeth STEYER

Docteur Paolo DI PATRIZIO

Docteur Sophie SIEGRIST

=====

PROFESSEURS ÉMÉRITES

Professeur Jean-Marie ANDRÉ - Professeur Daniel ANTHOINE - Professeur Pierre BEY - Professeur Patrick BOISSEL

Professeur Jean-Pierre DELAGOUTTE - Professeur Michèle KESSLER - Professeur Henri LAMBERT

Professeur Alain LARCAN - Professeur Denise MONERET-VAUTRIN - Professeur Pierre MONIN

Professeur Jean-Pierre NICOLAS - Professeur Luc PICARD - Professeur Michel PIERSON - Professeur Jacques POUREL

Professeur Jean-François STOLZ - Professeur Michel STRICKER - Professeur Gilbert THIBAUT

Professeur Hubert UFFHOLTZ - Professeur Colette VIDAILHET - Professeur Michel VIDAILHET

=====

DOCTEURS HONORIS CAUSA

Professeur Norman SHUMWAY (1972)
Université de Stanford, Californie (U.S.A)
Professeur Paul MICHELSEN (1979)
Université Catholique, Louvain (Belgique)
Professeur Charles A. BERRY (1982)
Centre de Médecine Préventive, Houston (U.S.A)

Professeur Pierre-Marie GALETTI (1982)
Brown University, Providence (U.S.A)
Professeur Mamish Nisbet MUNRO (1982)
Massachusetts Institute of Technology (U.S.A)
Professeur Mildred T. STAHLMAN (1982)
Vanderbilt University, Nashville (U.S.A)

Harry J. BUNCKE (1989)
Université de Californie, San Francisco (U.S.A)
Professeur Daniel G. BICHET (2001)
Université de Montréal (Canada)
Professeur Brian BURCHELL (2007)
Université de Dundee (Royaume Uni)
Professeur Théodore H. SCHIEBLER (1989)
Institut d'Anatomie de Würzburg (R.F.A)
Professeur Maria DELIVORIA-PAPADOPOULOS (1996)
Université de Pennsylvanie (U.S.A)
Professeur Mashaki KASHIWARA (1996)
Research Institute for Mathematical Sciences de Kyoto (JAPON)

Professeur Ralph GRÄSBECK (1996)
Université d'Helsinki (FINLANDE)
Professeur James STEICHEN (1997)
Université d'Indianapolis (U.S.A)
Professeur Duong Quang TRUNG (1997)
Centre Universitaire de Formation et de Perfectionnement des Professionnels de Santé d'Hô Chi Minh-Ville (VIÊTNAM)
Professeur Marc LEVENSTON (2005)
Institute of Technology, Atlanta (USA)

A notre Maître et Président de thèse,

**Monsieur le Professeur Roger JANKOWSKI
Professeur d'Oto-Rhino-Laryngologie**

**Vous êtes l'instigateur de ce travail,
Vous nous avez guidé dans son élaboration,
Votre rigueur scientifique et votre dextérité chirurgicale sont pour nous
des exemples,
Soyez assuré de notre sincère admiration et de notre profond respect.**

A notre Maître et Juge,

Monsieur le Professeur Bernard FOLIGUET
Professeur de Cytologie et Histologie

Vous nous faites l'honneur de juger ce travail,
Soyez assuré de notre reconnaissance et de notre profond respect.

A notre Maître et Juge,

Monsieur le Professeur Gérard BARROCHE
Professeur de Neurologie

Vous nous faites l'honneur de juger ce travail,
Soyez assuré de notre reconnaissance et de notre profond respect.

A notre Maître et Juge,

Monsieur le Professeur Philippe PERRIN

Professeur de Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Vous nous faites l'honneur de juger ce travail,

Soyez assuré de notre reconnaissance et de notre profond respect.

A notre Maître et Juge,

Monsieur le Professeur Simon THORNTON
Professeur de Neurosciences

Vous nous faites l'honneur de juger ce travail,
Soyez assuré de notre reconnaissance et de notre profond respect.

A tous nos maîtres d'internat,

Monsieur le Professeur C. Simon, Madame le Professeur C. Parietti-Winkler, Monsieur le Professeur J.-F. Chassagne, Monsieur le Professeur E. Simon, Monsieur le Professeur J. Auque, Monsieur le Professeur T. Civit et Monsieur le Professeur J.-C. Marchal.

Aux chirurgiens qui m'ont enseigné leurs connaissances et leur savoir-faire tout au long de l'internat, les Docteurs L. Martin, G. Ouedraogo, M. Snen, J. Voirin, S. Freppel, S. Colnat-Coulbois, O. Klein, C. Pinelli, C. Cuny, M. Irrazi, A. Berrichi, P. Beau, M. Khalife, A. Akakpo, J. Gosset et J. Pujo.

Et plus particulièrement,

Au Docteur Pierre-Olivier Védrine, pour m'avoir fait réaliser mon premier geste en ORL durant mon externat, me confortant dans le choix de cette si belle spécialité.

Au Docteur Bruno Toussaint, pour tes conseils avisés, ton enseignement de la cancérologie mais également pour ta bonne humeur.

Au Docteur Laurent Coffinet pour ta disponibilité, et aussi tes histoires cliniques.

Au Docteur Guillaume Koch, pour tes conseils chirurgicaux et ton aisance opératoire.

Aux chefs de cliniques d'ORL Thomas Georgel, Clémence Lorentz et Patrice Gallet, pour leur patience, leur confiance et l'apprentissage à leurs cotés.

Au Docteur Renaud Beurton, pour la finesse de ton geste chirurgical, ton aide précieuse lors de la rédaction de mon mémoire et pour ta culture musicale.

Au Docteur Pierre Lindas, pour ta pédagogie, ton sens clinique et pour nos pauses déjeuner au sushi.

Au Docteur Robert "Colo" Stringini, pour ta méticulosité et ton désir de transmettre ton savoir.

A tous mes collègues d'internat : Anthony J., Isabelle M., Jerome S., Omar S., Ioana M., Madeleine A., Abdel B., Nicolas B., Trung N., Sebastien K., Hélène E., Christos K., Christophe M., Moktar Y., Remy G. et Cécile R.

Au personnel des services ORL de l'Hôpital Sainte Blandine de Metz et du CHU de Nancy, en consultation, au bloc et en secteur, pour tout le temps passé à travailler ensemble.

A ma maman, ton amour et ton éducation ont fait de moi ce que je suis aujourd'hui. Merci de m'avoir toujours soutenu et encouragé durant mes études. Ton courage face aux épreuves est admirable. Sois assurée de tout mon amour.

A Marielle, ce travail n'aurait pu voir le jour sans ton soutien sans faille. Tu as toujours été présente pour moi et nous avons déjà traversé tant d'étapes de la vie ensemble, qu'elles soient heureuses ou malheureuses. Tu supportes mon caractère et ma mauvaise foi. J'admire chaque jour ton énergie, ta bonne humeur et ta tendresse.

A notre petit Maxence, tu égayes nos journées (et nos nuits!) depuis bientôt sept mois, ton sourire est magique.

Je vous aime.

A ma sœur Delphine et à mon beau-frère Val pour leur présence, l'entraînement intellectuel avec le Super Simon et pour l'énigme du sapin de Noël (promis sur ma thèse c'est pas nous....)

A ma tante et mon oncle Catherine et Rudy, pour m'avoir soutenu durant mes études et aussi pour les bons petits repas chez vous.

A mes beaux-parents, Emile et Andrée, vous m'avez accueilli à bras ouverts dans votre famille, je vous remercie de votre gentillesse et de votre disponibilité.

Au reste de ma famille,

A mes amis,

A Paul, pour cette partie de cursus que nous avons fait ensemble, merci pour les soirées, le bon vin, les découvertes musicales (cf plus bas) et également pour avoir été mon témoin de mariage, sois assuré de ma plus profonde amitié.

Aux Marcus, pour tous les bons moments déjà passés ensemble et ceux à venir, pour votre soutien dans les épreuves mais également pour l'inertie et la logique marcusienne, Soyez assurés de ma plus grande amitié.

A mes collègues musiciens "médiévaleux" (ou médiévistes??) : Amélie, Cynthia, Choco, Vincent et Dominique, maintenant vous saurez qui aller voir quand vos oreilles seront fatiguées (mais non la cornemuse ça n'est pas fort!), soyez assurés de mon amitié.

A Paul, John, George et Ringo ainsi que Mick et Keith pour le bonheur et le rêve qu'ils m'apportent à chaque écoute.

Mais également merci : à Nespresso pour les huit cafés par jour; au TER Lorraine: à ses tablettes de travail et à sa ponctualité légendaire; à Suzanne Savet, sa soucoupe et son perroquet; au personnel des bibliothèques universitaires de sciences et de médecine; à David de l'Anem; à la ville de Champdray pour son accueil; à Francis de Sanofi-Aventis; au service des thèses de la fac; aux soirées œnologie de l'internat; au dicton « il est bon ton Gigondas »; au docteur Bonneville mon Orl dans l'enfance qui n'est pas non plus innocent dans le choix de ma spécialité; aux instruments Moeck, Mollenhauer, Sans et Moulder pour le plaisir que j'ai à en jouer; à l'Association des Noirs Chardons ; à la Percée du Vin Jaune ; à Philippe Chéreau et Christophe Algius pour les rendez-vous du jeudi soir du temps du 266 .

Et aussi à tous ceux que j'ai oublié....

A mon papa, parti trop tôt,

Tu aurais été si fier...

Ce travail t'es dédié

S E R M E N T

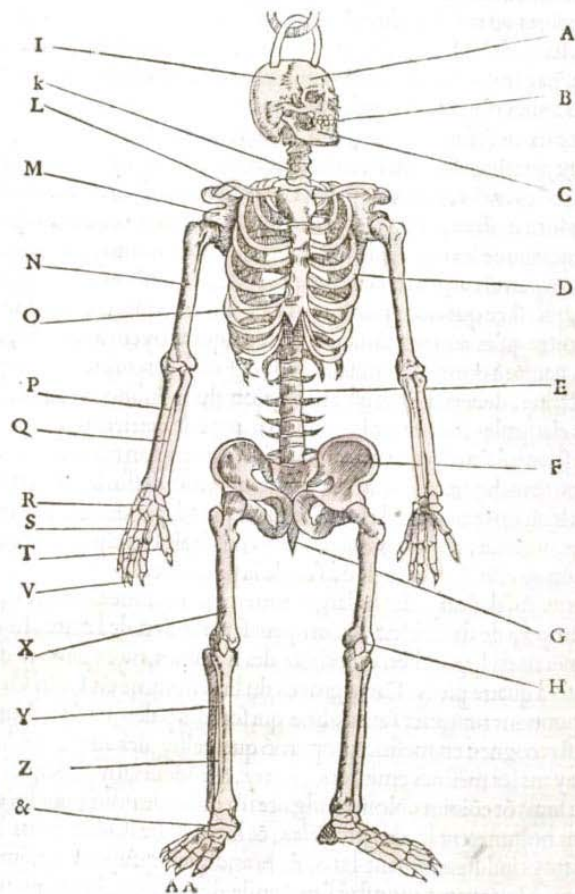
"Au moment d'être admis à exercer la médecine, je promets et je jure d'être fidèle aux lois de l'honneur et de la probité. Mon premier souci sera de rétablir, de préserver ou de promouvoir la santé dans tous ses éléments, physiques et mentaux, individuels et sociaux. Je respecterai toutes les personnes, leur autonomie et leur volonté, sans aucune discrimination selon leur état ou leurs convictions. J'interviendrai pour les protéger si elles sont affaiblies, vulnérables ou menacées dans leur intégrité ou leur dignité. Même sous la contrainte, je ne ferai pas usage de mes connaissances contre les lois de l'humanité. J'informerai les patients des décisions envisagées, de leurs raisons et de leurs conséquences. Je ne tromperai jamais leur confiance et n'exploiterai pas le pouvoir hérité des circonstances pour forcer les consciences. Je donnerai mes soins à l'indigent et à quiconque me les demandera. Je ne me laisserai pas influencer par la soif du gain ou la recherche de la gloire.

Admis dans l'intimité des personnes, je tairai les secrets qui me sont confiés. Reçu à l'intérieur des maisons, je respecterai les secrets des foyers et ma conduite ne servira pas à corrompre les mœurs. Je ferai tout pour soulager les souffrances. Je ne prolongerai pas abusivement les agonies. Je ne provoquerai jamais la mort délibérément.

Je préserverai l'indépendance nécessaire à l'accomplissement de ma mission. Je n'entreprendrai rien qui dépasse mes compétences. Je les entretiendrai et les perfectionnerai pour assurer au mieux les services qui me seront demandés.

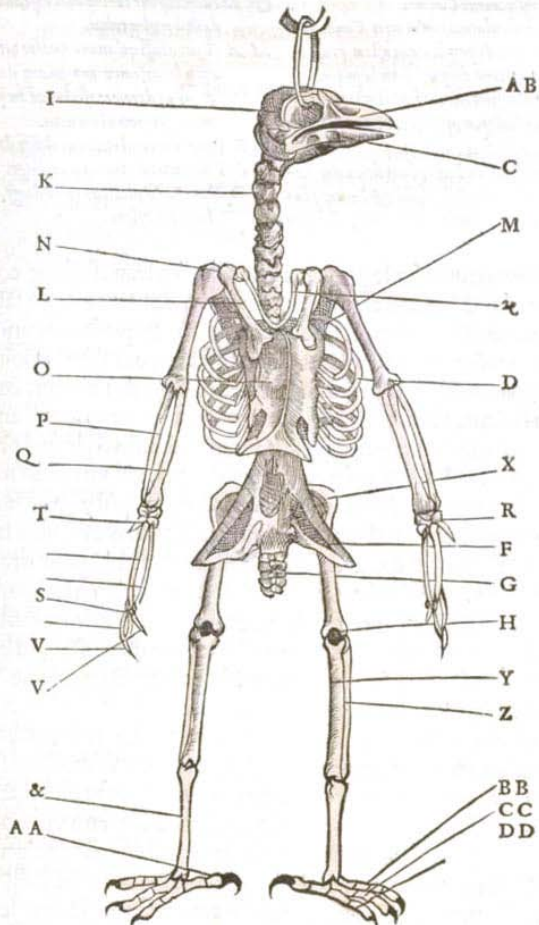
J'apporterai mon aide à mes confrères ainsi qu'à leurs familles dans l'adversité. Que les hommes et mes confrères m'accordent leur estime si je suis fidèle à mes promesses ; que je sois déshonoré et méprisé si j'y manque."

Portraict de l'amas des os humains, mis en comparaifon de l'anatomie de ceux des oyseaux, faifant que les lettres d'icelle se rapporteront à ceste cy, pour faire apparoiſtre combien l'affinité eſt grande des vns aux autres.



La comparaifon du ſuſdit portraict des os humains monſtre combien ceſtuy cy qui eſt d'un oyſeau, en eſt prochain.

Portraict des os de l'oyſeau.



Extrait d'un ouvrage du XVI^{ème} siècle (Belon 1555)
considéré comme la première tentative d'anatomie comparée.

"La comparaison du susdit portrait des os humains montre combien celui-ci qui est d'un oyseau, en est prochain"

Table des matières

Introduction.....	22
I. Les Protochordés.....	25
A. Les Urochordés (ou Tuniciers).....	26
1) Les Ascidiacés.....	26
a) La morphologie adulte.....	26
b) La morphologie larvaire.....	27
2) Les Appendiculaires ou Larvacés.....	28
B. Les Céphalochordés.....	30
II. Les Agnathes (ou Cyclostomes).....	35
A. Le tube olfactif et l'orifice narinaire.....	37
B. Le sac olfactif.....	38
C. La poche naso-pharyngienne.....	39
III. Les Dipneustes.....	42
A. Anatomie de l'organe olfactif.....	43
B. Anatomie fonctionnelle et physiologie de l'organe olfactif.....	45
IV. Les Amphibiens.....	48
A. Les Urodèles.....	50
B. Les Apodes.....	51
C. Les Anoures.....	53
D. Fonctions de l'organe olfactif des Amphibiens.....	55
V. Les Reptiles et les Crocodiliens.....	58
A. Organisation générale de l'organe olfactif.....	59
1) Le vestibule.....	59
2) Le canal naso-pharyngien.....	59
3) La cavité nasale principale.....	60
4) Les cornets.....	60
5) L'organe de Jacobson.....	61
B. Les Crocodiliens.....	61
1) Les narines externes et le vestibule.....	62
2) La cavité nasale principale.....	63
3) Les récessus et sinus.....	64

a) Les quatre cavités intracapsulaires.....	65
b) Les trois cavités extracapsulaires.....	65
4) Le canal nasopharyngien.....	65
5) Fonctionnement et rôle de l'organe olfactif.....	66
VI. Les Mammifères.....	68
A. Organisation générale de la cavité nasale.....	70
1) L'os ethmoïdal et les ethmoturbinaux.....	71
2) Les autres cornets: nasoturbinaux et maxilloturbinaux.....	74
3) Les sinus paranasaux.....	75
a) Les sinus maxillaires.....	75
b) Les sinus frontaux et sphénoïdaux.....	75
B. Particularités spécifiques aux différents groupes de Mammifères.....	76
1) Les Macrosmatiques.....	76
2) Les Anosmiques.....	78
3) Les Microsmatiques.....	79
C. Les Hominidés.....	81
1) Caractéristiques générales.....	81
2) La cavité nasale chez l'Homme.....	82
3) La distribution de la muqueuse olfactive chez l'Homme.....	83
Conclusion.....	86
Bibliographie.....	88
Index des illustrations.....	95
Annexes.....	99

INTRODUCTION

L'olfaction est un système sensoriel à distance détectant des traces de substances chimiques véhiculées par l'eau ou par l'air.

L'origine des systèmes sensoriels des Vertébrés est un événement mystérieux dont on connaît peu de détails. On sait qu'à l'inverse des grands changements morphologiques qui se sont déroulés entre les Chordés et les autres Vertébrés, l'organe olfactif n'a subi que des changements modestes au travers de l'évolution des espèces.

L'organe olfactif est issu au stade embryonnaire d'un regroupement de cellules ectoblastiques à la surface du bourgeon fronto-nasal qui forment la placode olfactive, celle-ci se déprime et s'enfonce en profondeur.

De cette ébauche simple se différencie l'organe olfactif qui est composé chez tous les animaux de la même structure histologique fondamentale: le neurone primaire olfactif, qui est une véritable cellule nerveuse bipolaire avec une extrémité apicale réceptrice comportant des dendrites flottant dans le milieu extérieur et un axone central basal. Ces neurones olfactifs sont répartis entre des cellules de soutien et reçoivent les excitations olfactives amenées au niveau apical et les transmettent, par leur axone, au système nerveux central après un relais au niveau d'une structure appelée bulbe olfactif.

La classification phylogénétique est un système de classification des êtres vivants qui a pour objectif de rendre compte des degrés de parenté entre les espèces, et qui permet donc de comprendre leur histoire évolutive (ou phylogénie). Cette histoire se représente classiquement sous la forme d'un arbre phylogénétique. Cet arbre ou cladogramme (reproduit dans l'Annexe 1 à la fin de ce travail) montre les relations de parentés entre des classes d'animaux supposés avoir un ancêtre commun.

Chacun des nœuds de l'arbre représente la séparation de l'ancêtre commun et de ses descendants. Les différents échelons de la classification phylogénétique sont (dans cet ordre) le Domaine ou Empire, le Règne, l'Embranchement, la Clade, l'Ordre, la Famille, le Genre et enfin l'Espèce.

L'objectif de ce travail est de montrer comment l'organe olfactif a évolué au fil de ces échelons en détaillant les étapes connues de son évolution.

Nous nous intéresserons tout d'abord aux premiers représentants des Chordés, les Protochordés. Puis les Agnathes seront étudiés avec leur organe olfactif impair. Ensuite nous détaillerons les Dipneustes où une communication s'opère entre l'organe olfactif et la cavité buccale. Après cela nous examinerons les Amphibiens où une fonction respiratoire se surajoute au rôle sensoriel. Nous continuerons avec les Reptiles et plus particulièrement les Crocodiliens.

Enfin nous terminerons notre travail par les Mammifères et l'Homme.

Nous n'aborderons pas en détail l'organe voméro-nasal (ou organe de Jacobson) aussi appelé organe olfactif accessoire, du fait de son absence à l'âge adulte dans l'espèce humaine.

I. LES PROTOCHORDÉS

L'embranchement des Chordés regroupe une série d'organismes issus d'une radiation adaptative importante. Celui-ci est subdivisé en trois sous-embranchements: les Urochordés, les Céphalochordés, et les Crâniates (incluant les Vertébrés).

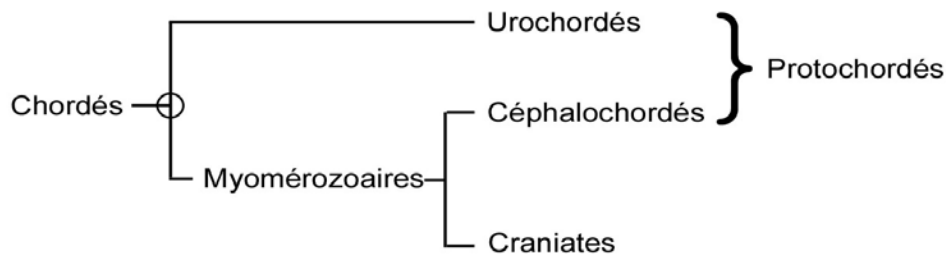


Figure 1 Arbre phylogénétique des Chordés

O : ancêtre commun aux Urochordés et aux Céphalochordés

Ces trois sous-embranchements partagent les 4 structures communes aux Chordés:

1. Une notochorde qui est une tige endosquelettique formée de cellules remplies de fluide et entourée de tissu connectif. Son rôle est d'assurer le support longitudinal.
2. Un tube neural dorsal, à l'origine de la moelle épinière des Vertébrés.
3. Des fentes pharyngiennes, qui servent à l'alimentation chez les Chordés primitifs.
4. Une queue post-anale bien développée (n'existant qu'à l'état larvaire chez les Urochordés)

Bien qu'il y ait plusieurs théories quant à l'origine des Chordés, la plus commune implique les Protochordés. Le groupe paraphylétique des Protochordés comprend deux sous-embranchements: les Urochordés et les Céphalochordés.

Un groupe paraphylétique est une lignée ne regroupant qu'une partie seulement des descendants d'un ancêtre commun. Ainsi les Protochordés regroupant les Uro- et Céphalochordés mais excluant les Crâniates (voir Fig 1)

Nous allons tout d'abord étudier les Urochordés puis les Céphalochordés, certains éléments laissant penser que certaines cellules spécialisées dans la détection chimique, équivalentes possibles des cellules de l'odorat, y sont présentes.

A. Les Urochordés (ou Tuniciers)

Le cycle biologique classique des Urochordés est marqué par la succession d'un stade larvaire nectonique (nageant librement) et d'un stade adulte sessile.

Le nom Urochordés est tiré du Grec οὐρά (*oura*), queue et χορδή (*kordé*) corde, indiquant la position caudale de la notochorde chez l'individu larvaire.

Les Urochordés sont des organismes marins (3000 espèces) que l'on retrouve habituellement en eau relativement peu profonde. Ils se trouvent dans presque tous les océans du monde. Ils sont parfois appelés « tuniciers » en raison de leur membrane externe rigide, sécrétée par l'adulte, qui enrobe l'animal comme une tunique.

Les espèces les plus familières appartiennent à la classe des Ascidiacés (les ascidies) qui compte plus de 2 300 espèces. Il y a deux autres classes moins représentées: les Thaliacés (70 espèces) et les Appendiculaires.

Les Urochordés sont apparus dans la période de début du Cambrien, il y a 540 millions d'années.

Les Urochordés ont un système nerveux central rudimentaire avec une organisation tripartite (Wada et al. 1998), formé d'un ganglion rostral (appelé ganglion cérébral chez les Appendiculaires vésicule sensorielle chez les Ascidies), un ganglion caudal (appelé ganglion viscéral chez les Ascidies), et une corde nerveuse caudale.

1) Les Ascidiacés

Chez les Ascidiacés, les morphologies larvaire et adulte sont très distinctes. Alors que la larve est libre et nage en faisant usage de sa queue post-anale, l'adulte est fixe et dépourvu d'appendice caudal. En fait, les adultes peuvent se déplacer, mais leurs déplacements sont lents et les distances parcourues restreintes.

a) La morphologie adulte

Les ascidies adultes sont des animaux filtreurs. L'eau pénètre par le siphon inhalant et la bouche, passe au travers d'un véritable grillage pharyngien pour aboutir dans la chambre atriale (ou atrium) avant d'être expulsée par le siphon exhalant et l'atriopore (voir Fig. 2). Les

particules alimentaires se collent sur la couche de mucus produite par l'endostyle (sillon dans le pharynx). Le mucus chargé de particules alimentaires est drainé vers puis progresse lentement dans l'œsophage, dans l'estomac et l'intestin où les fonctions digestives prennent place (cette production de mucus dans la chambre pharyngienne n'est pas sans rappeler celle de la muqueuse respiratoire chez l'homme (Jankowski 2011)).

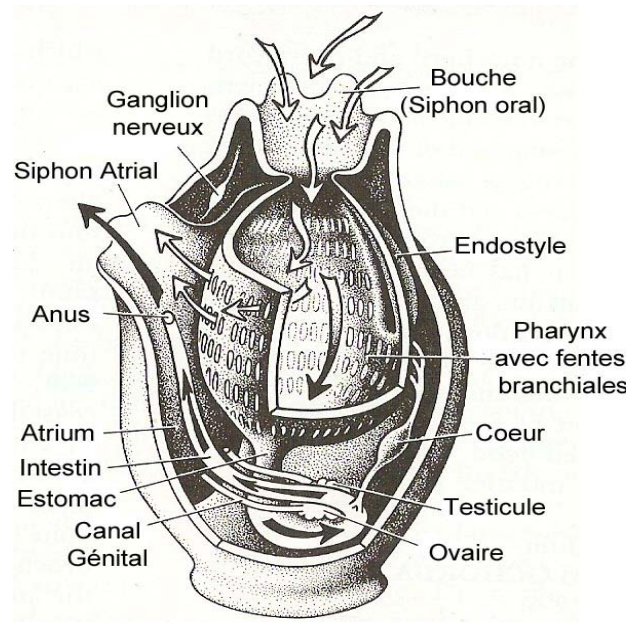


Figure 2 Schéma d'un Ascidiacé adulte (Torrey & Feduccia 1979)

b) La morphologie larvaire

La morphologie des Ascidies larvaires est particulièrement intéressante puisque les quatre caractères typiques des Chordés (mentionnés plus haut) ne sont observés qu'à ce stade de développement (voir Fig.3).

La partie postérieure du corps de la larve des Ascidies est comprimée latéralement en forme de queue ce qui facilite la nage. Une notochorde est présente dans la queue. Elle est flanquée de deux bandes de muscles et surmontée d'un tube neural dorsal.

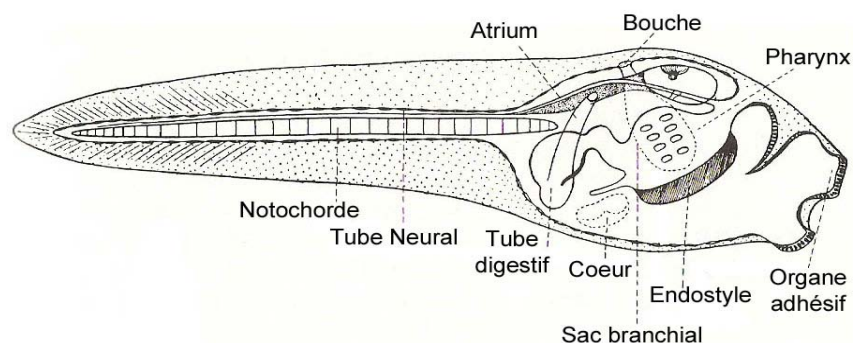


Figure 3 Schéma d'une larve d'Ascidiacé d'après (Torrey & Feduccia 1979)

On peut aussi constater la présence d'un ocelle unique (organe photorécepteur) ainsi qu'un équivalent d'organe de l'équilibre (statocyste) mais aucun organe olfactif n'a été morphologiquement individualisé chez les Ascidiacés.

Cette phase larvaire peut durer de quelques heures à quelques jours.

2) Les Appendiculaires ou Larvacés

Les Appendiculaires maintiennent toute leur vie la structure larvaire des Tuniciers avec la corde dorsale (voir Fig. 4). C'est ce que l'on appelle la néoténie, qui correspond en biologie du développement à la conservation de caractéristiques juvéniles chez les adultes d'une espèce, ou au fait d'atteindre pour un organisme la maturité sexuelle au stade larvaire. La larve devient ainsi le stade dominant dans le cycle vital, et tous les descendants possèdent les caractéristiques de la larve (notochorde, tube neural, fentes pharyngiennes et queue post-anale).

Les Appendiculaires sont planctoniques, nageurs filtreurs et se nourrissent du minuscule phytoplancton. Ils vivent dans une enceinte de mucus protectrice qu'ils se fabriquent et qui sert de réceptacle où l'eau est filtrée.

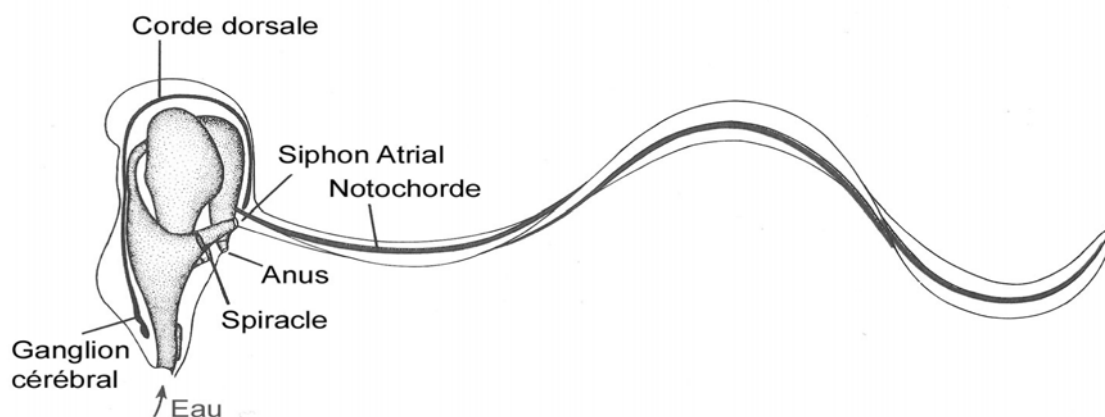


Figure 4 Schéma d'un larvacéen d'après (Kent 1992)

Bollner a montré chez le larvacéen actuel *Oikopleura dioica* qu'il existait un groupe de 30 cellules ciliées regroupées au niveau d'un organe ventral appelé organe sensitif ventral (Bollner et al. 1986). Cet organe est situé sous l'orifice buccal (voir Fig. 5) et le pôle basal de ces cellules projette quinze axones de chaque côté du pharynx vers le système nerveux.

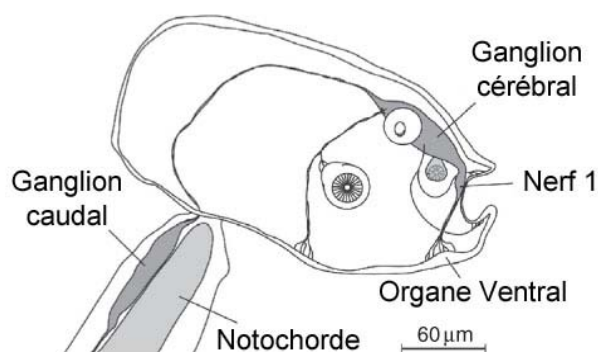


Figure 5 Extrémité rostrale d'Oikopleura d'après (Glover & Fritzsche 2009)

Ces cellules ciliées sont en contact avec l'environnement et présentent des structures similaires à celles de l'épithélium olfactif des Vertébrés. Elles ont été appelées cellules olfactives ou chimio-sensorielles par Bollner, bien que leur fonction étaient inconnues de l'auteur.

Des études embryologiques ont montré que l'organe ventral était dérivé d'un épaissement épithélial (placode) situé dans la région buccale. Cette placode est impaire, tout comme la placode olfactive des Vertébrés agnathes.

Bassham et Postlethwait ont par la suite étudié le génome des cellules de l'organe ventral en biologie moléculaire. Ils ont montré que ces cellules exprimaient des séquences de gènes orthologues à celles de la placode olfactive des Vertébrés (Bassham & Postlethwait 2005). La notion de gènes orthologues signifie que ces gènes descendent d'une séquence unique présente dans le dernier ancêtre commun aux deux espèces.

La biologie moléculaire a également été utilisée pour rechercher d'autres récepteurs sensoriels chez les Larvacés. Pax-6 est un gène typiquement exprimé dans les photorécepteurs (Callaerts et al. 1997) , qui est retrouvé notamment dans l'ocelle de la vésicule sensorielle des Ascidies mentionné plus haut. Cañestro et al ont montré que ce gène n'était pas exprimé chez le larvacéen Oikopleura dioica, qui ne possède donc pas de cellules photoréceptrices pigmentées (Cañestro et al. 2005).

La présence de cellules présumées chimio-sensibles regroupées autour de l'orifice buccal chez les Urochordés préfigure la polarisation de l'individu avec une extrémité craniale qui contient un système nerveux central rudimentaire et une extrémité caudale.

Cet "organe olfactif" rudimentaire en position ventrale n'est retrouvé ni chez les Ascidiacés

(au stade adulte ou larvaire), ni chez les Céphalochordés (voir Fig. 1) qui apparaissent après les Urochordés dans le fil de l'évolution. L'ancêtre commun aux Urochordés et aux Céphalochordés n'est pas connu, mais Garstang a émis l'hypothèse en 1922 que les Céphalochordés dériveraient des Urochordés par néoténie (Garstang 1922). Cette hypothèse repose sur des arguments solides que nous ne pouvons développer ici et n'a pour l'instant jamais été démentie. Nous allons voir dans les chapitres suivants que l'organe olfactif des Larvacés n'est pas retrouvé chez les Céphalochordés mais qu'il réapparaît ensuite chez les Vertébrés.

B. Les Céphalochordés

Le nom Céphalochordés est issu du grec κεφαλή (*kephalé*) tête et χορδή (*kordé*) corde , qui indique le prolongement antérieur de la notocorde.

Ils sont considérés à l'heure actuelle comme les Invertébrés les plus proches des Vertébrés et les récentes études en biologie moléculaire confirment leur origine commune. D'après Garstang, ils dérivent des Urochordés par néoténie.

Les Céphalochordés sont représentés par deux genres (*Branchiostoma* et *Asymmetron*; et 14 espèces), mais comptent des espèces fossiles datant de plus de 530 millions d'années.

L'animal le plus répandu et le plus familier est l'Amphioxus, *Branchiostoma lanceolatum*. Cette espèce est intéressante d'une part parce qu'elle possède les caractéristiques de base des Chordés et d'autre part car leur absence de pigmentation permet d'observer par transparence tous les organes internes sans avoir à les disséquer.

Même s'il a la capacité de nager librement, l'Amphioxus est un animal sédentaire et fouisseur à l'état adulte. Les individus creusent les fonds sablonneux des océans avec leur tête. Lorsqu'ils sont à la profondeur désirée, ils se retournent sur eux-mêmes et exposent la partie antérieure du corps aux courants marins.

La forme du corps rappelle celle d'un poisson. La partie antérieure du corps prend la forme d'un rostre surplombant un capuchon oral qui ressemble à un entonnoir (voir Fig. 6). Ce capuchon oral est couronné de cirrhes buccaux portant des papilles sensorielles. Ces cirrhes aident à la filtration en formant un semblant de tamis en avant de la bouche. Un voile (velum)

est présent au fond de la bouche et forme une sorte de rideau qui délimite l'ouverture réelle de la cavité buccale.

Des lobes épithéliaux digitiformes et ciliés se projettent à l'intérieur du capuchon oral. Ils forment l'organe rotateur. Le mouvement ciliaire de l'organe rotateur génère un flot aqueux constant dans le capuchon oral. Les particules alimentaires se collent au mucus produit par une fosse du capuchon oral (la fosse de Hatschek). Un sillon du même nom (sillon de Hatschek) recueille le mucus chargé de particules alimentaires, le fait passer à travers le voile dans la bouche et ensuite dans la cavité pharyngienne. Il est à noter que le bord même de l'orifice buccal est garni de tentacules vélaires.

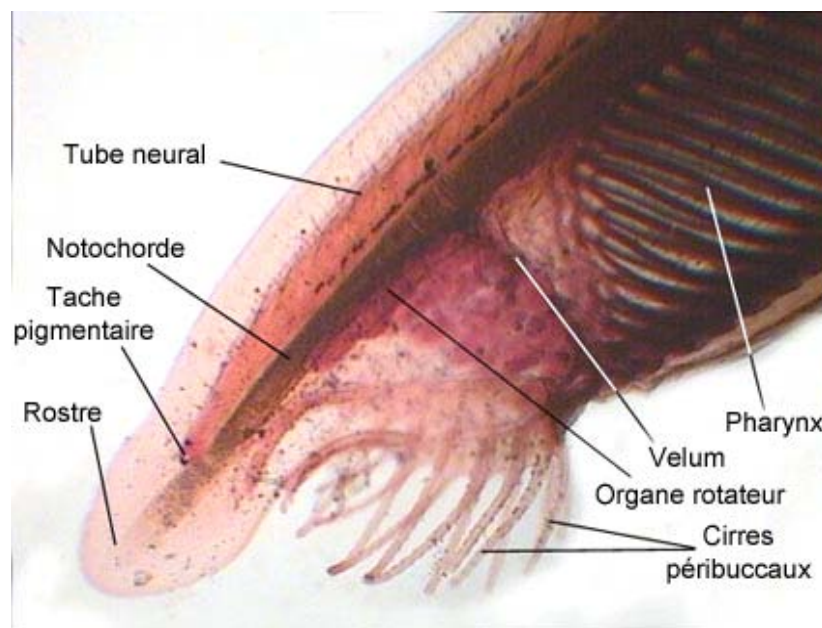


Figure 6 Tête de *Branchiostoma lanceolatum* (Coll. UFR Sciences Biologiques Bordeaux 1 2009)

La bouche mène dans un grand pharynx montrant plusieurs fentes branchiales (pharyngiennes) séparées par des septums branchiaux ciliés. Un rôle respiratoire minime est associé à ce pharynx (Romer & Parsons 1986) (Schmitz et al. 2000) dont le rôle principal est d'assurer en fait la filtration des aliments. L'essentiel de la respiration se fait par simple diffusion des gaz au travers de la surface du corps (respiration cutanée).

Au niveau de l'extrémité rostrale de l'*Amphioxus* siège un orifice situé juste sous la tache pigmentaire (ayant un rôle de photorécepteur). Celle-ci correspond à une communication avec le tube neural, unilatérale, sur la gauche de l'animal (voir Fig. 7). Chez les larves cette zone s'ouvre à l'extérieur par le neuropore, chez l'adulte il se referme. Elle est recouverte par un épithélium unistratifié de cellules ciliées prismatiques en continuité avec l'épiderme adjacent (voir Fig. 8 et 9). Cette fossette ciliée qui n'est autre que la portion externe du neuropore

oblitéré a été décrite pour la première fois par Kölliker, un zoologiste suisse, en 1843. Au vu de la morphologie de ces cellules il a émis l'hypothèse qu'il s'agissait de cellules olfactives et a appelé cette zone Geruchsorgan (en allemand Geruch l'odorat) (Kölliker 1843). Plus tard cette zone a été nommée fossette de Kölliker en son honneur. Le rôle olfactif de la fossette de Kölliker est aujourd'hui fortement remis en question.

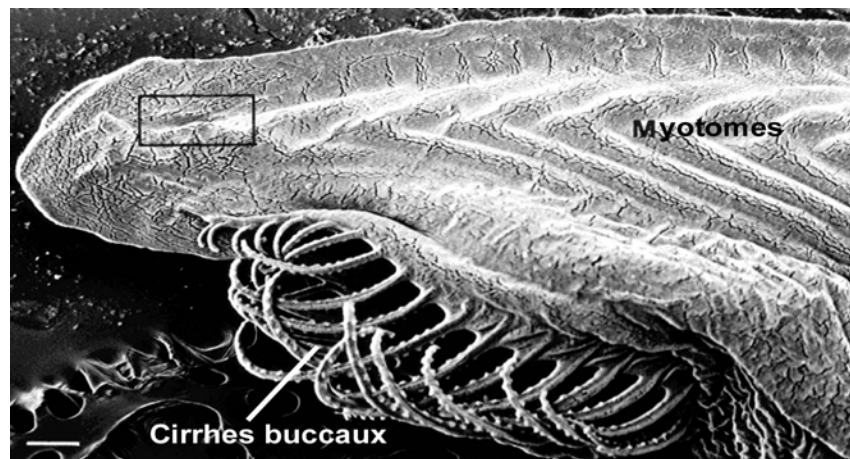


Figure 7 Vue du coté gauche de l'extrémité rostrale de *Branchiostoma lanceolatum* en microscopie électronique, fossette de Kölliker dans le rectangle d'après (Candiani & Pestarino 1998)

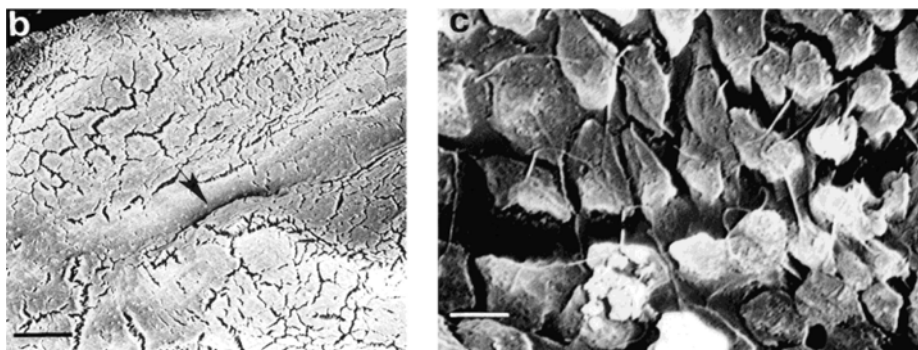


Figure 8 Agrandissements de la Figure 7, Image b la flèche pointe le fossette de Kölliker ; Image c Cellules épithéliales avec leur cil unique. D'après (Candiani & Pestarino 1998)

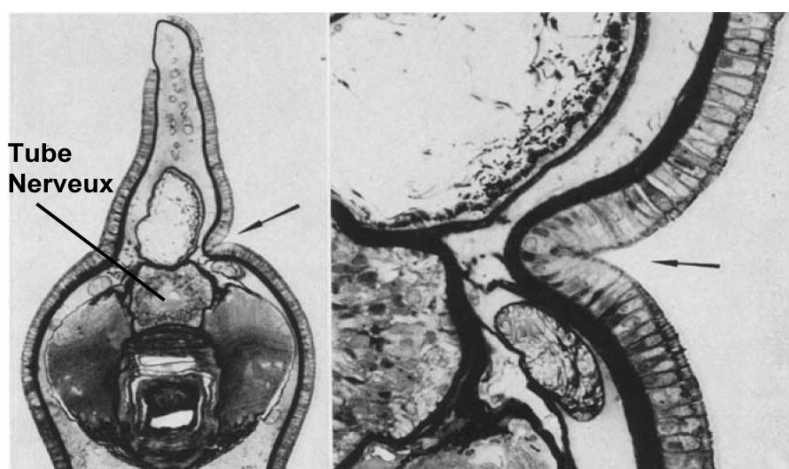


Figure 9 Coupe transversale de la région rostrale d'*Amphioxus* d'après (Tjoa & Welsch 1974)

Parker a étudié en 1908 les réactions de spécimens d'*Amphioxus* (*Branchiostoma caribbaeum*) exposés à des stimuli extérieurs lumineux, thermiques, mécaniques et chimiques (Parker 1908). Pour les stimuli chimiques il a observé les réactions de l'animal en l'exposant à des substances acides, sucrées, amères, alcalines et des huiles odorantes. Il a ainsi obtenu des réponses motrices de fuite en stimulant avec une solution acide (acide nitrique), alcaline (hydroxyde de potassium) et amère (acide picrique). Avec toutes ces solutions il a montré la plus grande sensibilité de l'extrémité rostrale: en effet en diluant les solutions de manière croissante les réactions sont obtenues en appliquant le produit près de la tête.

Parker démontre par ailleurs un chimiotropisme négatif de l'*Amphioxus*. En effet les seuls mouvements qu'il a observés sont ceux d'évitement de substances chimiques, il n'a pas observé d'attraction de l'animal. Ainsi, même si une perception chimio-sensorielle est présente, celle-ci ne semble pas d'après ces expériences jouer un rôle dans l'alimentation, notamment dans la recherche d'aliments. Sa fonction pourrait se résumer à un mécanisme de défense, aidant l'animal à fuir de manière réflexe lorsqu'un environnement est chimiquement défavorable.

La sensibilité d'*Amphioxus* aux substances chimiques extérieures a donc été démontrée par Parker, mais rien ne prouvait que la fossette de Kölliker était le siège de l'olfaction: d'autres études ont donc été menées ensuite dans ce but.

Lacalli et Hou ont étudié la morphologie des cellules de cette zone par microscopie électronique (Lacalli & Hou 1999). Ils ont retrouvés deux types de cellules épithéliales ciliées sensorielles. Ils émettent l'hypothèse que certaines de ces cellules (de type 2) sont des chimio-récepteurs à cause de la présence de villosités. Cette hypothèse a été ensuite réfutée par un travail de Yu et Holland qui montre la distribution de ces cellules sur toute la surface du corps de l'*Amphioxus* (Yu & Holland 2002) ce qui ne peut correspondre à un organe olfactif morphologiquement individualisé.

Des travaux ultérieurs de Lacalli ont désigné des cellules situées au niveau rostral comme des homologues potentiels de l'épithélium olfactif (Lacalli 2004).

Des recherches en biologie moléculaire ont permis à Buck et Axel d'identifier en 1991 les gènes codant pour les récepteurs olfactifs des Vertébrés, ce qui leur a valu le prix Nobel de médecine en 2004 (Buck & Axel 1991).

Des études ont depuis comparé les séquences de ces gènes avec ceux de nombreuses espèces dont les Céphalochordés. Satoh puis Churcher et Taylor ont analysé le génome d'*Amphioxus* par biologie moléculaire (Satoh 2005). Ils ont mis en évidence la présence de gènes orthologues avec ceux des récepteurs olfactifs des Vertébrés.

Satoh a également démontré que ces gènes étaient exprimés dans les cellules de l'épithélium rostral, au niveau d'une zone épithéliale diffuse péri-orale (Satoh 2005).

Ces études montrent donc qu'il existe des cellules olfactives primitives disséminées dans une zone périorale chez les Céphalochordés (Lacalli 2004). La disparition d'un organe olfactif morphologiquement identifiable chez les Céphalochordés et la réapparition de l'organe olfactif chez les Vertébrés comme nous allons le voir est un argument en faveur de l'hypothèse néoténique de Garstang. En effet les larves d'Urochordés n'ont pas d'organe morphologiquement identifiable si bien que si elles donnent naissance par néoténie aux Céphalochordés ceux-ci n'auront pas non plus d'organe olfactif morphologiquement identifiable. Par contre les récepteurs olfactifs diffus péri-buccaux des Céphalochordés vont se regrouper pour former à nouveau un organe olfactif morphologiquement identifiable chez les Vertébrés les plus primitifs (les Agnathes).

II. LES AGNATHES (OU CYCLOSTOMES)

Poursuivons l'étude de l'évolution des espèces avec les Agnathes, parmi lesquels on trouve les plus primitifs des Vertébrés et chez lesquels on retrouve un organe olfactif individualisé.

Le terme Agnathe est tiré du préfixe privatif grec $\alpha-$ (*a*) privé de et de $\gamma\nu\acute{\alpha}\theta\omicron\varsigma$ (*gnathos*) mâchoire et désigne l'ensemble des Crâniates dépourvus de mâchoire (par opposition aux Gnathostomes qui en sont pourvus). On parle également de Cyclostomes, par rapport à leur bouche en forme de cercle (voir Fig.13).

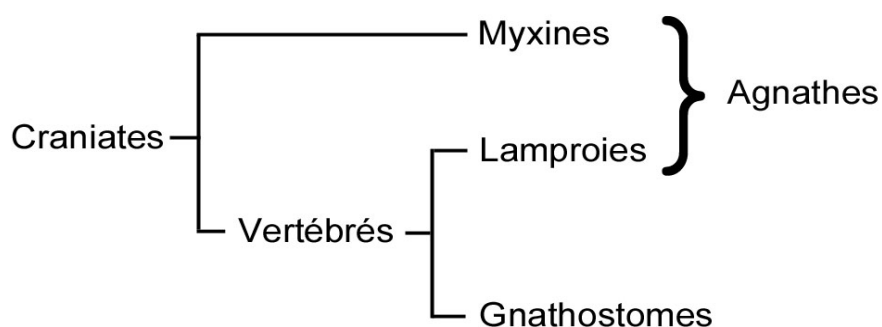


Figure 10 Arbre phylogénétique des Crâniates

Le groupe des Agnathes comprend des animaux comme les Myxines (non Vertébrés) et les Lamproies (Vertébrés) ce qui en fait un groupe polyphylétique (voir Fig. 10). Un groupe polyphylétique comprend des membres sans ancêtre commun dans le groupe, et désigne souvent un ensemble d'espèces présentant des caractères morphologiques communs.

Nous allons nous focaliser uniquement sur la Lamproie dans ce travail, puisqu'elle seule fait partie des Vertébrés. La Lamproie fait partie du groupe des Petromyzontiformes.

La Lamproie est un Vertébré dont la morphologie rappelle celle de l'anguille. Le corps est allongé et cylindrique, sans nageoires paires (seule la nageoire dorsale et la nageoire caudale sont présentes). La peau visqueuse ne présente pas d'écailles. La Lamproie vit dans les zones tempérées.

Le cycle biologique de la Lamproie comporte un état larvaire (Ammocète) qui dure de deux à sept ans pendant lesquels les Ammocètes restent enlisées dans la vase.

Il faut noter que cette métamorphose a été longtemps méconnue par les biologistes, l'Ammocète fut donc décrite comme une espèce à part entière proche de la famille des

Céphalochordés du fait de la morphologie très proche entre l'Ammocète et l'Amphioxus. Ce n'est qu'au milieu du XIX^{ème} siècle qu'un biologiste allemand fit le parallèle entre les deux espèces.

Le passage du stade larvaire à l'adulte (métamorphose) dure généralement 3 à 10 mois et débute à l'automne.

Au stade adulte qui dure environ deux ans, son alimentation est assurée par parasitisme. Elle s'accroche à d'autres poissons ou à des Mammifères marins au moyen de sa ventouse buccale, les dents cornées effectuent alors un mouvement circulaire qui râpe la peau et les chairs, puis les dents les plus internes perforent les chairs plus profondément (voir Fig.13). Dans le même temps, un liquide anticoagulant maintient l'hémorragie.

Après deux ans, au printemps la Lamproie remonte les cours d'eau pour se reproduire. Elle dépose ses œufs dans un nid préalablement creusé puis meurt.

Il est fortement suspecté que l'organe olfactif de l'animal joue un rôle très important dans sa reproduction et est très sensible. En effet Li et al ont étudié et démontré que les larves étaient capables de sécréter de manière spécifique (cette capacité disparaissant à l'état adulte) des acides biliaires uniques qui étaient libérés dans l'eau (Li et al. 1995). Il ont ensuite enregistré par électro-olfactogramme les réactions de Lamproies adultes à ces acides biliaires et pu prouver la reconnaissance spécifique de ces substances. Les seuils de détection sont infimes, allant jusqu'à 10^{-12} , 10^{-13} M. L'hypothèse est que ces acides biliaires guident les animaux adultes vers leur lieu de frai, où des larves s'étaient développées précédemment.

Une description détaillée de l'organe olfactif de la Lamproie a été notamment effectuée par (Grassé 1958) et par (Kleerekoper & Erkel 1960). Il existe trois espèces de Lamproies, la Lamproie marine (*Petromyzon marinus*), la Lamproie fluviale (*Lampetra fluviatilis*) et la Lamproie de Planer (*Lampetra planeri*) (Grassé 1958). Les différences entre les espèces sont surtout leur lieu de vie, la morphologie de l'orifice buccal et l'absence de parasitisme chez la Lamproie de Planer. Les différentes études comparatives retrouvent un aspect similaire de leur organe olfactif.

L'organe est constitué de trois parties: le tube nasal avec une narine unique, le sac olfactif contenant la partie sensorielle et la poche naso-pharyngienne (voir Fig. 11 et 12).

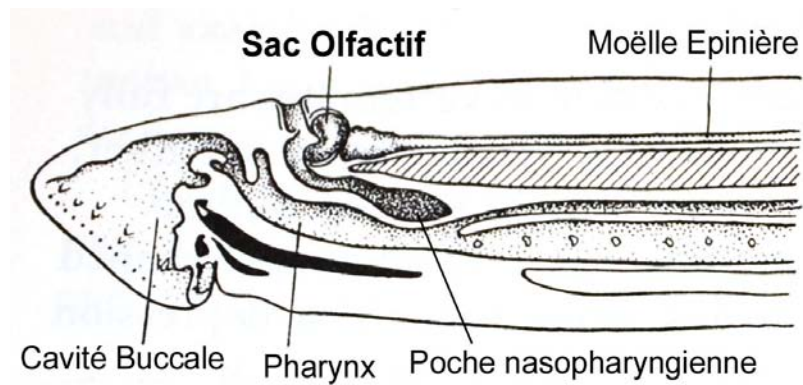


Figure 11 Schéma d'une vue latérale de la Lamproie par (Allison 1953)

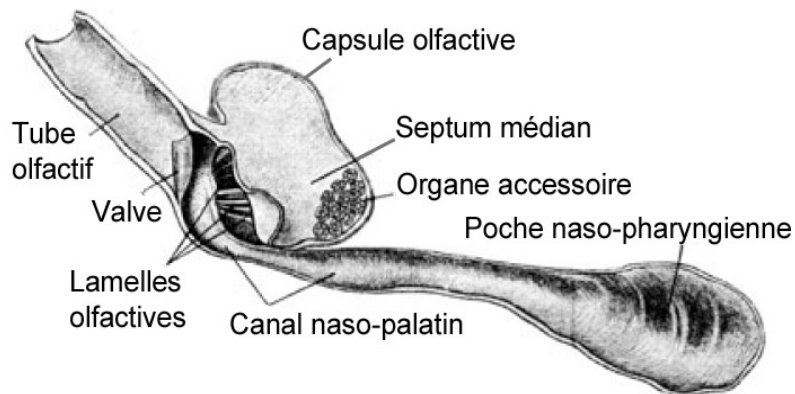


Figure 12 Schéma détaillé d'une coupe médiane de l'organe olfactif (Kükenthal & Krumbach 1929)

A. Le tube olfactif et l'orifice narinaire

Les Agnathes se distinguent de tous les autres Vertébrés par leur monorhinie: l'ouverture externe de leur organe olfactif (voir Fig. 13), de même que le vestibule qui lui fait suite sont uniques, impairs et médians (voir Fig.11).

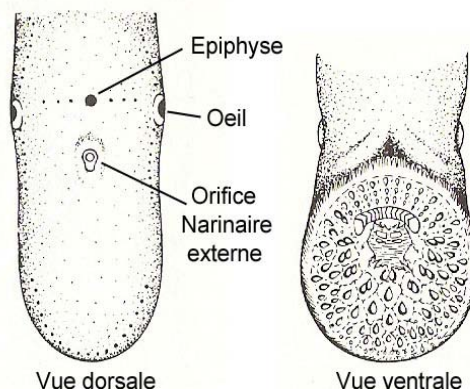


Figure 13 Schéma de la tête de la Lamproie marine modifié d'après (Torrey & Feduccia 1979)

La partie sensorielle (le sac olfactif) bien qu'unique et médiane elle aussi, présente une disposition symétrique (puisque'elle est partiellement subdivisée par un septum rudimentaire). Il s'en échappe vers le télencéphale deux nerfs olfactifs pairs et symétriques, se terminant dans le bulbe olfactif ipsilatéral.

L'ouverture externe du vestibule olfactif est marquée à l'extérieur, par une légère saillie circulaire et médiane juste en avant des yeux (voir Fig. 13). Cette ouverture est sujette à des mouvements lors des phases respiratoires mais cette mobilité est passive, puisqu'il n'y a pas de fibre musculaire autour de l'orifice. Le canal qui lui fait suite plonge d'abord obliquement en bas et en arrière, puis après un court trajet, prend une direction franchement caudale; juste en arrière de son point d'inflexion, sa moitié dorsale se dilate en une formation globuleuse, le sac olfactif, tandis que sa moitié ventrale, inchangée, forme une gouttière (voir Fig 12).

Chez l'adulte le tube olfactif est entouré de cartilage et est bordé d'un épithélium stratifié de cellules aplaties, similaires à celles rencontrées dans l'épiderme de leur peau.

A la jonction entre le tube et le sac olfactif se trouve un repli situé sur le plancher du tube. Celui-ci laisse une lumière supérieure qui est l'ouverture vers le sac olfactif. La valve est fine et flexible et peut effectuer des mouvements passifs en avant et en arrière en fonction du courant de l'eau. Son rôle précis est sujet à controverse, pour certains il s'agit d'un filtre pour les particules de boue et pour d'autres la valve oriente le flux d'eau à la manière d'un jet dans le sac olfactif.

B. Le sac olfactif

Le sac olfactif de la Lamproie fait suite au tube olfactif, il est constitué d'une série de chambres séparées par des replis radiaires prenant naissance sur les murs du sac. Au centre l'extrémité des lamelles est libre afin que persiste une lumière. Une des lamelles s'étend et fusionne avec le plancher du sac formant ainsi un septum dorsoventral sur la ligne médiane, ce qui a pour effet de diviser le sac en deux chambres au niveau de sa partie postérieure (voir Fig. 14). Dans la partie antérieure du sac cette lamelle médiane est absente et le sac n'est formé que d'une chambre. Les lamelles se développent pendant la métamorphose et divisent en vingt-cinq chambres le sac olfactif.

Le développement d'un repli médian chez la Lamproie a reçu beaucoup d'attention et l'origine de la monorhinie des Cyclostomes est encore discutée. Il semble que la monorhinie est

apparue secondairement et que la Lamproie s'est développée à partir d'un ancêtre amphirhinien (c'est-à-dire possédant deux orifices narinaires).

La muqueuse recouvrant les lamelles comporte des cellules sensorielles et des cellules indifférenciées. Dans la partie postérieure du sac olfactif se situe une zone contenant des vésicules et entourée de cellules pigmentaires, elle est dénommée organe accessoire, son rôle n'est pas clairement établi. Le fait que ces vésicules sont entourées par des réseaux de capillaires sanguins a fait suggérer une fonction glandulaire avec relargage d'hormones dans le sang (de Beer 1924).

La totalité du sac olfactif est entouré par une capsule cartilagineuse d'où sortent deux nerfs olfactifs au niveau de deux ouvertures latéro-postérieures.

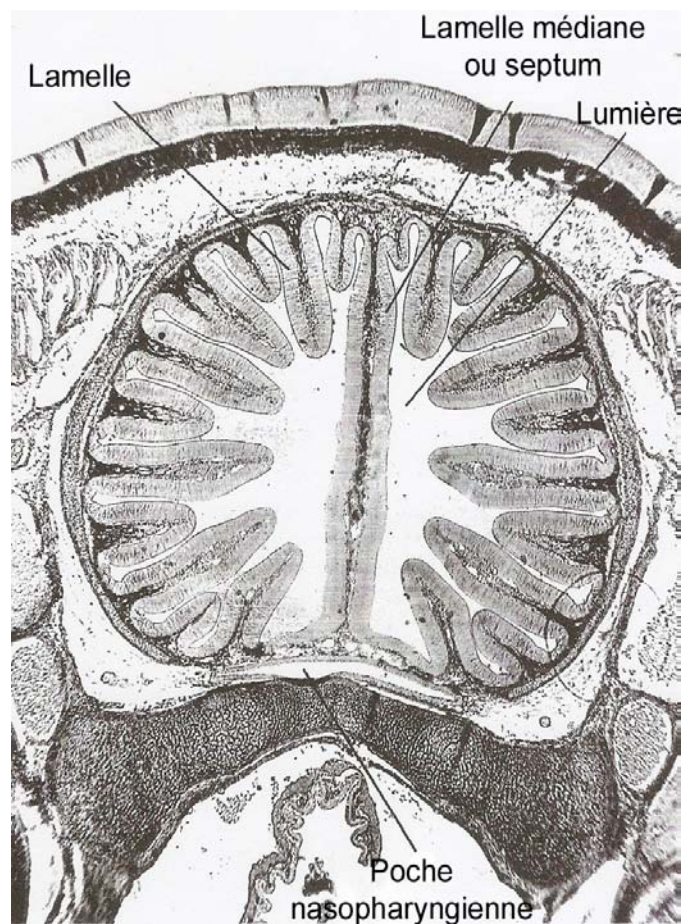


Figure 14 Coupe histologique passant par le sac olfactif, d'après (Kleerekoper & Erkel 1960)

C. La poche naso-pharyngienne

Plus en arrière de la valve , le canal se reconstitue et continue à courir en direction caudale d'abord contre la base du crane, puis contre l'extrémité antérieure de la corde dorsale, entre celle-ci et le pharynx. Il se termine à cet endroit en cul-de-sac dans une large poche, au

voisinage de la seconde ouverture branchiale (voir Fig. 11 et 16). La partie terminale de la poche a des parois flexibles qui sont sujettes aux contractions rythmiques de la chambre branchiale.

Une étude ancienne de Dawson a observé la respiration de l'animal et les courants au niveau de l'orifice narinaire en fonction de la respiration (Dawson 1905). Il faut préciser que la respiration des Lamproies se fait au travers des fentes branchiales pharyngiennes qui sont au nombre de sept de chaque côté de la tête (voir Fig. 15). A chaque fente correspond une poche branchiale en forme de sac. Une musculature développée autour de chaque sac permet une contraction et une expansion assurant un mécanisme de pompage (Romer & Parsons 1986). L'eau est ainsi absorbée et rejetée par ces fentes grâce à de rapides contractions de la région et des sacs branchiaux. Chaque sac est connecté à un canal ventral borgne situé sous le tractus digestif. Le canal est appelé tube respiratoire et est muni d'une valve, le velum qui isole ce tube du tractus digestif quand l'animal se nourrit. Ainsi la respiration continue même lorsque l'alimentation (par fixation à l'aide de la ventouse buccale) bloque la partie antérieure du tube respiratoire. Dawson montre également que l'absorption de l'eau par la bouche est rare.



Figure 15 Vue latérale d'une Lamproie fluviatile montrant les 7 fentes branchiales (Buschmann 2004)

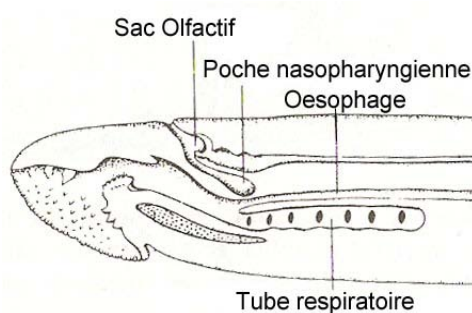


Figure 16 Schéma d'après (Romer & Parsons 1986) illustrant la proximité des orifices branchiaux avec la poche naso-pharyngienne

La poche naso-pharyngienne qui possède des parois molles est donc sujette aux contractions rythmiques des poches branchiales (voir Fig. 16). Ainsi l'eau de l'organe olfactif est expulsée lors de l'expiration suite à la compression de la poche contre la corde dorsale. Et inversement l'eau est aspirée par l'orifice narinaire à chaque inspiration par expansion de la poche naso-pharyngienne. La fonction de cette poche est donc d'aspirer ou d'expulser l'eau, de manière synchrone avec les mouvements de la respiration branchiale.

Chez la Lamproie l'organe olfactif ne participe donc pas à la respiration. Ce sont les mouvements respiratoires qui activent la circulation du milieu aquatique dans l'organe olfactif

Par ailleurs on note chez la Lamproie pour la première fois dans notre travail la présence d'un organe olfactif individualisé. Il est important de noter que celui-ci est entouré d'une capsule cartilagineuse. Nous allons suivre cette capsule olfactive cartilagineuse à travers les prochaines espèces passées en revue.

III. LES DIPNEUSTES

Le terme Dipneuste est tiré du grec δι- (*di*) deux et πνοή (*pnoé*) respiration et se réfère à la double respiration dont ce groupe de poissons est doté à savoir dans l'eau par les branchies et dans l'air par les poumons. On décrit également cette classe comme des choanichthyens, dérivé du grec χοάνη (*koané*) entonnoir et de Ιχθύες (*ictuès*) poisson qui désigne des poissons avec des narines internes s'ouvrant dans la cavité buccale.

Le nom *Protopterus* renvoie quant à lui à la forme et à la structure particulière de ses nageoires.

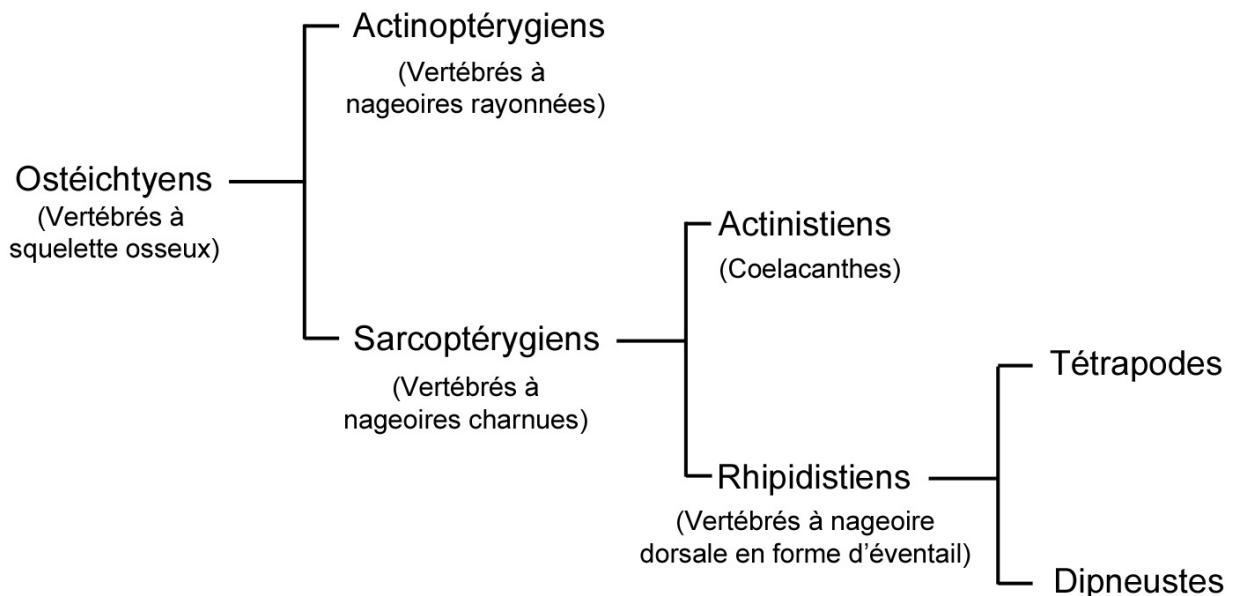


Figure 17 Arbre phylogénétique des Ostéichthyens

Les Dipneustes sont considérés comme une espèce panchronique, c'est-à-dire une espèce actuelle présentant des ressemblances morphologiques avec des espèces éteintes, identifiées sous la forme de fossiles.

Nous allons donc étudier cette espèce car elle présente un orifice narinaire postérieur situé dans la cavité buccale, semblant ressembler aux choanes des Tétrapodes.

Aujourd'hui dans la nature on retrouve trois groupes de Dipneustes, tous localisés dans les eaux douces des régions tropicales. *Neoceratodus forestri* vit dans les rivières et marais de l'Australie orientale, il a une vie aquatique permanente. En Amazonie vit *Lepidosiren*

paradoxa, il a également une vie aquatique permanente mais vient de temps en temps respirer à la surface de l'eau. Et enfin dans les grands fleuves et lacs africains on trouve quatre espèces du genre *Protopterus*.

Ces derniers ont été très étudiés par les biologistes du fait d'une part d'une respiration aérienne prépondérante et d'autre part du fait de l'alternance de cycles aquatiques et aériens. En effet l'animal alterne entre une phase aquatique active durant la saison des pluies et une phase aérienne d'hibernation enkystée durant la saison sèche.

Durant la phase aquatique les Protoptères utilisent à la fois la respiration branchiale en aspirant l'eau environnante et la respiration pulmonaire en remontant à la surface pour aspirer de l'air. La respiration pulmonaire des Protoptères est la plus développée des trois groupes de Dipneustes.

Durant la phase enkystée l'animal s'enfouit dans le sol et forme un cocon, il tombe dans un état léthargique et respire alors uniquement par les poumons.

A. Anatomie de l'organe olfactif

L'orifice narinaire antérieur chez les Protoptères s'ouvre sous le rebord de la lèvre supérieure qui est légèrement proéminente. De sorte que même lorsque les deux mâchoires sont appliquées l'une contre l'autre, celui-ci reste accessible aux courants aqueux (voir Fig. 18). Quant à l'orifice postérieur il est interne, dans la cavité buccale, plus latéral et postérieur. Entre ces deux ouvertures s'est formé un palais rudimentaire.



Figure 18 Vue inférieure de *Protopterus dolloi* issu de (Gerard & Grassé 1954)

L'organe olfactif occupe la totalité de la région en avant des yeux, il est inclus dans une capsule olfactive faite de trabécules cartilagineuses reliées entre elles par du tissu fibreux (Bertmar 1969).

Chaque sac olfactif est allongé, pseudo-cylindrique, se terminant par des extensions tubulaires étroites antérieures et postérieures s'ouvrant dans la cavité buccale. Le sac est incurvé vers le bas à partir du milieu et forme un angle d'environ 130° (voir Fig. 19).

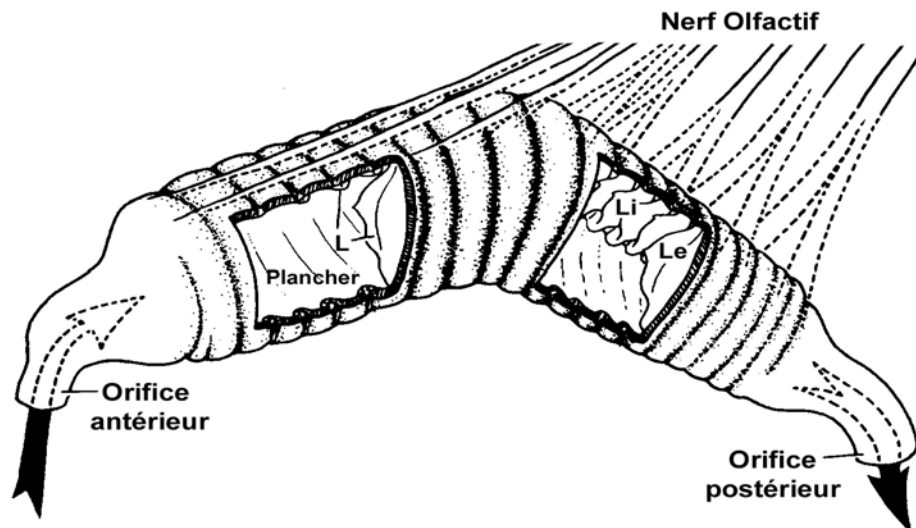


Figure 19 Schéma représentant l'organe olfactif d'un Protopète d'après (Derivot 1984)
Lamelles (L) ; Lamelles internes (Li) ; Lamelles externes (Le)

Dans la lumière de l'organe deux rangées de lamelles sont suspendues, une externe et une interne, organisés de part et d'autre d'une arête faisant saillie au plafond du sac (voir Fig.20).

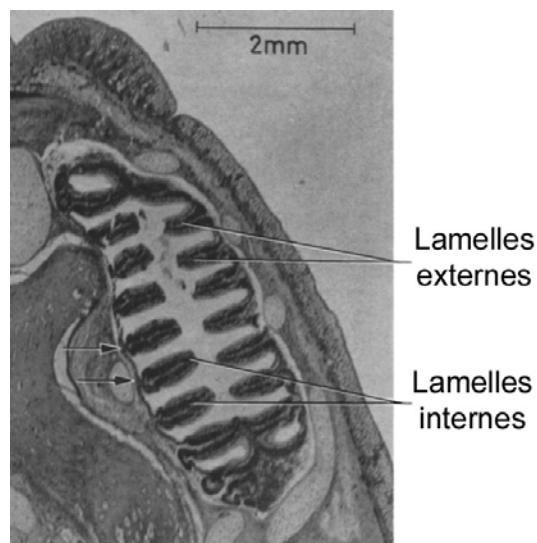


Figure 20 Coupe frontale passant par le sac olfactif montrant les deux rangées de lamelles olfactives recouvertes d'épithélium olfactif d'après (Pfeiffer 1969)

L'épithélium olfactif recouvre les faces latérales et le bord libre de ces lamelles, le fond de celles-ci et le plancher du sac en sont dépourvus.

L'eau qui transporte les substances odoriférantes, entre par l'orifice nasal antérieur et ressort par l'orifice postérieur. Lors du passage de l'eau le sac olfactif, qui est aplati au repos, se gonfle. Une partie de l'eau aspirée entre en contact avec les lamelles, les fait se redresser et passe entre chacune d'elles.

B. Anatomie fonctionnelle et physiologie de l'organe olfactif

Certains auteurs ont voulu voir dans la disposition des ouvertures narinaires des Dipneustes une adaptation à la respiration aérienne et ont fait une analogie entre l'ouverture postérieure de leur organe olfactif avec les choanes des Vertébrés aériens.

On sait que seule la respiration aérienne persiste lorsque le Protoptère, lors de la dessiccation des cours d'eau et marais où il vit, s'enfonce dans la terre et s'immobilise dans une enveloppe de mucus, en prenant soin de ménager un entonnoir s'ouvrant à l'extérieur et dont la pointe s'insinue entre ses mâchoires entrouvertes.

Mais si tous les Dipneustes (Neoceratodus, Lepidosiren et Protopterus) présentent la même disposition des ouvertures nasales, seul le Protoptère s'encoconne pendant la saison sèche.

Il a été montré (Derivot 1984) que lors de la période sèche durant laquelle l'animal est enkysté, l'organe olfactif est exclu de la respiration. En effet l'enkystement s'accompagne d'une hypothyroïdie, responsable d'un œdème amenant à la fermeture des orifices narinaires. La cavité olfactive est ainsi isolée de l'environnement aérien hostile pour la muqueuse. Ceci est observable en reproduisant ce mécanisme expérimentalement: on excise la glande thyroïde et sous 15 jours les narines sont bloquées par un œdème buccal et péri-nasal important.

L'irrigation de l'organe olfactif des Protoptères lors de la phase aquatique a également été étudié (Derivot et al. 1979), pour cela des colorants ont été utilisés afin d'étudier le trajet de l'eau lors des mouvements respiratoires et olfactifs.

Ils ont mis en évidence plusieurs mouvements:

- des mouvements de respiration branchiale qui se font bouche ouverte, l'eau étant aspirée grâce à la pompe buccale puis expulsée par les orifices branchiaux (voir Fig.22).

- des mouvements de pompage aquatique à visée olfactive réalisés bouche fermée et mettant en jeu la partie terminale de la voie de la respiration branchiale afin d'expulser l'eau présente dans la cavité buccale. Ils sont dus à une variation du volume de la cavité buco-pharyngienne par des mouvements de la langue et des arcs branchiaux (voir Fig.21).

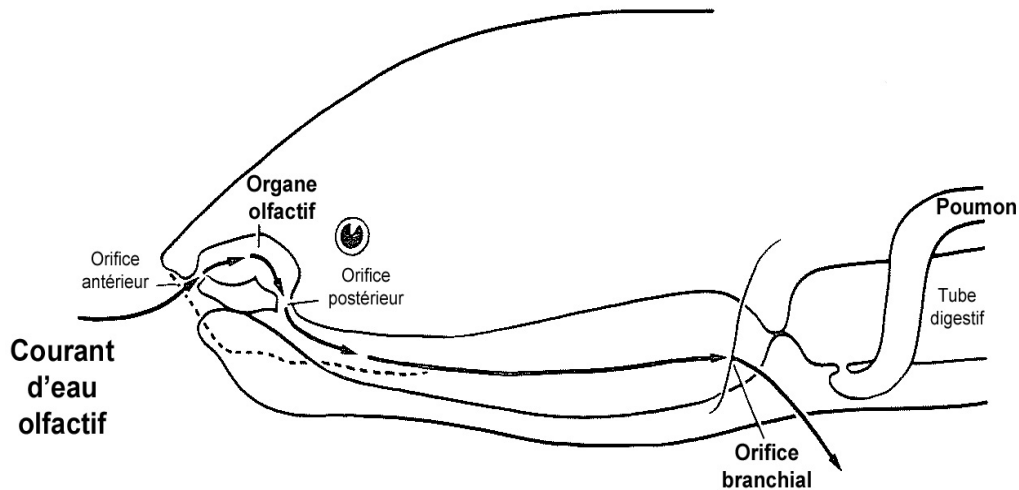


Figure 21 Schéma modifié d'après (Derivot et al. 1979) illustrant le courant d'eau olfactif

- des mouvements de respiration aérienne pendant lesquels l'animal monte en surface bouche grande ouverte, gobe de l'air et redescend dans l'eau en fermant la bouche. Le ventilation est alors assurée par une pompe refulante buccale (voir Fig. 22). Il s'agit d'une respiration en 2 temps (Roux 2002) (McMahon 1969) : une première phase d'ouverture buccale entraînant une expulsion de l'air contenu dans le poumon vers la cavité buccale et l'entrée d'air extérieur dans la bouche et une deuxième phase de compression où la fermeture de la mâchoire et la contraction du plancher buccal augmentent la pression buccale et fait entrer l'air dans le poumon. Ces mouvements respiratoires aériens laissent hors-circuit la voie olfactive.

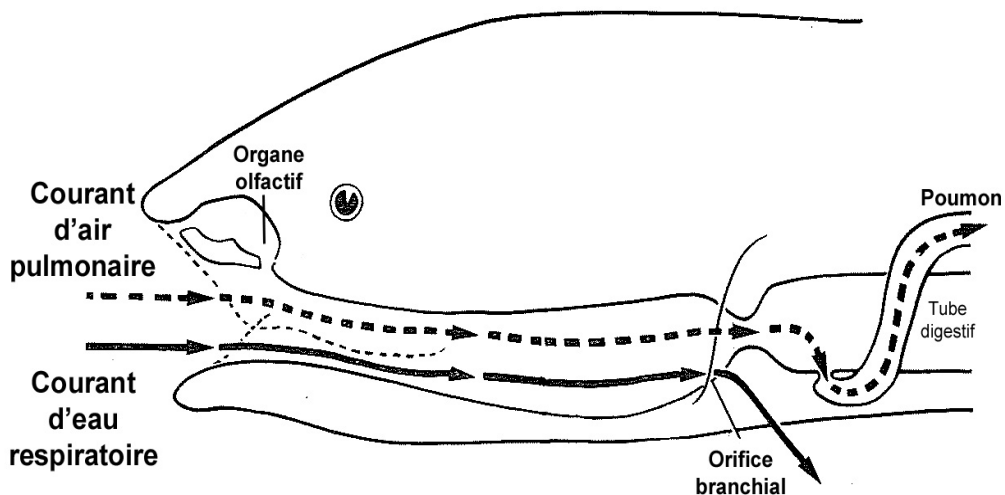


Figure 22 Schéma modifié d'après (Derivot et al. 1979) illustrant les courants respiratoires

Il existe donc chez les Dipneustes une complète indépendance des voies de l'olfaction et de la respiration aérienne, une dépendance partielle des voies de l'olfaction et de la respiration branchiale et un cycle propre à la fonction olfactive.

Le courant d'eau créé par les mouvements de pompage olfactif a pour effet d'améliorer la circulation d'eau à travers l'organe olfactif. Cette irrigation active améliore l'acuité olfactive. Les orifices narinaux postérieurs ne sont donc pas une adaptation à la respiration aérienne chez cette espèce mais un moyen d'obtenir une meilleure olfaction.

S'agissant d'une espèce vivant dans des eaux stagnantes et troubles on peut voir dans le développement d'un organe olfactif plus performant une adaptation à la diminution des stimuli visuels.

On notera également la présence d'une capsule cartilagineuse entourant l'organe olfactif chez les Dipneustes.

IV. LES AMPHIBIENS

Le terme Amphibien est tiré du grec *ἀμφί* (*amphi*) double et *βίος* (*bios*) vie et signifie "qui vit dans deux éléments". Ainsi les Amphibiens passent la plus grande partie de leur vie sur terre, mais ils naissent dans l'eau et ils y retournent pour s'y reproduire.

Les Amphibiens ont été les premiers Vertébrés terrestres. Ils descendent de poissons vivants il y a environ 360 millions d'années dans des marécages qui peu à peu se sont desséchés. Ces poissons, proche des Ostéichthyens ont donc commencé une lente évolution vers la sortie des eaux pour passer à un mode de vie terrestre tout en gardant ce besoin de retour à l'eau. Parallèlement leurs nageoires sont devenues des membres, condition nécessaire au déplacement terrestre, cette évolution donnant naissance au groupe des Tétrapodes.

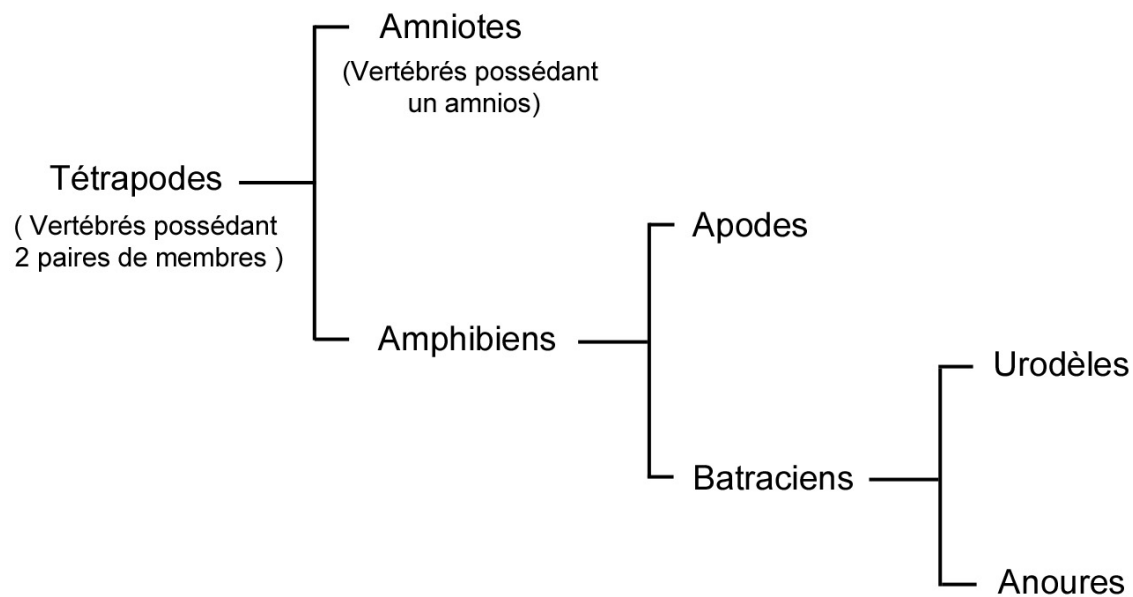


Figure 23 Arbre phylogénétique des Tétrapodes

La classe des Amphibiens actuels est classée en trois ordres différents : les Apodes appelés aussi Gymnophiones au corps allongé et dépourvu de membres, les Urodèles (salamandres et tritons) et les Anoures (grenouilles et crapauds) (voir Fig. 23).

Chez les Amphibiens l'organe olfactif acquiert une fonction respiratoire en conduisant l'eau aux branchies chez la larve ou l'air extérieur au poumon via un passage par une cavité buccale souple et dépressible chez l'adulte (Yvroud & Grassé 1995a) .

Une description détaillée de celui-ci a été faite (Gerard & Grassé 1954) et (Yvroud & Grassé 1995b) .

Il existe des caractéristiques communes aux trois ordres et des caractéristiques spécifiques à chacune. Chaque canal nasal comprend toujours trois parties: une antérieure, le vestibule d'accès, ouvert sur l'extérieur par les narines externes; une moyenne, le sac olfactif; une postérieure, les choanes ou narines internes.

Le terme choane est dérivé du grec *χοάνη* (*koané*) signifiant entonnoir et désigne l'orifice nasal postérieur interne chez les Tétrapodes.

La narine antérieure est donc externe et la narine postérieure ou choane s'ouvre sur la plafond de la cavité buccale, à son extrémité antérieure.

Les choanes se percent très tôt chez les très jeunes larves, au niveau d'une évagination du plafond buccal (Hourdry & Beaumont 1985)

L'organe olfactif ne présente pas de lamelles olfactives (à la différence des poissons ou des Dipneustes), mais présente une crête dont l'axe s'attache à la capsule cartilagineuse qui entoure le sac.

Le sac (en particulier la voûte) est recouvert d'épithélium olfactif, mais on voit apparaître des territoires, surtout ceux en contact avec l'air qui sont tapissés d'un épithélium de type respiratoire. Le sac nasal principal présente un ou plusieurs diverticules latéraux qui lui sont rattachés par un passage assez étroit: un épithélium olfactif les recouvre en partie: leur fonction est uniquement olfactive.

De plus, disposition nouvelle du fait de la respiration aérienne, un grand nombre de glandes s'ouvrent dans l'organe olfactif pour maintenir l'humidification de la muqueuse. Les unes, glandes acineuses simples (glandes de Bowman) à la surface de l'épithélium olfactif; les autres, glandes tubuleuses composées, plus profondes, réparties en plusieurs groupes déversent leurs sécrétions dans les territoires de l'épithélium respiratoire. Enfin le sac lacrymal qui s'ouvre à l'entrée du sac principal vient apporter à l'ensemble un complément d'humectation.

En dehors de ces caractères communs, la structure de l'organe olfactif diffère dans les trois ordres d'Amphibiens actuels, nous allons maintenant les passer en revue.

A. Les Urodèles

Le terme Urodèle vient du grec οὐρά (*oura*) queue et δῆλος (*dèlos*) visible et signifie "à queue visible", car chez ces animaux la queue persiste après la métamorphose, contrairement aux Apodes et aux Anoures.

L'autre nom de l'ordre est Caudate, provenant du mot cauda signifiant queue en latin.

Il regroupe les Salamandres, les Tritons et d'autres espèces apparentées. Les Urodèles possèdent des caractères d'Amphibiens primitifs, vivant dans les milieux humides et frais sous les pierres ou les souches. À terre, ils ne se déplacent pas par bonds comme les Anoures, mais le plus souvent en marchant, parfois en courant. Les espèces aquatiques peuvent se déplacer au fond de l'eau en marchant, et sont d'assez bons nageurs, utilisant leur queue bien développée pour la propulsion.

L'organe olfactif des Urodèles communique avec l'extérieur par une ouverture presque linéaire placée à l'extrémité et sur les cotés du museau. Un très court vestibule lui fait suite, dirigé de dehors en dedans, qui aboutit à l'organe olfactif au niveau du cavum principal. Le cavum principal, vaste et médian, plus large que haut, forme en arrière de la narine un récessus latéral, subdivisé en récessus alaris et sacciformis, dans l'angle dorso-latéral duquel débouche le canal nasolacrymal (voir Fig. 24 et 25).

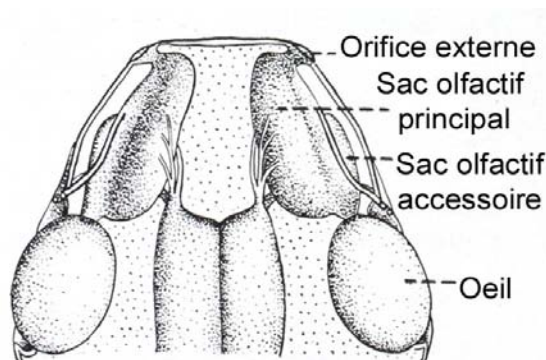


Figure 24 Vue dorsale de l'organe olfactif de *Triton alpestris* (Urodèle) d'après (Gerard & Grassé 1954)

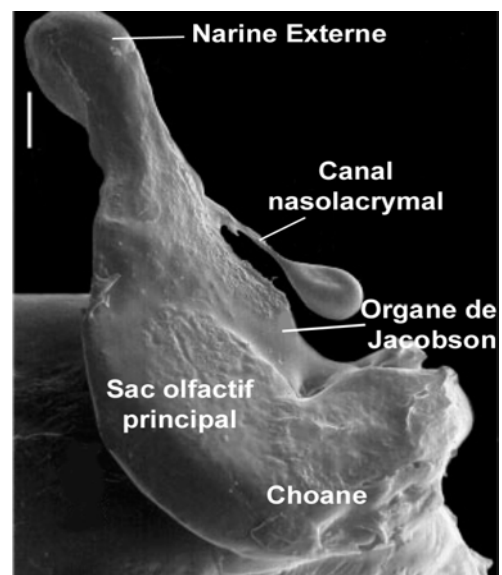


Figure 25 Vue dorsale de l'organe olfactif Droit de *Dicamptodon tenebrosus* en microscopie électronique à balayage d'après (Stuelpnagel & Reiss 2005)

Dans la moitié postérieure de l'organe olfactif, ce récessus latéral, élargi, d'orientation latéroventrale constitue le sac nasal accessoire ou organe de Jacobson. Au niveau et en arrière de la choane, il se prolonge dans la paroi buccale par le sillon maxillo-palatin, limité ventralement par le pli palatin.

Les choanes s'ouvrent à la partie moyenne du plancher du sac principal, qui les déborde vers l'arrière.

L'épithélium olfactif recouvre le sac principal et le sac accessoire; il s'y dispose en bandes parallèles séparées par d'étroites lignes d'épithélium cilié.

En deux régions cependant, la paroi interne du cavum principal, et le canal d'union entre les deux sacs, il fait place à de l'épithélium respiratoire: cellules ciliées mêlées à un nombre variable de cellules mucipares.

Outre les glandes de Bowman qui traversent l'épithélium olfactif, on trouve encore les groupements glandulaires suivants, formés d'éléments tubuleux: la glande inférieure qui s'ouvre dans le fond de l'organe de Jacobson et la glande supérieure qui déverse ses sécrétions dans le vestibule.

Au cours de la vie aquatique, la cavité nasale est normalement remplie d'eau: Mathes a montré en 1934 qu'en cet état l'animal possédait un sens olfactif aigu, l'eau chargée de particules odorantes y est attirée par deux mécanismes. Le mouvement ciliaire de l'épithélium recouvrant ces cavités (de façon mineure) et la succion opérée par l'abaissement du plancher de la bouche en occlusion, qui s'ouvre ensuite pour rejeter le liquide ainsi inhalé.

B. Les Apodes

Le terme Apode est tiré du préfixe privatif grec *ἀ-* (*a*) privé de et de *ποδός* (*podos*) pied et se réfère à l'absence de membres chez l'animal.

L'autre nom de l'ordre est Gymnophiones est dérivé de *γυμνος* (*gymnos*) nu et *οφίς* (*ophis*) serpent venant du fait qu'ils ont été initialement considérés comme des Serpents (voir Fig. 27). Les Apodes sont donc caractérisés par l'absence de membres et de ceinture, possédant un corps allongé, annelé, dont le derme renferme des écailles minéralisées traduisant par leurs disposition la segmentation du corps. Habitant dans les régions tropicales, les Apodes mènent une vie fouisseuse, à la manière des vers de terre, mais certains, adaptés à la vie dans les marais, sont nageurs.

L'organe olfactif des Gymnophiones s'ouvre à l'extérieur par un orifice placé près de la pointe du museau, de chaque côté de la ligne médiane. Le vestibule de la narine externe débouche dans la cavité olfactive principale qui s'étend latéro-dorsalement en un récessus latéral (voir Fig. 26).

Celle-ci, après un trajet horizontal assez court, s'ouvre dans la bouche par de larges choanes. En coupe transversale, cette cavité prend l'aspect d'une virgule placée horizontalement (voir Fig. 26), à tête interne, à concavité inférieure; l'extrémité de la virgule se prolonge vers l'extérieur par le récessus latéral.

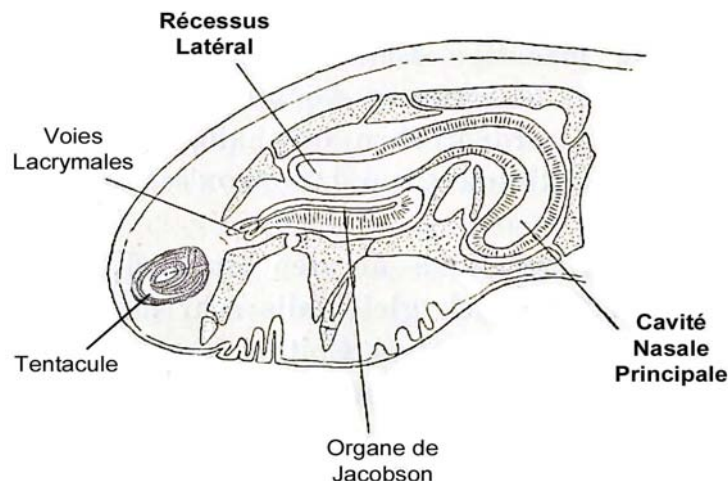


Figure 26 Coupe transversale de la moitié droite de la tête (en avant de la choane)
d'*Ichtyophis glutinosus* (Apode) d'après (Seydel 1895)

La cavité nasale principale est lisse, sa muqueuse ne présente pas de plissements; l'épithélium olfactif, d'épaisseur variable suivant les endroits, la recouvre uniformément sauf au niveau du récessus latéral.

A cette cavité principale est annexée une cavité accessoire latérale, parfois appelée organe de Jacobson. Il a la forme d'un tube allongé placé en dessous de la cavité principale avec laquelle il communique près de l'ouverture choanale. Par ailleurs la cavité accessoire vient également s'ouvrir par un canal étroit dans le fond de la gaine vaginale d'un appareil propre aux Apodes, le tentacule dit tactile (voir Fig. 27). L'animal projette et rétracte alternativement de quelques millimètres cet appareil suivant un rythme rapide lors de ses déplacements. Cette partie exsertile (faisant saillie hors du corps de l'animal) ne constitue qu'une minime fraction de l'organe, qui se prolonge vers l'arrière en longeant l'organe olfactif. La tentacule possède un muscle rétracteur, un muscle protracteur et une gaine.

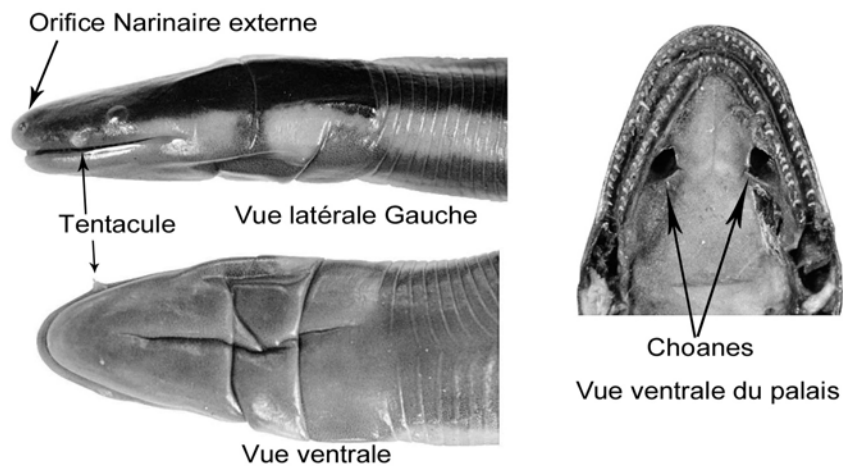


Figure 27 Détails de la tête d'*Ichthyophis kodaguensis* d'après (Wilkinson et al. 2007)

Il est admis que l'organe tentaculaire sert à l'olfaction. En effet, la contraction du muscle protracteur, en même temps qu'elle fait saillir la tentacule, exprime le contenu des glandes qui l'entourent. Celles-ci déversent leur produit dans la gaine de l'organe tentaculaire qui s'en trouve humecté complètement lorsqu'il pointe à l'extérieur. La rétraction du tentacule ramène dans la gaine le liquide qui s'est chargé d'odeurs, et qui remonte, en même temps que l'air jusqu'au sac nasal accessoire. Le sac nasal accessoire est donc à la fois olfactif (de manière prépondérante) et respiratoire (de manière accessoire).

Il s'agit probablement d'une adaptation à la vie fouisseuse qui permet à l'animal de s'orienter dans le tunnel qu'il est en train de creuser alors que les narines et la bouche sont hermétiquement fermées.

Le sac nasal possède de nombreuses glandes: les glandes de Bowman, acineuses simples, sont courtes et les glandes composées formant deux groupes bien distincts: l'un qui correspond à la glande nasale externe des Urodèles; l'autre qui se déverse dans le sac nasal accessoire, un peu avant le départ du canal de communication avec la glande tentaculaire.

C. Les Anoures

Le terme Anoure vient du préfixe privatif grec α - (*a*) privé de et de οὐρά (*oura*) queue et signifie "sans queue", car chez cet animal la queue ne persiste pas après la métamorphose, contrairement par exemple aux Urodèles.

Il regroupe des Amphibiens sans queue, avec une tête large, avec des pattes postérieures et une ceinture pelvienne très développées qui leur permet de sauter. Entrent dans cette catégorie les grenouilles, rainettes et crapauds. La plupart des espèces mènent un mode de vie semi-aquatique, mais peuvent aussi évoluer sur terre ferme en sautant ou grimpant.

L'orifice narinaire des Anoures, Amphibiens à septum nasal étroit, est plus médian que celui des Urodèles, Amphibiens à septum nasal large. Il communique avec la cavité principale et avec les cavités nasales latérales, tapissées d'épithélium banal. La cavité nasale principale se poursuit en cul-de-sac en arrière de l'ouverture choanale; à ce niveau, son plancher se soulève en une éminence olfactive à axe cartilagineux (voir Fig. 28); chez les espèces terricoles, l'éminence est plus prononcée et se recourbe en une ébauche de cornet.

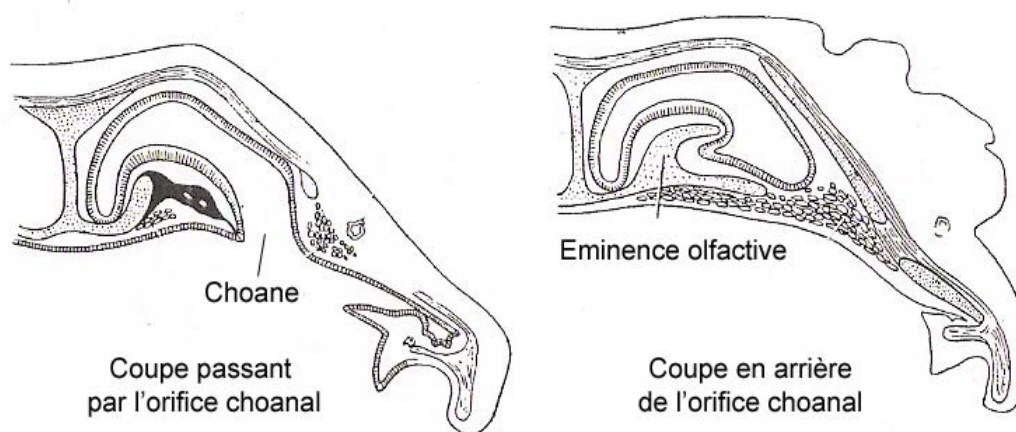


Figure 28 Coupes transversales de *Bufo viridis* d'après (Gerard & Grassé 1954)

En avant de l'ouverture choanale, le plancher de cette même cavité principale présente une étroite et courte rainure conduisant d'abord dans une cavité assez basse, le cavum moyen, puis par un court canal qui en part vers le bas à une chambre plus vaste, le cavum inférieur, qui s'étend vers l'avant où il se termine en cul-de-sac (voir Fig. 29).

Dans sa partie moyenne, le cavum inférieur se prolonge horizontalement en deux ailes: l'une externe, le récessus latéral; l'autre interne recouverte d'épithélium olfactif très haut, il s'agit de l'organe de Jacobson.

La position médiane de cet organe chez les Anoures (alors qu'il est latéral chez les Apodes et les Urodèles) est identique chez les Vertébrés et les Mammifères.

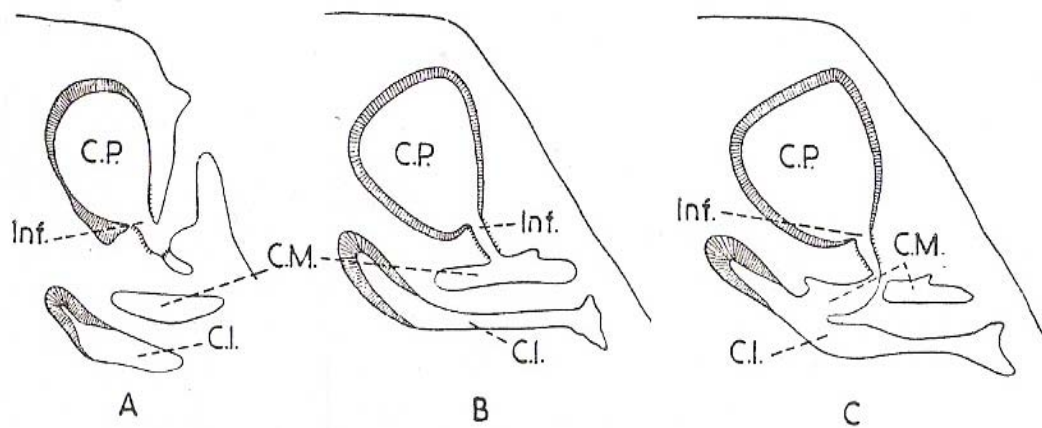


Figure 29 Coupes transversales d'avant en arrière de *Bufo vulgaris* d'après (Gerard & Grassé 1954)

A au niveau de l'orifice narinaire ; **B** au niveau du cavum moyen ; **C** au niveau du cavum inférieur

C.P., cavum principal ; C.M. cavum moyen ; C.I. cavum inférieur ; Inf infundibulum

En hachuré les territoires d'épithélium olfactif (Cavum Principal et Organe de Jacobson)

La cavité nasale principale, ainsi que l'organe accessoire, dit de Jacobson, sont recouverts presque entièrement d'épithélium olfactif; chez certaines espèces le récessus latéral l'est aussi. Il existe des glandes de Bowman situées dans l'épithélium olfactif, sauf au niveau de l'organe de Jacobson. De plus des glandes bien définies sont également présente: la glande nasale médiane et la glande nasale interne.

D. Fonctions de l'organe olfactif des Amphibiens

L'organe nasal des Amphibiens a une double fonction: olfactive et respiratoire.

Au cours des respirations buccale et pulmonaire des Amphibiens métamorphosés, l'air inspiré circule dans le cavum principal; l'air expiré passe par les cavités latérales: sillon maxillo-palatin, cavum inférieur, cavum moyen, recessus sacciformis et recessus alaris. (Yvroud & Grassé 1995b)

Dans la ventilation buccale, seul le plancher buccal intervient par ses mouvements dus à la contraction et au relachement du muscle sterno-hyoïdien. Ce mécanisme est appelé oscillations buccales. Les narines sont ouvertes et la glotte est fermée, la cavité buccale s'emplit d'air sous l'effet de la pompe buccale et le poumon reste gonflé. Ces oscillations s'effectuent une à deux fois par secondes et sont observés chez les Anoures et les Urodèles. Elles vont donc réaliser un mouvement bidirectionnel de l'air dans l'organe olfactif.

Dans la ventilation pulmonaire, on observe un cycle ventilatoire en deux temps (comme chez les Dipneustes et chez tous les Tétrapodes) (Roux 2002) . Durant la première phase, les narines sont ouvertes au moment de l'inspiration (glotte fermée) et du rejet de l'air contenu dans les poumons (glotte ouverte). L'entrée d'air est effectuée grâce à la pompe buccale mais s'effectue (à la différence des Dipneustes) en empruntant l'appareil olfactif. Durant la deuxième phase les narines se ferment, la compression de la cavité buccale entraîne un passage de l'air s'y trouvant dans les poumons.

Il faut préciser que chez les Amphibiens la respiration pulmonaire n'assure pas la totalité des échanges respiratoires. D'autres mécanismes permettent l'oxygénation du sang. Tout d'abord lors des oscillations buccales, la paroi de la cavité buccale est richement vascularisée et des échanges gazeux ont lieu à ce niveau. D'autre part la peau participe de manière plus ou moins importante à la respiration. Chez les Anoures par exemple la respiration cutanée est responsable de 20 % en moyenne de l'incorporation d'oxygène et de près de 80 % de l'excrétion de CO₂ (Roux 2002).

Chez les Amphibiens certaines espèces ne possèdent pas de poumons, la famille des Plethodontidés regroupant 350 espèces, soit 70 %, des Salamandres (Urodèles) (AmphibiaWeb s. d.) (Min et al. 2005), ainsi que quelques représentants des Anoures (Bickford et al. 2008) et des Apodes (Nussbaum & Wilkinson 1995). La totalité des échanges chez ces espèces devant s'effectuer par voie transcutanée, buccopharyngée ou par des branchies (Bickford et al. 2008).

Chez les larves, le sac nasal est irrigué avec de l'eau par la pompe buccale, aidée par la fonction ciliaire épithéliale. Le flux chez les larves est unidirectionnel, des valves choanales (disparaissant pendant la métamorphose) empêchant un retour d'eau dans les cavités nasales (Hourdry & Beaumont 1985) .

L'odorat est bien développé chez les Amphibiens et d'autant plus qu'il supplée souvent à la vue au cours de l'activité nocturne de nombreuses espèces (Salamandridés, Anoures...) ou chez les formes cavernicoles aquatiques (Protée, Pléthodontidés) et terrestres fouisseuses (Apodes) dont les yeux sont atrophiés.

Bien que l'organe olfactif atteigne son développement maximum chez les formes terrestres, il reste toutefois fonctionnel en milieu aquatique.

Par exemple il a été démontré que la salamandre tigrée *Ambystoma tigrinum* allait

préférentiellement mordre des sacs situés sous l'eau et contenant des vers. L'occlusion des narines de l'animal éliminait ces réponses démontrant le rôle joué par l'organe olfactif (Nicholas 1922).

Dans l'arbre évolutif des espèces (voir Arbre phylogénétique complet en Annexe 1) les Amphibiens sont les premiers à présenter un organe olfactif qui joue aussi le rôle d'organe respiratoire.

Comme le montre la Figure 30 nous sommes passés d'un organe olfactif réalisant une fossette chez les Chondrichthyens à un organe formant un tunnel borgne comme chez la Lamproie. Puis une communication est apparue avec la cavité buccale, au départ pour améliorer les capacités olfactives comme chez les Dipneustes. Cette communication a ensuite été "récupérée" chez les Amphibiens par l'organe respiratoire et l'organe olfactif joue les deux rôles.

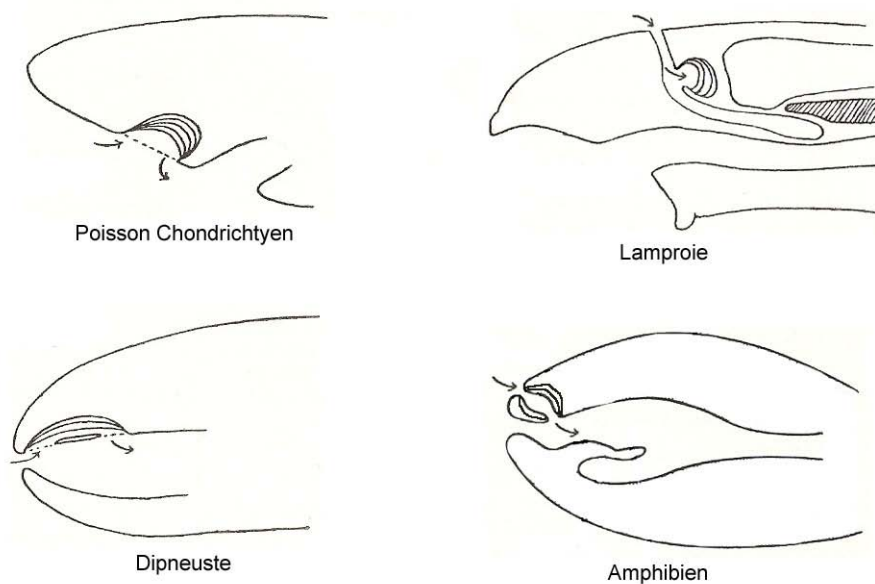


Figure 30 Schémas des organes olfactifs de différents Vertébrés d'après (Eaton 1960) et (Torrey & Feduccia 1979)

L'évolution d'une structure vers une fonction autre que celle pour laquelle elle s'était développée a été décrite par Stephen Jay Gould et Elisabeth Vrba dans le concept d'exaptation (Gould & Vrba 1982). Ainsi les traits coaptés pour leur usage actuel après être apparus à l'origine pour remplir une fonction différente (ou n'en remplir aucune) sont appelés des exaptations.

L'abouchement interne de l'organe nasal, ou choane, chez les Amphibiens est situé en position très antérieure dans la cavité buccale par rapport aux Reptiles ou aux Mammifères. Nous allons maintenant étudier avec les Reptiles le recul progressif des choanes.

V. LES REPTILES ET LES CROCODILIENS

Le terme Reptile est tiré du latin reptus "qui rampe" bien que ce ne soit pas une caractéristique universelle de cette classe.

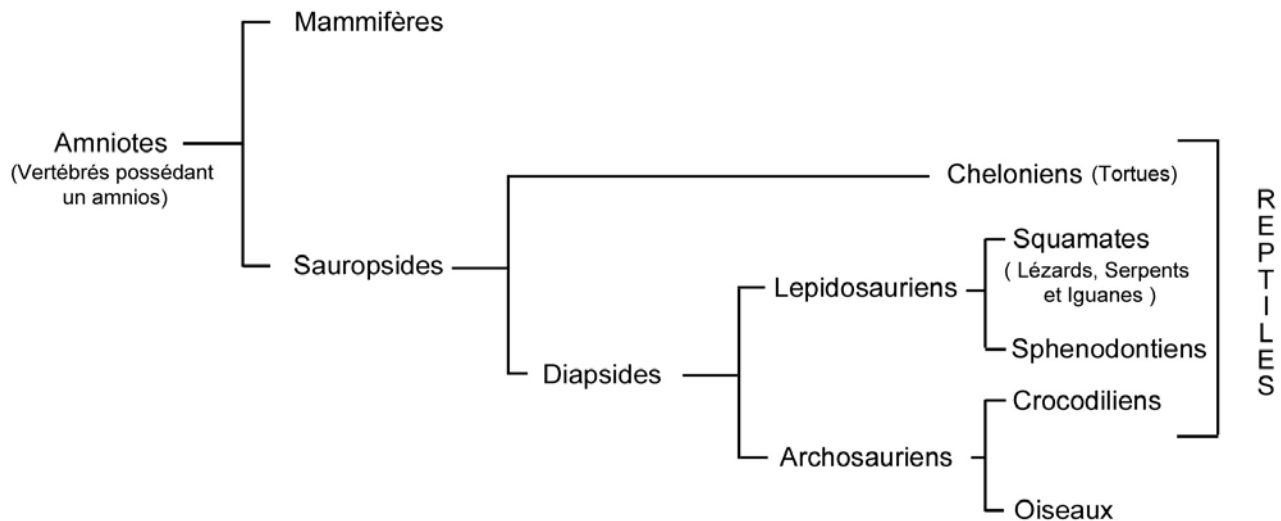


Figure 31 Arbre phylogénétique des Amniotes

Les termes Sauropsides, Diapsides, Lepidosauriens et Archosauriens ont été donnés par les biologistes du milieu du XIX^{ème} siècle, ces groupes ont ensuite été modifiés avec l'avancée des connaissances notamment paléontologiques. Les noms donnés à l'époque sont pour certains obsolètes à l'heure actuelle, du fait par exemple de l'incorporation des Oiseaux.

La clade des Sauropsides, qui signifie "tête de Lézard" se divise entre les Diapsides et les Anapsides. Le nom des Diapsides indique la présence de deux (d'où le préfixe grec di-) fenêtres temporelles sur chaque côté de la tête. Les Anapsides, non mentionnés sur la Figure 31, ne possèdent pas de fenêtres temporelles (indiqué par le préfixe privatif grec a-) et sont représentés actuellement uniquement par les Chéloniens. Il faut noter que les Mammifères font quant à eux partie des Synapsides et possèdent une seule fosse temporelle par côté suite à la fusion des arches (indiquée par le préfixe syn-).

La sous-clade des Diapsides comprend les Lépidosauriens, qui signifie "Lézards à écailles", et les Archosauriens qui signifie "Lézard dominants".

Le groupe des Reptiles comprend plus de 6 000 espèces réparties en quatre ordres : les Cheloniens (ou Testudinés), les Sphénodontiens (ou Rhynchocéphales), les Squamates et les Crocodiliens (voir Fig. 31).

Il s'agit d'un groupe paraphylétique (ne regroupant qu'une partie seulement des descendants d'un ancêtre commun) avec certaines caractéristiques communes: ils sont poïkilothermes (avec une température corporelle variable) ; ils possèdent un condyle occipital simple s'articulant avec la première vertèbre et une peau recouverte d'écailles.

Nous allons étudier l'organisation générale de l'organe olfactif des Reptiles avant de voir plus en détail celui des Crocodiliens.

A. Organisation générale de l'organe olfactif

L'organe olfactif des Reptiles est composé de la sorte: on retrouve des narines dorsales, un vestibule nasal court, une chambre olfactive qui s'abouche par un canal naso-pharyngien (quand il est présent) dans la cavité buccale par les choanes (voir Fig. 32, 33 et 34). Nous allons en détailler les éléments.

1) Le vestibule

Le vestibule des Reptiles actuels est une partie tubulaire de la cavité nasale allant de la narine externe à la cavité principale (cavum nasi proprium). Le vestibule est toujours individualisable du cavum du fait du très grand diamètre de ce dernier qui lui fait suite.

2) Le canal naso-pharyngien

Le canal naso-pharyngien est défini comme étant toute connexion tubulaire entre la cavité nasale principale et la choane. La longueur de celui-ci varie extrêmement (voir Fig.32, 33 et 34) en fonction du développement d'un palais secondaire et du déplacement postérieur consécutif des choanes. C'est toujours un tube simple sans structures associées et l'épithélium le bordant n'a aucun rôle sensoriel.

Les Sphénodontiens n'ont pas de canal naso-pharyngien, celui-ci est très court chez les Squamates, assez long chez les Tortues et atteint son développement maximum chez les Crocodiliens. Certains auteurs séparent de ce fait les Crocodiliens des autres Reptiles.

3) La cavité nasale principale

La portion de la cavité nasale située entre le vestibule et le canal naso-pharyngien correspond à la cavité nasale principale (cavum nasi proprium).

Elle forme une chambre relativement large et complexe, dont la forme varie grandement parmi les Reptiles. L'épithélium sensoriel en recouvre une partie variable mais ne borde ni le vestibule ni le canal naso-pharyngien.

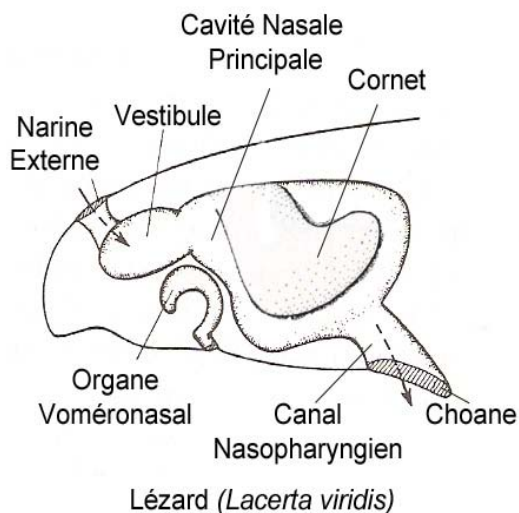


Figure 32 Vue de la paroi latérale de l'organe olfactif d'un Squamate modifié d'après (Romer & Parsons 1986)

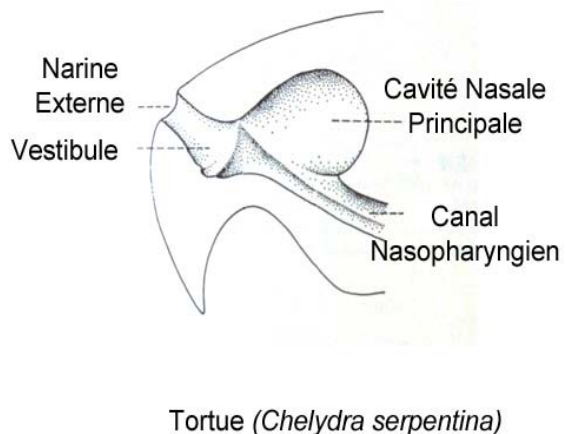


Figure 33 Vue de la paroi latérale de l'organe olfactif d'un Chélonien d'après (Parsons 1970)

4) Les cornets

On définit un cornet comme une projection de la paroi latérale de la cavité nasale à l'intérieur de celle-ci. Chez les Reptiles ces projections se retrouvent uniquement dans la cavité principale.

Les homologues effectuées entre les différents groupes de Tétrapodes sont incertaines. Les Amphibiens n'en possèdent pas, ni les Tortues. Tous les autres Tétrapodes possèdent au moins un cornet.

Chez les Reptiles la présence du cornet divise la cavité principale en deux régions (Gerard & Grassé 1954) : l'une supérieure olfactive, recouverte d'épithélium sensoriel; l'autre inférieure respiratoire, tapissée en grande partie d'épithélium cilié. Cette disposition se maintiendra à mesure que l'on progresse dans la série des Amniotes.

5) L'organe de Jacobson

La position et la présence de l'organe de Jacobson est extrêmement variable chez les Reptiles. Chez les Crocodiliens, il existe au cours du développement embryonnaire précoce puis régresse pour être absent chez les embryons tardifs et chez l'adulte (Parsons 1970) (Saint Girons 1976). Chez les Chéloniens il n'est pas individualisé (Parsons 1970). Chez les Squamates il est indépendant de la cavité nasale principale (voir Fig. 32), ce qui est unique chez les Tétrapodes. Il s'ouvre dans la cavité buccale indépendamment et les molécules sensorielles sont amenées à l'organe par des mouvements de leur langue bifide.

Chez les Sphénodontiens il repose dans le septum nasal et communique avec le reste de la cavité nasale comme chez la plupart des Mammifères.

L'organe olfactif des Crocodiliens est chez les Reptiles le plus intéressant du point de vue de l'Evolution, il présente en effet une structure le rapprochant beaucoup de celui des Mammifères.

B. Les Crocodiliens

Le terme Crocodilien est tiré du grec κροκόδιλος (*krokodilos*) qui signifie "ver de galet".

L'organe olfactif des Crocodiliens diffère de celui des autres Reptiles par la complexité de sa structure et par l'existence de nombreux sinus paranasaux.

Les Crocodiliens actuels comprennent une vingtaine d'espèces réparties en trois familles : les Alligators, les Crocodiles et les Gavialidés. Toutes ces espèces sont semi-aquatiques et vivent dans des eaux douces ou salées des estuaires dans les régions tropicales ou chaudes. Leur alimentation se constitue de vertébrés ou d'invertébrés ingérés vivants ou morts et ils sont ovipares.

Le développement du museau a entraîné une élongation considérable des fosses nasales avec le développement d'un nez respiratoire secondaire, situé en arrière du nez respiratoire primaire (voir Fig. 34), par réarrangement progressif des os du palais secondaire (Jankowski 2011). L'orifice nasal interne migre au cours de l'évolution crocodilienne entre -200 MA et -125 MA (Russell & Wu 1997), parallèlement au développement d'un nez respiratoire secondaire aux dépens des os du palais secondaire des tétrapodes primitifs, pour s'ouvrir entre les deux ptérygoïdes, appendus verticalement sous la base du crâne, à l'aplomb de la glotte.

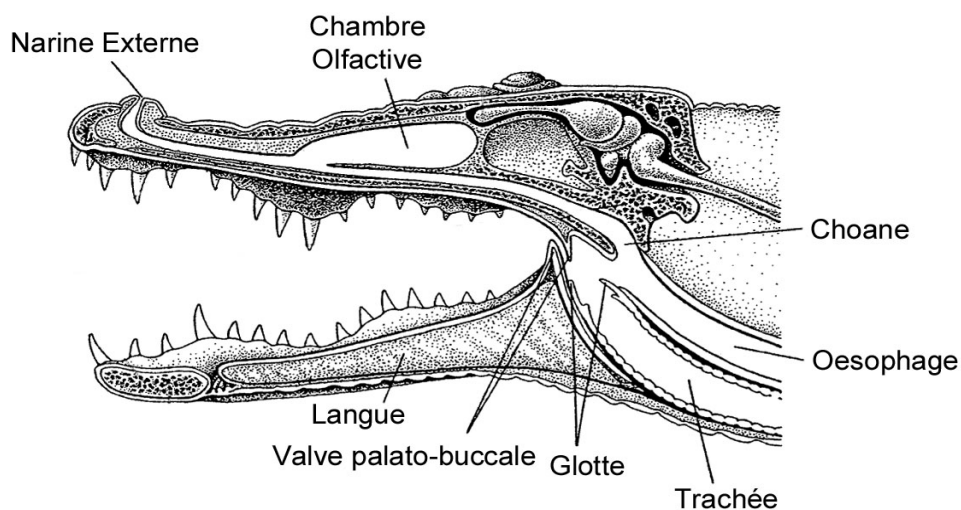


Figure 34 Coupe sagittale de la tête de *Crocodylus porosus* extrait de (Grigg & Gans 1993)

Le vestibule, très étiré, correspond au nez primaire. Le cavum olfactif qui lui fait suite est très long aussi. Dans sa partie antérieure, son plancher est troué d'un orifice qui donne dans un canal naso-pharyngien allongé. De ce fait le cavum olfactif proprement dit est situé au-dessus de sa partie respiratoire, qui correspond au nez respiratoire secondaire.

La séparation entre la cavité olfactive principale et le nez respiratoire secondaire est muqueuse (Saint Girons 1976), il n'y a pas de structure osseuse ou cartilagineuse comme on le retrouvera plus tard chez les Mammifères avec la lame transversale.

Les Crocodiliens adultes ne possèdent pas d'organe de Jacobson. Leurs glandes nasales, en dehors des glandes de Bowman, sont peu développées.

1) Les narines externes et le vestibule

Les narines externes s'ouvrent à proximité de l'extrémité antérieure du museau sur une petite projection dorsale et regardent vers le haut. Ces narines sont en forme de croissant (voir Fig. 38) et sont très rapprochées l'une de l'autre, à la différence de la plupart des vertébrés.

Les Crocodiliens ont la possibilité de fermer et d'ouvrir leurs narines externes, l'utilité de cet élément sera discuté un peu plus loin avec la physiologie de cet organe. Il existe en effet un tissu caverneux érectile associé à des fibres musculaires sur le rebord narinaire antérieur réalisant la fermeture de celui-ci. Un large muscle dilatateur de la narine est situé à la partie postérieure de celle-ci et sa contraction tire et ouvre l'orifice.

Ces muscles forment la voussure ou projection dorsale de la narine (voir Fig. 35), ils sont innervés par des nerfs crâniens sympathiques. (Bellairs & Shute 1953)

Le vestibule est une petite structure tubulaire faisant suite à la narine externe.

La partie ventrale du vestibule est légèrement plus large que la partie dorsale et présente une courbure postérieure menant à la cavité nasale principale. Il est bordé d'un épithélium stratifié kératinisant qui fusionne avec l'épithélium prismatique (respiratoire) de la cavité principale.

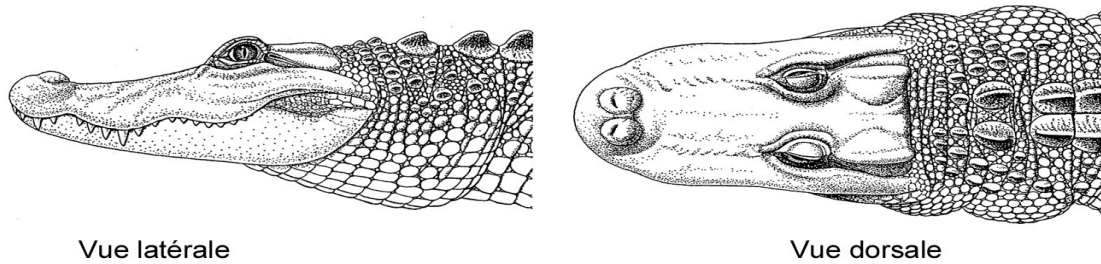


Figure 35 Tête d'un Caiman d'après (Grigg & Gans 1993)

2) La cavité nasale principale

La cavité nasale principale des Crocodiliens est différente de celle des autres Reptiles. Il y a chez l'adulte trois cornets sur la paroi latérale (voir Fig. 36):

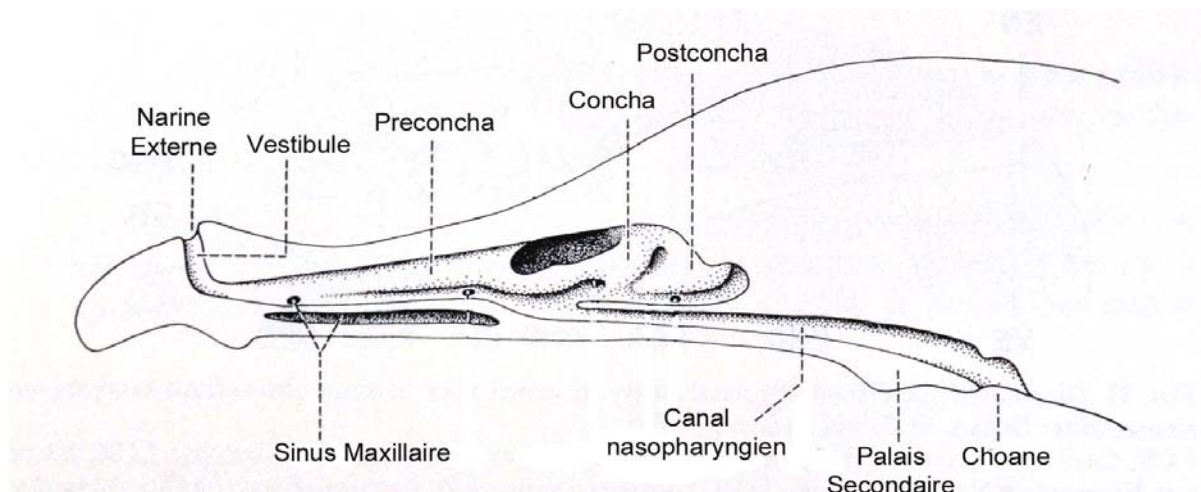


Figure 36 Vue médiale de la paroi latérale de la cavité nasale d' *Alligator mississippiensis* d'après (Parsons 1970)

- La preconcha, antérieure, formant une projection dorso-latérale dans la cavité. Celle-ci est large et basse et est supportée par une invagination de la capsule nasale cartilagineuse.
- La concha ou cornet qui forme une projection proéminente qui prend place en arrière de la preconcha et tourne en direction postero-dorsale. La partie la plus postérieure de cette concha se projette vers l'arrière dans la cavité. Il présente un attachement dorso-latéral à la capsule nasale réduit à une simple lamelle de cartilage, ce qui le rend très proche des cornets des Mammifères par sa structure.
- la postconcha ou faux cornet qui forme une proéminence basse de la paroi postérolatérale de

la cavité nasale qui est disposée de manière latéroventrale par rapport à la concha. Elle se situe dans une cavité de la capsule nasale cartilagineuse.

Une étude histologique chez des Crocodiles (*Crocodylus niloticus*) et des Caimans (*Caiman crocodilus*) (Saint Girons 1976) a constaté la distribution suivante des différents types de muqueuse. L'épithélium olfactif est situé uniquement dans la cavité nasale principale, il apparaît juste en arrière du vestibule. Très vite, il s'étend sur la moitié dorso-médiale, puis dorsale du cavum, situation qu'il garde jusqu'à l'espace anté-orbitaire.

Une reproduction des coupes effectuées par St Girons sont reproduites dans l'Annexe 2.

Le reste de la cavité nasale principale est revêtu d'un épithélium non sensoriel où l'on distingue un type "respiratoire" classique, qui s'amincit toutefois dans les récessus profonds et surtout dans la cavité postconchale, et un type "glandulaire", localisé à la moitié ventro-latérale de la cavité nasale principale et au canal lacrymal où son hypertrophie donne naissance à la volumineuse glande naso-lacrymale.

3) Les récessus et sinus

Les Crocodiliens possèdent sept récessus et sinus en marge de la cavité nasale principale.

Les quatre premiers sont inclus à l'intérieur de la capsule nasale cartilagineuse et les trois autres sont extracapsulaires (voir Annexe 2).

Ils ont été décrit par Bertau d'après une étude embryologique puis par Parsons qui a utilisé cette première étude en l'agrémentant d'observations d'adultes (Bertau 1935) (Parsons 1959).

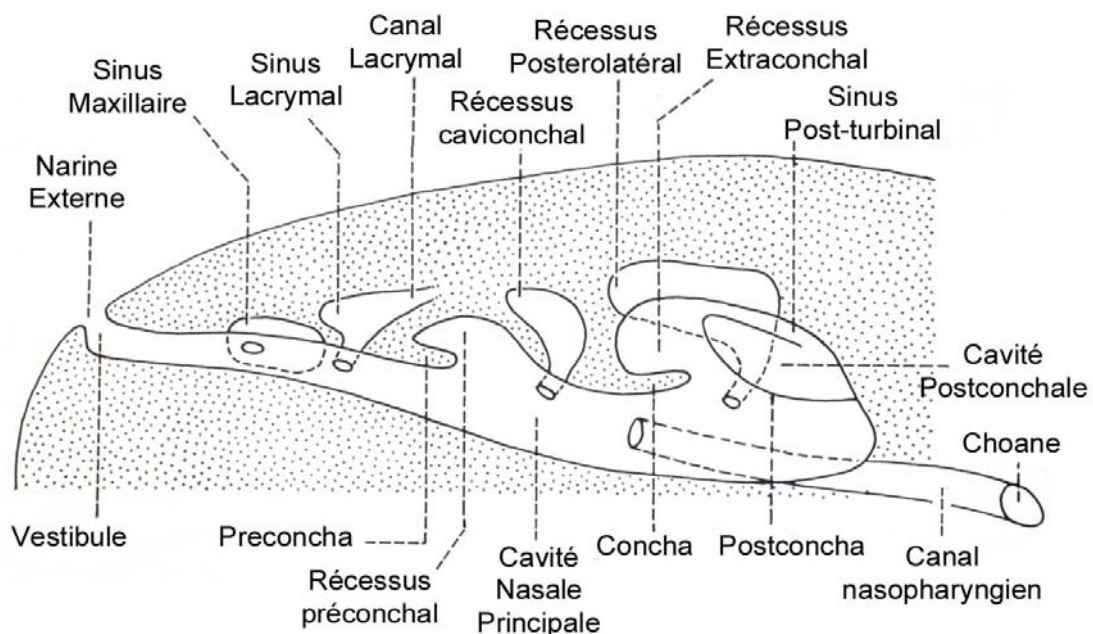


Figure 37 Diagramme de la cavité nasale d'un Crocodilien en vue dorsale d'après (Bertau 1935) et (Parsons 1970)

L'épithélium olfactif tapisse les parties dorsales du récessus préconchal et du volumineux récessus extraconchal, mais il ne s'étend pas dans les sinus et récessus profonds (les cavités extra-capsulaires et les deux cavités intracapsulaires postconchales) qui sont donc dépourvus de toute fonction olfactive (Saint Girons 1976).

a) Les quatre cavités intracapsulaires

- Le récessus préconchal est une petite poche se trouvant sur la paroi dorsolatérale de la cavité, entre la preconcha et la concha. Il est grand ouvert dans la cavité et représente le plus petit récessus du nez crocodilien.
- Le récessus extraconchal qui se trouve entre la concha et la postconcha, c'est une cavité étroite étendant la hauteur de la cavité nasale.
- les deux derniers se trouvent à l'intérieur du cartilage supportant la postconcha. Il s'agit de la cavité postconchale et du sinus post-turbinal.

b) Les trois cavités extracapsulaires

- Le récessus caviconchal est un sinus extracapsulaire s'ouvrant dans la cavité principale en dessous de la moitié antérieure de la concha. Il s'agit d'une cavité digitiforme s'étendant antéro-latéralement.
 - Le récessus postero-latéral est un sinus de taille moyenne situé sous le récessus extraconchal et est relié à la cavité principale par un étroit canal.
 - Le dernier sinus extra-capsulaire est le sinus maxillaire. Se développant à l'âge adulte il n'avait pas été décrit initialement (Bertau 1935). Ce large sinus est situé à l'intérieur de l'os maxillaire, sous la moitié antérieure de la cavité nasale principale. Son ouverture est au niveau de la paroi latérale, en avant du canal lacrymal et de l'extrémité antérieure de la preconcha.
- Classiquement les différents auteurs s'accordent pour dire que le sinus maxillaire crocodilien n'est pas un homologue du sinus maxillaire des Mammifères. Notamment parce que la plupart des fossiles de Reptiles n'en possèdent pas.

4) Le canal nasopharyngien

Le canal naso-pharyngien des Crocodiliens est un étroit et très long tube menant à la choane depuis la partie moyenne ou postérieure de la cavité nasale principale (voir Fig. 34).

Contrairement à la cavité nasale principale, aucun sinus ou récessus ne s'y abouche.

Il forme avec la partie inférieure de la cavité nasale principale un long couloir respiratoire, situé sous la chambre olfactive et bordé par un épithélium de type respiratoire.

5) Fonctionnement et rôle de l'organe olfactif

En plus du recul des choanes, les Crocodiliens ont bénéficié de l'apparition d'une valve bucco-pharyngienne (Schwenk 2008) . Celle-ci est constituée de deux +replis tissulaires, l'un dorsal appendu à l'extrémité postérieure du palais secondaire, le repli palatin et l'autre ventral fixé en arrière de la langue et se projetant en arrière et dorsalement, le repli hyoïdien (voir Fig. 34).

La valve ventrale s'élève avec la base de langue et forme ainsi avec le repli palatin une fermeture étanche à l'arrière de la cavité buccale, en avant des choanes.

Ceci permet le maintien de la perméabilité des voies aériennes même lorsque la bouche ouverte est immergée. Les Crocodiliens peuvent donc respirer avec le museau ouvert dans l'eau, à la condition que leurs narines externes restent à la surface. Cette capacité étant facilitée par la position dorsale des orifices narinaires sur une surélévation du museau.

Cette valve leur permet également d'utiliser leur bouche pour capturer des proies sans inonder les voies aériennes, la proie capturée par l'animal pouvant être noyée ou dépecée sous l'eau sans interrompre le flux respiratoire.

Comme expliqué plus haut les Crocodiliens sont dotés d'un système de muscles associés aux narines qui permettent leur ouverture et fermeture. Comme montré sur la Figure 38 l'orifice narinaire ouvert est circulaire et lorsqu'il se ferme il prend la forme d'un croissant à concavité postérieure (Bellairs & Shute 1953) .

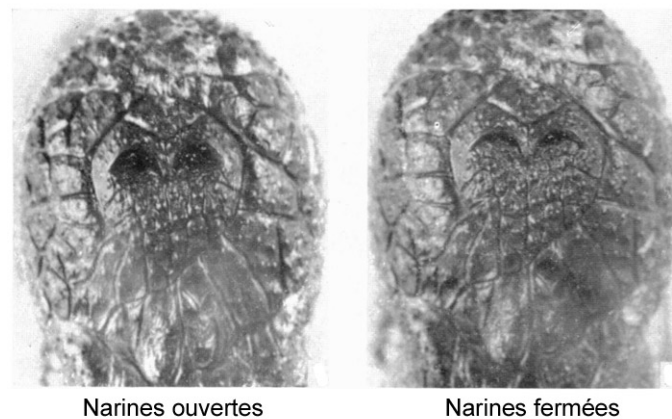


Figure 38 Vue dorsale du museau de *Crocodilus cataphractus* d'après (Bellairs & Shute 1953)

L'orifice narinaire est maintenu à moitié ouvert lorsque l'animal est sur la terre ferme ou lorsqu'il est calme dans l'eau. Dans cette position de repos aquatique seuls l'élévation narinaire et les yeux émergent à la surface.

Les narines sont fermées pendant l'immersion, ce qui permet d'éviter d'inonder d'une part la cavité olfactive et d'autre part de protéger les voies aériennes.

Le mécanisme de fermeture peut être mis en jeu très rapidement et permet par exemple une plongée rapide alors que l'animal se trouvait dans la position de repos.

L'olfaction aérienne est très développée chez les Crocodiliens qui peuvent repérer des proies à de grandes distances et distinguer de la nourriture sans utiliser leur vue (Weldon & Ferguson 1993). Des Crocodiles du Nil ont par exemple été observés en train de dévorer une carcasse d'éléphant se situant à plus de 700 mètres de la plus proche rivière (Cott 1961) .

Les Crocodiliens effectuent des mouvements de pompages (ou oscillations) buccaux qui servent uniquement à effectuer des explorations olfactives, aucun mouvement de la cage thoracique ou échange gazeux n'ayant été constaté lors d'une étude respiratoire (Gans & Clark 1976). Ils sont réalisés alors que la glotte ainsi que la valve bucco-pharyngienne sont fermées, par mouvements du plancher du pharynx (Pooley & Gans 1976). Ce mécanisme présente quelques similitudes avec le phénomène de pompe buccale des Amphibiens, à la différence que les mouvements ne sont pas buccaux mais pharyngés et que la musculature narinaire est mise en jeu de lors de ces cycles olfactifs.

Un sens de l'olfaction sous l'eau est improbable du fait du mécanisme de fermeture narinaire et également parce que les Crocodiliens n'effectuent pas de pompages buccaux sous l'eau.

La détection des aliments sous l'eau est gustative et tactile (Weldon et al. 1990), les Crocodiles immergés agitant leur tête sous l'eau d'un côté à l'autre bouche ouverte.

L'organe olfactif crocodilien apparaît donc formé d'une chambre olfactive principale située sous la base du crâne et au dessus d'un couloir respiratoire nasal formé par le vestibule nasal, la partie inférieure de la chambre olfactive principale et le canal naso-pharyngien.

Il est toujours entouré d'une capsule cartilagineuse comme chez les animaux décrits précédemment dans ce travail (voir Annexe 2).

On notera enfin que par rapport aux Amphibiens, ces animaux vivants à la fois sur la terre et dans l'eau ont un sens de l'olfaction ne fonctionnant plus sous l'eau, alors même que ce sens était apparu initialement dans le milieu aquatique.

VI. LES MAMMIFÈRES

Le terme Mammifère vient du latin mamma, sein et de ferre, porter et se rapporte au fait que les femelles portent des glandes mammaires afin d'allaiter.

Les autres caractéristiques notables des Mammifères sont la présence d'un cœur à quatre cavités, d'un système nerveux et encéphalique développé, une homéothermie (c'est-à-dire par une température interne constante) et une respiration de type pulmonaire.

Une autre caractéristique importante des Mammifères est la respiration aérienne exclusive, y compris pour les espèces aquatiques qui doivent ainsi remonter à la surface, ceux-ci s'étant secondairement adaptés à la vie en milieu aquatique.

Il s'agit d'un groupe de près de 5400 espèces différentes peuplant la surface entière du globe terrestre. Voici un arbre phylogénétique partiel montrant la filiation aboutissant aux Mammifères ainsi que cette diversité.

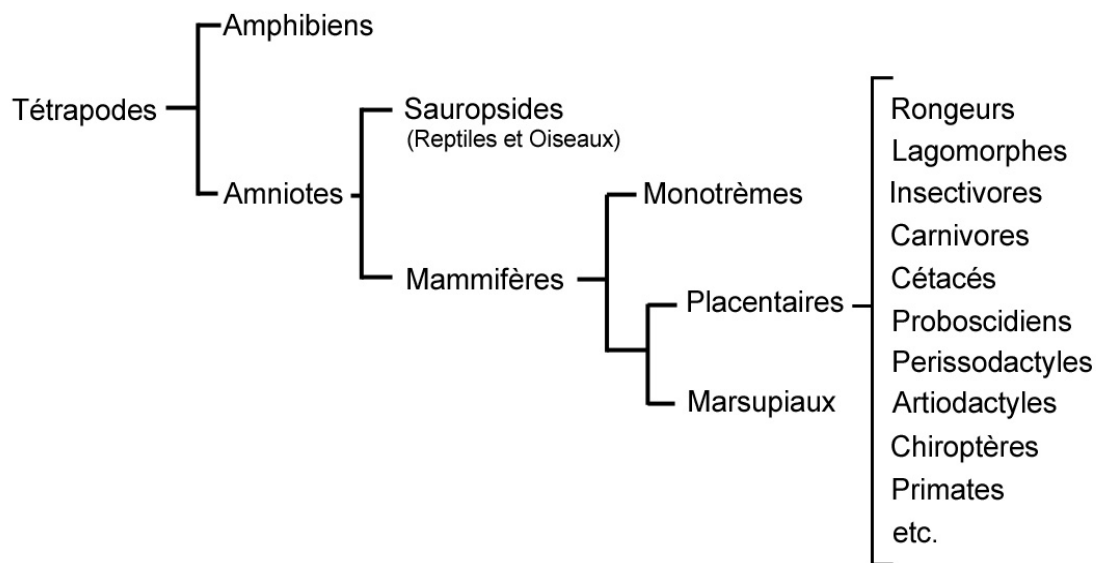


Figure 39 Arbre phylogénétique des Tétrapodes

Les Mammifères sont de tous les Vertébrés ceux chez qui le sens olfactif, principale sensibilité chimique extéroceptive, atteint son maximum de différenciation en rapport évident avec le grand développement et la complication des fosses nasales. L'olfaction joue chez la plupart d'entre eux un rôle essentiel dans la vie sensitive et parfois même le rôle le plus important, supérieur dans certains cas à la vue.

L'olfaction est très diversement développée dans la classe des Mammifères; son acuité est

proportionnelle à la surface développée par l'épithélium olfactif en général. Cet épithélium apparaît souvent de couleur jaune (*locus luteus* du Mouton) ou brune (Chien, Lapin, Cobaye) chez les animaux macrosmatiques.

Les Mammifères peuvent se classer en trois groupes suivant le développement de leur odorat (du moins sensible au plus sensible dans cet ordre): les anosmiques, les microsmatiques et les macrosmatiques.

Ces mots étant dérivés du grec οσμή (*osmé*) l'odeur auquel on a rajouté les préfixes :

ἀ- (*a*) privé de, μικρός (*mikros*) petit et μακρός (*makros*) grand.

Nous avons vu que l'organe olfactif des Vertébrés aériens depuis les Amphibiens formait également la partie initiale de la filière respiratoire.

L'organisation des cavités nasales est remarquablement constante chez la grande majorité des Mammifères et très proche de l'organisation du nez chez les Crocodiliens. La structure de cette partie du crâne n'est pas influencée par des facteurs comme la taille de l'animal, le régime alimentaire et le mode de vie qui par ailleurs ont amené de profondes modifications d'autres régions crâniennes (Moore 1981). Les exceptions à cette organisation générale des cavités nasales sont trouvées d'une part chez les Mammifères qui ont des besoins respiratoires spécifiques comme les Mammifères aquatiques (essentiellement les Cétacés) ou d'autre part pour ceux dont l'olfaction a perdu de son importance (notamment les Anthropoïdés dont l'Homme).

La cavité nasale est bordée par trois types d'épithélium : respiratoire cilié, stratifié kératinisant et olfactif. Les zones de répartition de ces différents épithéliums varient grandement d'une espèce à l'autre, mais en général la partie antérieure de la cavité est recouverte d'épithélium stratifié kératinisant et la partie postéro-supérieure d'épithélium olfactif. Le reste de la cavité porte un épithélium de type respiratoire.

La surface de muqueuse (olfactive mais aussi respiratoire) est augmentée chez les Reptiles, les Oiseaux et surtout chez les Mammifères par la formation de lamelles osseuses en forme de rouleau, les "cornets" qui se projettent dans la lumière de la cavité nasale depuis sa paroi latérale. Les "cornets" sont en fait probablement de plusieurs types.

Ainsi chez les Mammifères, la zone de muqueuse olfactive est augmentée, énormément dans certaines espèces, par la présence d'ethmoturbinaux qui naissent de l'os ethmoïdal.

La surface de muqueuse respiratoire qui tapissent les autres cornets ne naissant pas dans

l'ethmoïde sert à augmenter les actions de réchauffement, de filtration et d'humidification de la muqueuse nasale en rapport notamment avec l'homéothermie.

Les sinus paranasaux sont une autre particularité des Mammifères placentaires. Ce sont des extensions de la cavité nasale s'ouvrant dans celle-ci, bordés essentiellement d'épithélium respiratoire. Leur nombre et leur taille varie beaucoup suivant les espèces. De nombreuses fonctions leur ont été attribuées mais elles sont sujettes à débat.

A. Organisation générale de la cavité nasale

La cavité nasale de la majorité des mammifères terrestres possède une organisation similaire.

Le plancher de la cavité est composé du prémaxillaire, du processus palatin du maxillaire, et de la lame horizontale de l'os palatin. Il est percé par deux foramens incisifs qui donnent chacun un canal nasopalatin qui assurent une communication entre la cavité nasale et la bouche (notamment pour le passage d'éléments vasculo-nerveux). Ce foramen incisif est l'ouverture vestigiale du nez respiratoire primaire, situé à la jonction entre le nez respiratoire primaire et secondaire (Jankowski 2011)(Voir Fig. 44).

L'organe voméro-nasal des Mammifères est habituellement constitué d'une paire de diverticules tubulaires et borgnes siégeant sous la muqueuse dans le plancher de la cavité nasale, de chaque côté de la partie vomérienne du septum. L'organe est bordé d'épithélium respiratoire cilié sur ses murs latéraux et d'épithélium olfactif sur le reste de la cavité. Il y a de nombreuses glandes s'ouvrant dans la lumière qui s'ouvre vers l'avant par un petit orifice. Cet orifice peut s'ouvrir soit dans la cavité nasale (chez la plupart des espèces le possédant) soit dans le canal nasopalatin (chez les Carnivores notamment). Il y a de très grandes variations dans le développement de l'organe voméronasal. Il faut préciser qu'il est présent chez l'embryon de tous les Mammifères mais qu'il disparaît chez un petit nombre de familles: les Cétacés, les Simiens et les Hominien (Moore 1981)

Il est par contre important chez les Rongeurs, les Lagomorphes, les Ongulés et les Carnivores.

1) L'os ethmoïdal et les ethmoturbinaux

Nous avons vu chez les espèces précédemment décrites dans ce travail que l'organe olfactif était entouré d'une capsule nasale cartilagineuse. Chez les Mammifères cette capsule cartilagineuse s'ossifie pendant le développement embryonnaire (ossification endochondrale) et donne naissance au labyrinthe olfactif (Márquez et al. 2008).

L'os ethmoïdal ou ethmoïde est constitué d'une lame perpendiculaire (avec sa projection intracrânienne, la crista galli), de la lame criblée et des labyrinthes ethmoïdaux droit et gauche (ou masses latérales). Il possède une position centrale au niveau des fosses nasales et du crâne en contribuant au toit et à la partie postérieure de la paroi latérale de la cavité nasale ainsi qu'au septum nasal mais également à la base du crâne et à la paroi médiale de l'orbite.

A l'inverse des sinus maxillaires, frontaux et sphénoïdes se pneumatissant après la naissance, l'ethmoïde se développe au stade embryonnaire, lors de la 8ème semaine (Müller & O'Rahilly 2004). Il ne peut pas à ce titre être considéré comme une structure comparable aux sinus paranasaux (Jankowski 2010).

Au sein de l'ethmoïde la surface de muqueuse olfactive est proportionnelle à celle des ethmoturbinaux. Le nombre, la taille et la forme de ces derniers varient énormément entre les espèces, ceci en corrélation avec leur acuité olfactive.

La présence des ethmoturbinaux augmente la surface de la région olfactive (Dieulafé 1904). Par exemple chez le mouton la surface est multipliée par 5 et chez le chien par 2,5.

Une description très détaillée des ethmoturbinaux de chacun des principaux groupes de Mammifères a été effectuée par Paulli en 1900 (Paulli 1900a) (Paulli 1900b) (Paulli 1900c), ce qui va suivre est basé sur son travail.

Chaque ethmoturbinal est constitué d'une lamelle se projetant médialement dans la cavité nasale depuis la paroi latérale et la lame criblée de l'ethmoïde.

Les lamelles peuvent porter des ramifications, surtout chez les espèces macrosmatiques, et leur extrémité libre peut s'enrouler pour former des replis.

Les ethmoturbinaux sont habituellement disposés en deux rangées ou plus, en fonction du niveau de leur projection dans la cavité nasale. Les rangs les plus latéraux forment les ectoturbinaux ou exoturbinaux et les plus médiaux les endoturbinaux.

Ces noms sont tirés des préfixes grecs:

- ἐκτός (*ektos*) ou ἔξω (*exo*) signifiant à l'extérieur, pour les plus externes.
- ἔνδον (*endon*) signifiant à l'intérieur, pour les plus internes.

En observant la paroi latérale de la cavité nasale d'un crâne en coupe sagittale, les endoturbinas forment les replis proéminents en position postérieure (voir Fig. 40).

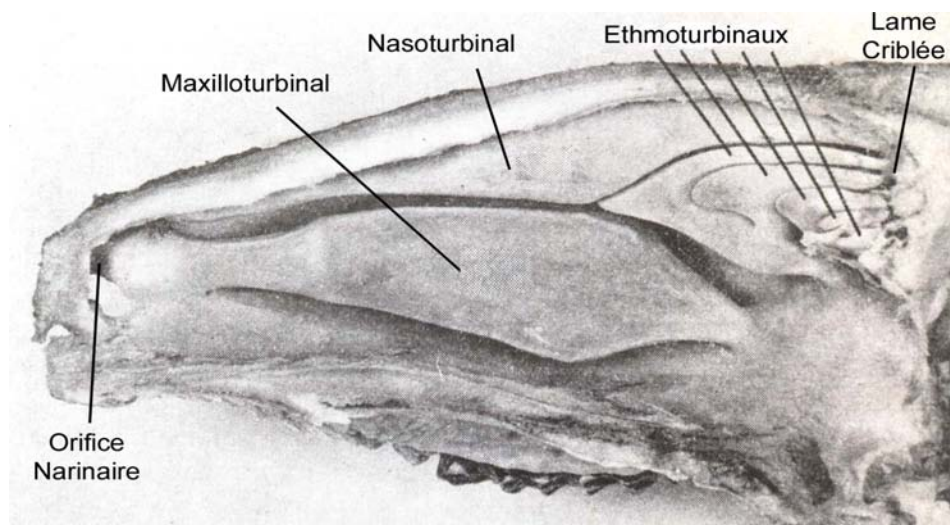


Figure 40 Coupe parasagittale de la tête d' *Ovis aries* (mouton) montrant la paroi externe des fosses nasales et les cornets. Modifié d'après (Gerard & Grassé 1954)

Dans le but de les identifier Paulli a effectué des représentations schématiques de la cavité nasale à partir de coupes coronales (voir Fig. 41). Il a numéroté les endoturbinas par des chiffres romains alors que les exoturbinas le sont avec des chiffres arabes ; la numérotation va de la région antéro-supérieure à la région postéro-inférieure.

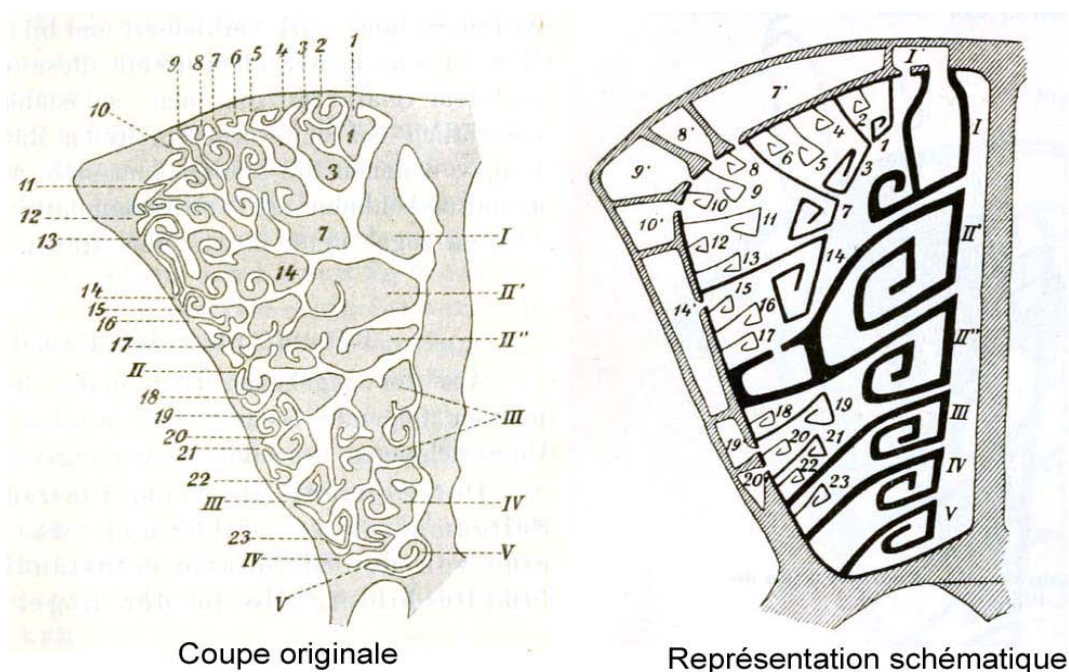


Figure 41 Coupes coronales (parallèles à la lame criblée) à travers la cavité nasale d'un chevreuil (*Cervus capreolus*) d'après (Paulli 1900a) (Paulli 1900b)

Les travaux de Paulli ont montré que les variations inter-espèces dans le nombre et la forme des ethmoturbinaux pouvaient aisément être reliées à l'importance de l'odorat chez ces animaux.

Il a passé en revue les grands groupes de Mammifères et décrit pour chaque ordre le nombre d'exoturbinaux et d'endoturbinaux rencontrés. Il a ainsi suggéré que les endoturbinaux des différents ordres pouvaient être considérés comme des structures homologues.

Chez les Placentaires la structure de base est formée de quatre endoturbinaux dont la deuxième lamelle se divise pour former deux lamelles indépendantes (voir Fig.42). Il y a des différences par rapport à cette structure de base chez les Insectivores, les Rongeurs, les Chiroptères (Chauves-souris), les Prosimiens et certains Carnivores. Une augmentation du nombre de lamelles (comme chez les Ours, les Mustélidés, les Ongulés) semble être due à la division du quatrième endoturbinal à la manière du deuxième (voir Fig. 42).

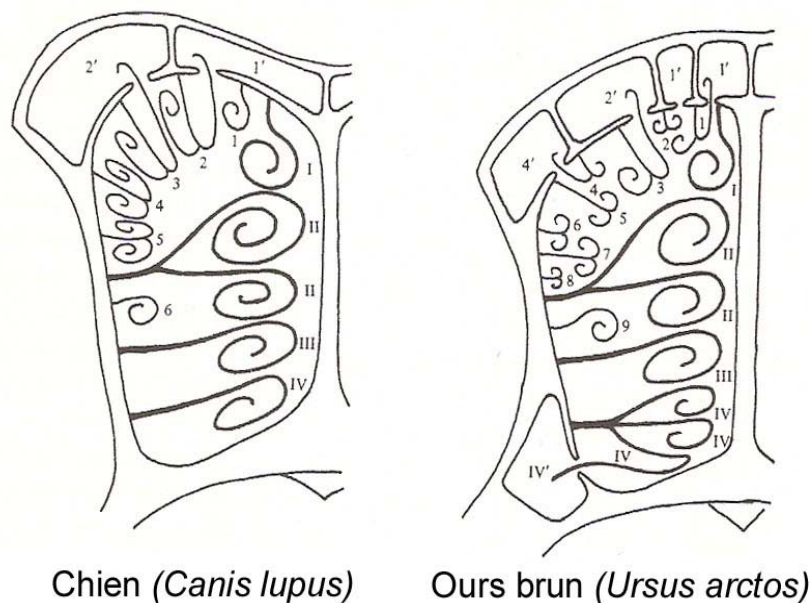


Figure 42 Représentation schématisques de la cavité nasale du Chien (structure de base) et de l'Ours brun (division du quatrième endoturbinal) d'après (Paulli 1900c)

Les exoturbinaux sont des structures dont le nombre et l'arrangement varient beaucoup plus que les endoturbinaux. Il ne semble pas possible d'établir un plan d'organisation entre les différents groupes de Mammifères. Paulli parle d'analogie (qui désigne une similarité entre deux traits chez deux espèces différentes en biologie de l'évolution) plutôt que d'homologie (qui désigne des caractères semblables observés chez deux espèces différentes) pour ces structures.

2) Les autres cornets: nasoturbiniaux et maxilloturbiniaux

Les autres cornets retrouvés au sein des fosses nasales des Mammifères sont le nasoturbinal et le maxilloturbinal. A la différence des ethmoturbiniaux ceux-ci ne s'implantent pas sur l'ethmoïde, c'est pourquoi ils sont ici décrits à part. Cette description est différente de celle faite par Pauli pour qui le nasoturbinal est représenté comme l'endoturbinal I.

Le nasoturbinal se projette habituellement de la partie supérieure de la paroi latérale ou depuis le toit de la cavité nasale, s'articulant avec l'os nasal et la paroi médiale du maxillaire (voir Fig. 40 et 42). Il s'étend librement vers l'avant alors qu'en arrière il peut être interposé entre le maxilloturbinal et les ethmoturbiniaux ou bien continuer au-delà de ces derniers. Le processus unciforme s'incurve à la partie postéro-inférieure du nasoturbinal, il forme le rebord antérieur de l'ouverture du sinus maxillaire.

Le maxilloturbinal, à l'inverse des ethmoturbiniaux, sert principalement chez les Mammifères au conditionnement de l'air, possédant un épithélium de type respiratoire prédominant. Il occupe la partie inférieure de la fosse nasale reposant en dessous et en avant du nasoturbinal et se projetant depuis la paroi médiale du maxillaire (voir Fig. 40).

Afin d'augmenter sa surface, il présente un grand développement chez les Rongeurs, les Ongulés et les Carnivores il se divise en deux lames courbes, s'enroulant l'une au dessus et l'autre en dessous de son pédicule. Dans certains cas, chez les Pinnipèdes (les Phoques et les Morses notamment), ces lames se subdivisent à leur tour. Aux deux lames connues se surajoutent des lames de second et de troisième ordre qui s'intriquent les unes dans les autres, de manière à former un vrai labyrinthe de voies tortueuses (voir Fig. 46) que l'air doit traverser avant d'arriver à la trachée (Negus 1954).

Le maxilloturbinal et le nasoturbinal subdivise la partie antérieure de la fosse nasale en trois passages incomplètement séparés (Moore 1981); le méat ventral, le méat intermédiaire et le méat dorsal (voir Fig. 40 et 44).

Le méat dorsal est situé au dessus du nasoturbinal alors que le méat intermédiaire est entre le nasoturbinal et le maxilloturbinal et est délimité latéralement par le maxillaire. Ces deux méats mènent à la chambre olfactive.

Le méat ventral est habituellement le plus large des trois, et est situé sous le maxilloturbinal. Il communique avec le canal naso-pharyngien, menant ainsi aux choanes et représente la voie respiratoire principale.

3) Les sinus paranasaux

Les sinus paranasaux maxillaires, frontaux et sphénoïdaux sont caractéristiques du crâne des Mammifères Placentaires. Il n'a en effet pas été trouvé de pneumatisation crânienne chez les Monotrèmes ou chez les Marsupiaux (Paulli 1900a).

Les sinus paranasaux se développent après la naissance par pneumatisation des os de la face ce qui les rend totalement différents de l'os ethmoïde de par leur origine (Márquez et al. 2008).

a) Les sinus maxillaires

Ce sont les seuls sinus présents chez les Insectivores et les Chiroptères et leur présence est constante chez la majorité des Placentaires.

Les sinus maxillaires sont pairs et disposés de part et d'autre de la cavité nasale.

La taille de ces sinus dans beaucoup de groupes de Mammifères semble liée à la taille de l'animal et ils sont absents chez les très petites espèces.

b) Les sinus frontaux et sphénoïdaux

Un grand nombre de Mammifères possèdent, en plus des sinus maxillaires, un système de chambres communicant avec la cavité nasale par des ouvertures entre les lamelles des turbinaux. Comme ces systèmes occupent surtout l'os frontal ou, moins fréquemment, le sphénoïde, ces sinus sont appelés "frontal" ou "sphénoïdal" mais dans beaucoup d'espèces ils s'étendent beaucoup et incluent d'autres os du crâne.

Les sinus se développent comme des évaginations entre les parties basales des lamelles, leur origine étant indiquée par leur ouverture dans la cavité nasale. Le nombre et la taille des sinus est extrêmement variable mais chez la plupart des groupes leur nombre est inférieur au nombre d'intervalles entre les lamelles des turbinaux (Moore 1981).

Ils présentent des variations inter-individuelles au sein d'une espèce et également entre les deux cotés d'un même individu. La plupart de ces variations apparaissent durant le développement de ces sinus qui a lieu à la fin de la croissance et à l'état adulte.

Les ouvertures des sinus dans la cavité nasale sont habituellement symétriques malgré leur différence de taille. En se basant sur le fait que ces ouvertures sont le moyen d'établir des homologues entre les sinus des différentes espèces, Paulli a imaginé un système pour les désigner par leur ouverture au lieu des habituels noms des os qu'ils occupent.

B. Particularités spécifiques aux différents groupes de Mammifères

1) Les Macrosmatiques

Chez beaucoup de Mammifères, l'olfaction joue un rôle prédominant, plus important que celui de la vue. L'organe olfactif prend chez eux un développement considérable, les ethmoturbinaux se dédoublant de manière à augmenter la surface olfactive.

Cette complexité atteint son maximum chez l'Echidné qui a entre 8 et 12 ethmoturbinaux (voir Fig. 47), les Xenarthres (famille des Tatous, des Tamanoirs, des Paresseux), les Insectivores, surtout chez les Talpidés (famille des Taupes) où la vue, inopérante dans les conditions de vie de ces Mammifères (et d'ailleurs très réduite) est totalement remplacée par l'odorat. Il en est de même chez les Ongulés, les Carnivores, et les Rongeurs.

Nous avons pu voir dans le sous-chapitre consacré à l'ethmoïde qu'il existe une structure de base dans l'organisation des endoturbinaux, avec dans la majorité des cas quatre endoturbinaux dont le deuxième se divise en deux. Pour ce qui est des exoturbinaux il existe une grande variabilité dans le nombre et la position de ceux-ci. Chez certains Carnivores, une partie des exoturbinaux s'étendent dans les sinus paranasaux (voir Fig. 42 pour le Chien et l'Ours). Cette extension apparaît dans la période postnatale, les sinus étant initialement vides.

Chez beaucoup d'espèces macrosmatiques les ethmoturbinaux postérieurs sont situés dans un récessus fermé par une lame osseuse horizontale, la lame transverse (transverse lamina en anglais). Celle-ci divise ainsi la cavité nasale en arrière en un compartiment supérieur et inférieur. La partie supérieure abrite les ethmoturbinaux, c'est une chambre olfactive vaste et borgne qui repose en avant la lame criblée verticale appelée aussi labyrinthe olfactif, qui se prolonge habituellement en arrière jusqu'au bord antérieur du sinus sphénoïde (voir Fig. 44). La partie inférieure ou méat naso-pharyngien a un rôle respiratoire, étant en continuité avec le méat inférieur et se terminant en arrière à la choane.

On retrouvait déjà une ébauche de séparation de ce type chez les Crocodiliens, mais celle-ci n'était pas ossifiée. Cette structure anatomique permet d'individualiser le nez olfactif (correspondant au labyrinthe olfactif) du nez respiratoire secondaire qui chemine en dessous (voir Fig. 44).

Cette lame transverse est particulièrement développée chez les Carnivores et surtout chez les Canidés (voir Fig. 43 et 44).

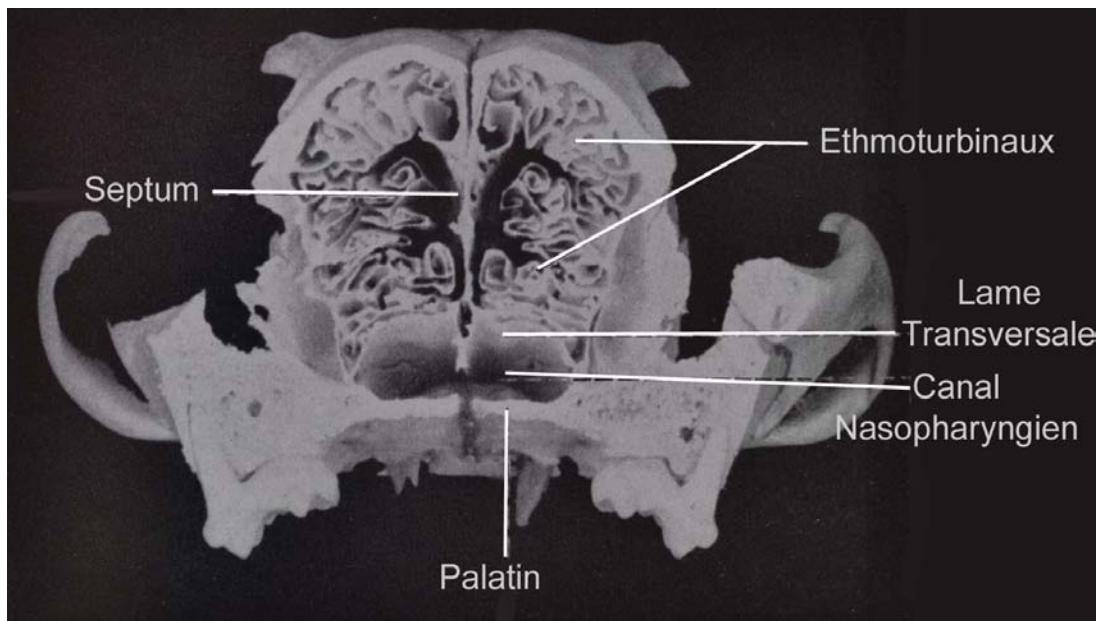


Figure 43 Coupe transversale de la région ethmoïdale d'un Renard (*Canis vulpes*) d'après (Starck & Grassé 1972)

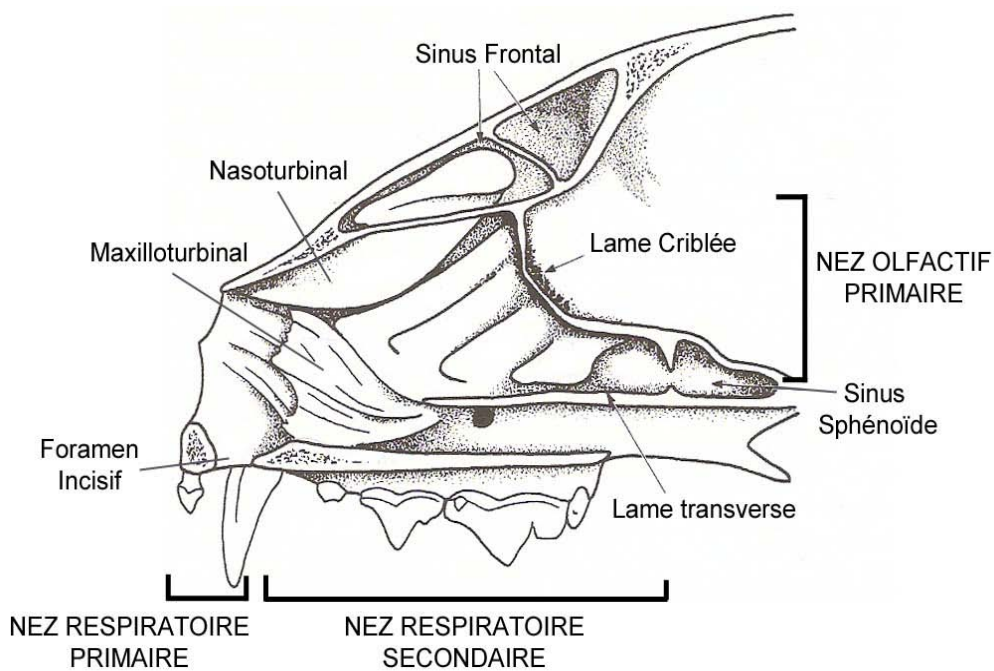


Figure 44 Section sagittale d'une tête de Chat d'après (Moore 1981)

La présence de cette lame transverse exclut une grande partie de la surface olfactive des courants aériens respiratoires. L'olfaction dépend alors de la diffusion des parfums de l'air inspiré ou de la projection de bouffées d'air dans cette chambre par reniflement.

L'avantage du placement de la muqueuse olfactive dans un tel récessus est que l'air se situant à l'intérieur n'est pas nettoyé pendant l'expiration et est donc piégé plus longtemps pour une analyse olfactive.

2) Les Anosmiques

Parmi les Mammifères aquatiques, les Cétacés ont perdu toute faculté olfactive. On remarquera qu'ils se différencient de ce point de vue des Vertébrés inférieurs, en particulier des Poissons, qui témoignent d'une très grande sensibilité chimique aux corps dissous dans l'eau. Il faut se rappeler que lors de son évolution, et ce depuis les Crocodiliens, l'organe olfactif a perdu la capacité à percevoir des corps chimiques dans l'eau (alors même qu'il s'agissait de sa fonction initiale).

Les organes olfactifs des Cétacés ont régressé, aussi bien les récepteurs périphériques que les parties correspondantes du système nerveux central.

Les Cétacés Odontocètes qui possèdent des dents, par opposition aux Cétacés Mysticètes qui ont des fanons (dont nous parlerons ensuite dans les microsmatiques), sont donc dépourvus de tout nerf olfactif. A cette absence correspond également une absence de voies olfactives et de bulbe olfactif.

Les données paléontologiques montrent que la disparition de l'appareil olfactif est secondaire chez les Cétacés, leurs ancêtres ayant eu sans aucun doute un odorat développé.

Les voies nasales ont d'ailleurs été transformées profondément en ne servant plus qu'à la conduction de l'air. Les cornets ont régressé ou ont même complètement disparu. Il ne reste plus chez eux que le nez respiratoire primaire et secondaire, le nez olfactif ayant disparu.

Chez les Cétacés, l'ouverture nasale externe, appelée aussi évent, n'est pas située vers l'extrémité du museau, mais elle est reportée en arrière, à la base de celui-ci (voir Fig. 45).

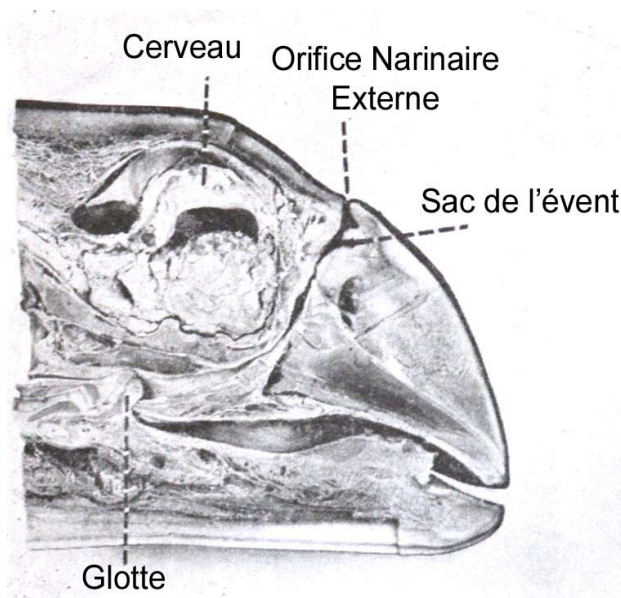


Figure 45 Coupe sagittale de la tête d'un Marsouin (*Phocoena phocoena*) d'après (Gerard & Grassé 1954)

Elle se présente comme une fente transversale unique et médiane à laquelle fait suite un canal également unique et assez étroit, aplati et sinueux, qui débouche dans une chambre cylindrique plus ample, allongée, verticale, s'ouvrant dans le pharynx.

La duplicité originelle de l'organe olfactif est révélée par l'existence de diverticules pairs placés sur le trajet du canal rétréci. La paroi antérieure de ce dernier qui émet des diverticules pairs qui sont de haut en bas: deux sacs dit de l'évent puis des cavités en forme de fente (sinus) supérieures et inférieures.

3) Les Microsmatiques

Les Cétacés Mysticètes (à fanons) sont connus pour être microsmatiques. A la suite de l'ouverture nasale unique et d'un canal étroit, ce dernier plonge presque verticalement pour se terminer au niveau du pharynx. Une disposition spéciale du larynx et de sa musculature fait que celui-ci peut venir s'enfoncer dans l'ouverture choanale et fermer l'espace entre ces deux formations. Les Mysticètes possèdent encore des rudiments d'ethmoturbinas et les nerfs olfactifs sont encore présents mais d'une manière vestigiale.

Une atrophie avancée, quoique moindre que celle des Cétacés, s'observe chez les Pinnipèdes. Cette famille, qui fait partie de l'ordre des Carnivores, comprend les Phoques, les Morses et les Otaries. Chez les Pinnipèdes l'olfaction ne paraît jouer qu'un rôle minime en raison de leur vie en grande partie aquatique.

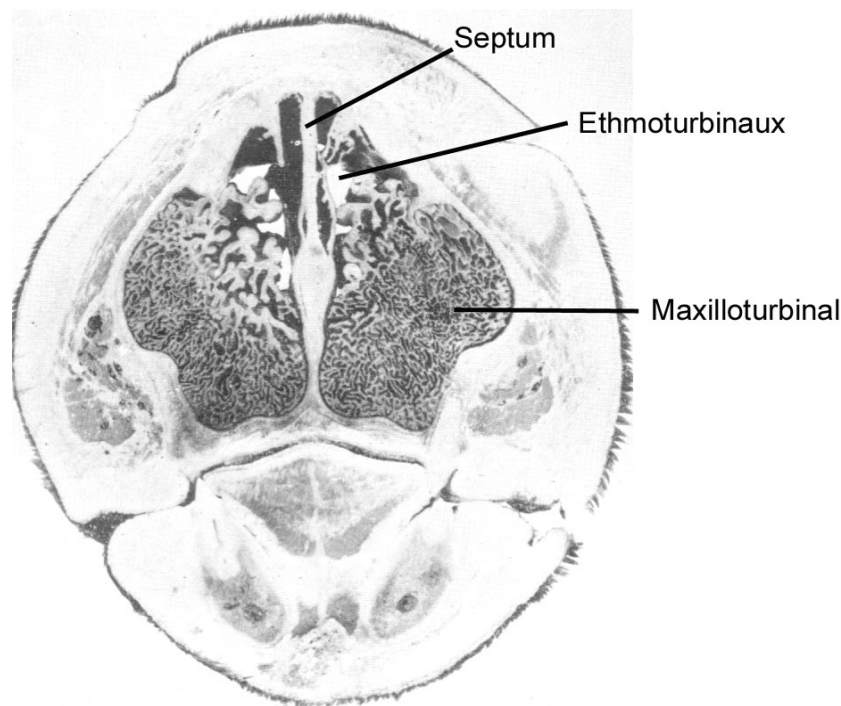


Figure 46 Coupe coronale du museau d'un Phoque commun (*Phoca vitulina*) d'après (Negus 1954)

Si le maxilloturbinal montre un développement considérable (voir Fig. 46) chez le Phoque, en rapport probablement avec la nécessité de réchauffer l'air inspiré, les ethmoturbinaux sont de petite taille et relégués dans la portion la plus retirée des fosses nasales. Ils sont comprimés et aplatis et se trouvent en partie séparés des courants aériens.

L'Ornithorynque, issu de la sous-classe des Monotrèmes (voir Fig. 39) est également considéré comme microsmatique. Son organe olfactif, bien que présent n'a pas un développement aussi grand que chez l'Echidné (qui fait également partie des Monotrèmes). Il ne comporte que trois endoturbinaux, pas d'ectoturbinaux et pas de cavités sinusiennes (Paulli 1900a) (voir Fig. 45).

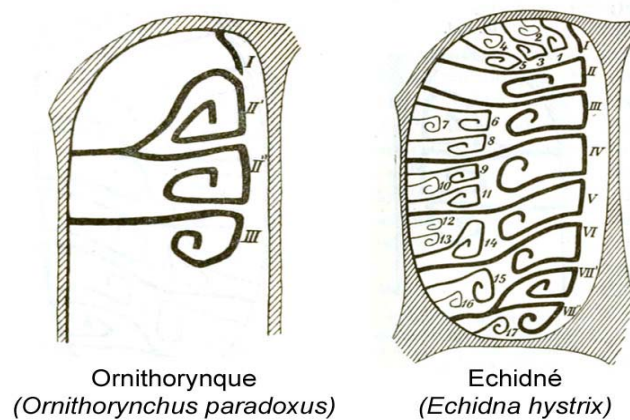


Figure 47 Représentation schématique d'une coupe coronale de la cavité nasale des Monotrèmes d'après (Paulli 1900a)

La principale différence entre ces deux espèces est leur mode de vie, l'Ornithorynque étant semi-aquatique et l'Echidné ayant une vie terrestre exclusive.

Cette modification est peut-être en relation avec sa vie en grande partie aquatique l'olfaction des Mammifères n'étant plus fonctionnelle dans le milieu aquatique.

Il semble donc que les Mammifères ayant une vie essentiellement aquatique présentent une régression de leur organe olfactif, aboutissant à une anosmie ou à une microsmie.

Par ailleurs et bien qu'ils n'aient pas une vie majoritairement aquatique les Hominidés, (qui font l'objet du prochain chapitre), ont également des facultés olfactives réduites.

C. Les Hominidés

1) Caractéristiques générales

Chez les Primates Anthroïdes (dont l'Homme fait partie) la cavité nasale est réduite en taille et son architecture interne est modifiée par rapport à la structure de base des Mammifères décrite plus tôt. La diminution de taille se fait surtout dans le sens antéro-postérieur, la cavité devient donc courte mais avec un toit haut situé.

Avec l'augmentation de taille du cerveau et le rapprochement des yeux, des modifications se sont produites au sein de la cavité nasale. La position précérébrale du museau s'est transformée en position sous-cérébrale chez les Primates. La lame criblée qui avait une orientation oblique presque verticale chez les autres Mammifères (voir Fig. 40 et 44) est poussée vers l'avant et prend une position horizontale (Starck & Grassé 1972) (voir Fig. 48). De plus la lame criblée est généralement petite et étroite chez tous les singes.

Les ethmoturbinaux ont diminué en nombre, en taille et en enroulement avec pour conséquence la diminution de la surface olfactive. De plus il n'y a plus de lame transverse et donc apparemment pas de récessus olfactif individualisé.

Ces changements entraînent une diminution de l'olfaction chez les Hominidés, à l'inverse de la vision rendue plus performante d'une part grâce au rapprochement des yeux qui amène une vision binoculaire stéréoscopique et d'autre part avec le développement de la vision trichromatique.

Le nasoturbinal est présent, plus développé chez les Singes du Nouveau Monde (ou Platyrrhiniens). Chez les Catarrhiniens (ou Singes de l'Ancien Monde) comme chez les Hominoïdes, cet élément est réduit et peut être représenté uniquement par une crête (l'agger nasi).

Le maxilloturbinal est toujours présent mais de taille et de complexité réduite, toutefois de façon moins marquée que les ethmoturbinaux.

2) La cavité nasale chez l'Homme

La caractéristique la plus frappante de la cavité nasale humaine est sa grande diminution de taille ainsi que la petitesse et la simplicité des cornets. Le maxilloturbinal, appelé cornet inférieur est celui qui a le moins diminué mais il a perdu l'enroulement complexe décrit précédemment.

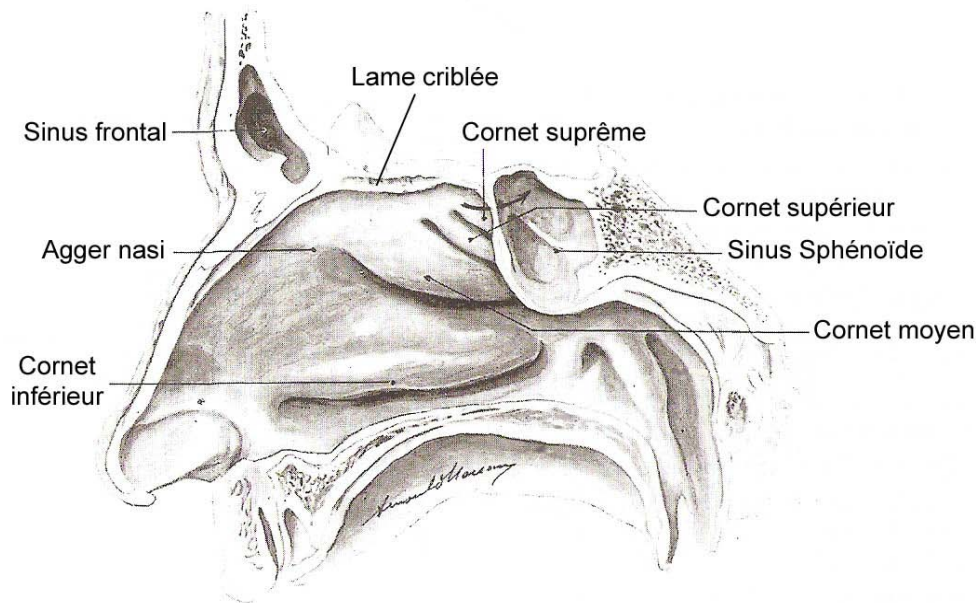


Figure 48 Paroi latérale des cavités nasales de l'Homme d'après (Rouvière 2002)

Le nasoturbinal est représenté par l'agger nasi (voir Fig. 48), une crête discrète située sur la surface médiale du processus frontal de l'os maxillaire. Il est toutefois plus proéminent chez l'enfant.

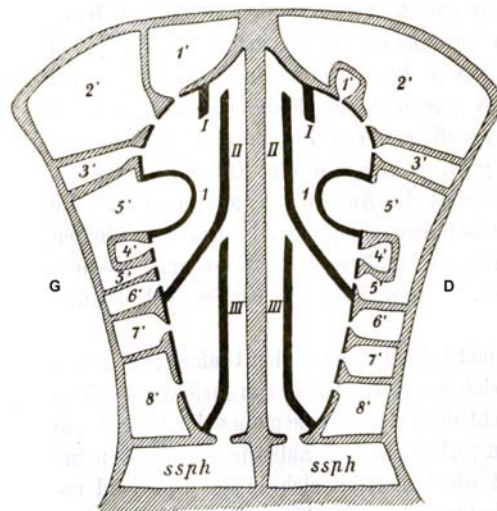


Figure 49 Représentation schématique de la cavité nasale humaine d'après (Paulli 1900c)

Les endoturbinaux II, III et IV de Paulli (voir Fig. 49) sont représentés respectivement par les cornets moyen, supérieur et suprême (voir Fig. 48). Il y a trois méats: inférieur, moyen et supérieur se situant respectivement latéralement et sous les cornets inférieur, moyen et supérieur.

Au dessus du cornet supérieur, la paroi latérale produit chez seulement 20% des individus le cornet suprême et le méat suprême relatif.

Par rapport à l'organisation générale des Mammifères décrite auparavant on constate que les endoturbinaux sont recourbés vers l'avant (voir Fig. 42 et 48), semblant avoir été pliés par une force allant d'avant en arrière. Une des hypothèses est que cette disposition résulte des forces exercées lors du raccourcissement du museau et du rapprochement des yeux (Jankowski 2010). Cette hypothèse étant corroborée par la bascule de la lame criblée dans la même direction.

Par ailleurs on observe une superposition des lamelles des endoturbinaux réalisant une structure en "bulbe d'oignon" observable notamment lors de la chirurgie endoscopique endonasale.

Les exoturbinaux compartimentent quant à eux l'espace situé sous les endoturbinaux, constituant un réseau de pseudo-cellules appelées cellules ethmoïdales.

3) La distribution de la muqueuse olfactive chez l'Homme

Nous avons pu voir que la cavité nasale de l'Homme se différencie de celle des autres Mammifères par la modification de la disposition des ethmoturbinaux. Elle se démarque également par la surface de muqueuse olfactive, beaucoup plus réduite. Nous terminerons donc notre travail par une description de la distribution de celle-ci.

Ainsi chez l'Homme, cette surface est estimée entre 2 et 4 cm² (Stoddart 1981) (chez le Chien par comparaison celle-ci représente 150cm²) ce qui représente seulement 1,25% de la totalité de la muqueuse nasale. Outre cette diminution on note également que la muqueuse olfactive ne se situe pas (à la différence des autres Mammifères) au niveau des masses latérales de l'ethmoïde.

Bien que la distribution de la muqueuse olfactive chez l'Homme ait été peu étudiée par le passé, une étude de 1892 a permis d'établir une cartographie de la muqueuse (voir Fig. 50) qui a fait référence pendant de nombreuses années. Von Brunn avait étudié et mesuré la zone olfactive de deux cadavres, estimant les surface à 307 et 238 mm² (von Brunn 1892)

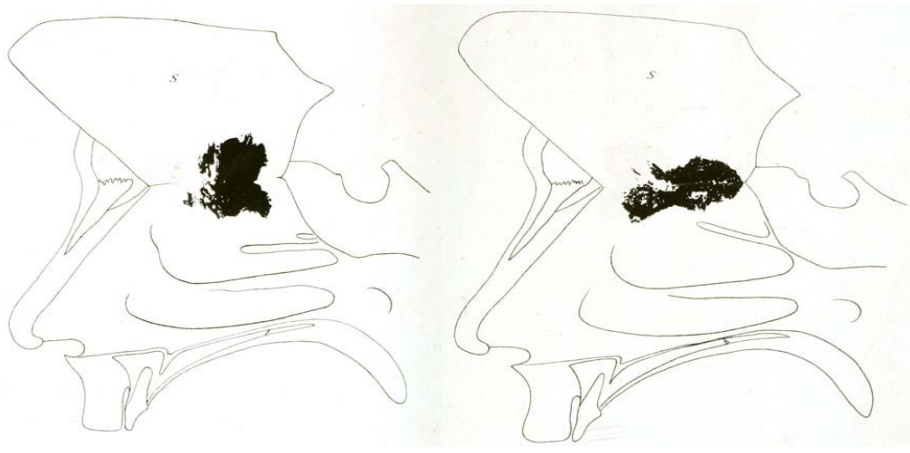


Figure 50 Représentation du siège de la muqueuse olfactive humaine d'après (von Brunn 1892)

Il est généralement considéré que la muqueuse olfactive est située dans une zone limitée au niveau de la partie postéro-dorsale du toit de la cavité nasale, recouvrant la partie haute du septum, la lame criblée et la face supérieure du cornet supérieur (Escada et al. 2009).

Cette muqueuse est située au sein d'une zone appelée fente olfactive par les anatomistes chez l'Homme, mais également *locus luteus de Told* d'après (Guisez 1908)

Depuis quelques années la muqueuse olfactive a suscité un renouveau d'intérêt à cause du potentiel qu'elle représente comme marqueur précoce de pathologies neurologiques dégénératives (maladie d'Alzheimer, sclérose en plaques, maladie de Parkinson, schizophrénie etc.) (Trojanowski et al. 1991) (Jafek et al. 1992) (Rawson & Gomez 2002)

Les cellules nerveuse olfactives sont les seuls neurones présents à la surface du corps, la muqueuse étant considérée de ce fait comme "une fenêtre vers le cerveau" ("window to the brain" (Perry et al. 2002)). Des études biopsiques de ces cellules pourraient aider au diagnostic précoce de ces pathologies dégénératives.

L'autre champ d'application est l'emploi potentiel dans la régénération médicale. Le système olfactif montre un renouvellement permanent des neurones et de leur projections cérébrales durant toute le vie. La muqueuse olfactive est donc une source potentielle de cellules olfactives et de cellules souches totipotentes. Ces dernières ont déjà été utilisées dans des transplantations autologues comme traitement de pathologies dégénératives(type Parkinson) ou traumatiques du système nerveux central (traumatismes médullaires).

Plusieurs études ont donc étudié la distribution de la muqueuse et ont montré que celle ci s'étendait plus antérieurement et inférieurement que ce qui était considéré. Dans une de ces études des électro-olfactogrammes et des biopsies localisées ont été utilisés (Leopold et al. 2000) qui ont identifié de la muqueuse olfactive sur le cornet moyen, proche de son insertion

antérieure et 1 à 2 cm en avant de cette insertion. Un autre travail a également retrouvé de l'épithélium olfactif sur plus de 50 % des 71 biopsies de cornet moyen réalisées chez 33 patients (Feron et al. 1998). Des résultats similaires ont été observé au niveau de la moitié supérieure du cornet moyen et du septum opposé (Rawson & Gomez 2002). Des dissections de cadavres suivies d'études histologiques ont également amené à ces conclusions (Lima et al. 2006).

A partir de ces études, l'affirmation la plus réaliste sur la distribution de la muqueuse olfactive dans la cavité nasale est qu'elle est localisée au sommet de la cavité nasale, dans la portion supérieure du septum nasal, sur la surface médiale du cornet supérieur, sur une partie de la paroi médiale du cornet moyen et sur la lame criblée.

CONCLUSION

L'objectif de ce travail était de décrire les grandes étapes du développement de l'organe olfactif au cours de l'Evolution.

Ces quelques pages ont ainsi passé en revue plus de 500 millions d'années d'histoire évolutive. Nous sommes passés de quelques cellules disposées à la surface du corps à un organe individualisé d'abord rudimentaire qui s'est ensuite complexifié et a augmenté ses capacités.

L'anatomie actuelle de l'organe olfactif reflète ses origines phylogénétiques avec une séparation entre nez olfactif et nez respiratoire.

Le nez est tout d'abord olfactif et dérive entièrement de la placode olfactive. Le nez respiratoire primaire se surajoute au nez olfactif par un mécanisme d'exaptation pour former un organe respiratoire primaire aux dépens de l'organe olfactif. Le nez respiratoire s'étire ensuite vers l'arrière et sous le nez olfactif pour reporter l'orifice choanal à l'aplomb du larynx, rendant possible une séparation des fonctions alimentaires et respiratoires.

Une charpente du nez olfactif primitif est déjà présente chez les Vertébrés primitifs comme la Lamproie et se forme à partir du cartilage préchordal. On retrouve cette charpente cartilagineuse chez tous les ancêtres qui mènent à l'Homme. Elle se forme chez l'embryon humain et devient par ossification l'os ethmoïdal.

Chez les Mammifères l'os ethmoïdal est entièrement tapissé de muqueuse olfactive et forme par les ethmoturbinaux qui l'occupent un véritable labyrinthe olfactif. L'évolution de la face humaine modifie profondément l'anatomie de l'ethmoïde qui se compartimente de part et d'autre de la ligne médiane en une fente olfactive où réside la muqueuse olfactive et un labyrinthe ethmoïdal désormais dépourvu de muqueuse olfactive.

Malgré un rôle encore important joué par l'olfaction dans notre société, nous sommes en droit de nous poser la question suivante : Le sens olfactif va-t-il poursuivre son déclin jusqu'à disparaître complètement chez l'Homme?

BIBLIOGRAPHIE

- Allison, A.C., 1953. The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biological Reviews*, 28(2), p.195-244.
- AmphibiaWeb, Plethodontidae. *AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation*. 2011. Berkeley, California Available: <http://amphibiaweb.org/>.
- Bassham, S. & Postlethwait, J. H., 2005. The evolutionary history of placodes: a molecular genetic investigation of the larvacean urochordate *Oikopleura dioica*. *Development*, 132(19), p.4259 -4272.
- de Beer, G.R., 1924. On a Problematical Organ of the Lamprey. *Journal of Anatomy*, 59(Pt 1), p.97-107.
- Bellairs, A.D. & Shute, C.C.D., 1953. Observations on the narial musculature of Crocodilia and its innervation from the sympathetic system. *Journal of Anatomy*, 87(Pt 4), p.367-378.2.
- Belon, P.(1518-1564), 1555. *L'Histoire de la nature des oyseaux, avec leurs descriptions et naïfs portraits retirez du naturel, escrite en sept livres, par Pierre Belon,...*, G. Corrozet (Paris).
- Bertau, M., 1935. Zur Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans der Krokodile. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 104(2), p.168-202.
- Bertmar, G., 1969. The Vertebrate Nose, Remarks on Its Structural and Functional Adaptation and Evolution. *Evolution*, 23(1), p.131-152.
- Bickford, D., Iskandar, D. & Barlian, A., 2008. A lungless frog discovered on Borneo. *Current Biology*, 18, p.R374-R375.
- Bollner, T., Holmberg, K. & Olsson, R., 1986. A Rostral Sensory Mechanism in *Oikopleura dioica* (Appendicularia). *Acta Zoologica*, 67(4), p.235-241.
- von Brunn, A., 1892. Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. *Archiv für Mikroskopische Anatomie*, 39, p.632-651.
- Buck, L. & Axel, R., 1991. A novel multigene family may encode odorant receptors: A molecular basis for odor recognition. *Cell*, 65(1), p.175-187.
- Buschmann, M., 2004. *Lampetra fluviatilis from the german northsea*, Available at: http://en.wikipedia.org/wiki/File:Lampetra_fluviatilis.jpg.
- Callaerts, P., Halder, G. & Gehring, W.J., 1997. Pax-6 in development and evolution. *Annual Review of Neuroscience*, 20, p.483-532.
- Candiani, S. & Pestarino, M., 1998. Expression of the tissue - specific transcription factor Pit - 1 in the lancelet, *Branchiostoma lanceolatum*. *The Journal of Comparative Neurology*, 392(3), p.343-351.
- Cañestro, C., Bassham, S. & Postlethwait, J., 2005. Development of the central nervous system in the larvacean *Oikopleura dioica* and the evolution of the chordate brain.

- Developmental Biology*, 285(2), p.298-315.
- Coll. UFR Sciences Biologiques Bordeaux 1, 2009. *Branchiostoma lanceolatum* Tête, Available at: http://www.u-bordeaux1.fr/collections_biologie/Fiches-lames/amphioxus_larve-tete.html.
- Cott, H.B., 1961. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile Crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 29(4), p.211-356.
- Dawson, J., 1905. The breathing and feeding mechanism of the lampreys 2. *Biol Bull*, 9(2), p.91-111.
- Derivot, J.H., 1984. Functional anatomy of the peripheral olfactory system of the african lungfish *Protopterus annectens* owen: Macroscopic, microscopic, and morphometric aspects. *American Journal of Anatomy*, 169(2), p.177-192.
- Derivot, J.H., Dupé, M. & Godet, R., 1979. Anatomie fonctionnelle de l'organe olfactif de *Protopterus annectens* Owen (Dipneustes): Contribution a la connaissance du mecanisme de l'irrigation de l'organe olfactif. *Acta Zoologica*, 60(4), p.251-257.
- Dieulafé, L., 1904. Les Fosses Nasales des Vertébrés. Dans *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux*. Paris: F. Alcan.
- Eaton, T., 1960. *Comparative anatomy of the vertebrates* 2^e éd., New York ;;Evanston ;;London: Harper & Row.
- Escada, P.A., Lima, C. & da Silva, J.M., 2009. The human olfactory mucosa. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology*, 266(11), p.1675-1680.
- Feron, F. et al., 1998. New Techniques for Biopsy and Culture of Human Olfactory Epithelial Neurons. *Arch Otolaryngol Head Neck Surg*, 124(8), p.861-866.
- Gans, C. & Clark, B., 1976. Studies on ventilation of *Caiman crocodilus* (crocodilia: Reptilia). *Respiration Physiology*, 26(3), p.285-301.
- Garstang, W., 1922. The Theory of Recapitulation: A Critical Re - statement of the Biogenetic Law. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 35(232), p.81-101.
- Gerard, P. & Grassé, P.-P., 1954. Organe Olfactif. Dans *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie T12*. Paris, p. 521-552.
- Glover, J.C. & Fritsch, B., 2009. Brains of Primitive Chordates. Dans *Encyclopedia of Neuroscience*. Oxford: Academic Press, p. 439-448.
- Gould, S.J. & Vrba, E.S., 1982. Exaptation-A Missing Term in the Science of Form. *Paleobiology*, 8(1), p.4-15.
- Grassé, P.-P., 1958. Les sens chimiques - Les organes de l'odorat. Dans *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie T13 Agnathes et poissons*. Paris: Masson et cie.

- Grigg, G. & Gans, C., 1993. Morphology And Physiology Of The Crocodylia. Dans *Fauna of Australia Vol 2A Amphibia and Reptilia*. Canberra: Australian Government Publishing Service.
- Guisez, J., 1908. *La Pratique oto-rhino-laryngologique. Maladies des fosses nasales et des sinus*, Paris: J.-B. Baillière. Available at: <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k5620338g> [Consulté octobre 5, 2011].
- Hourdry, J. & Beaumont, A., 1985. *Les metamorphoses des amphibiens*, Paris: Masson.
- Jafek, B.W. et al., 1992. Ultrastructural Changes of the Olfactory Epithelium in Alzheimer's Disease. *American Journal of Rhinology*, 6(6), p.219-225.
- Jankowski, R., 2010. 2nd IESRT, 10-12 décembre 2010. Available at: www.iesrt.com/.
- Jankowski, R., 2011. *The phylontogenic (Evo-Devo) origin of the nose and midface*, Springer A paraître.
- Kent, G., 1992. *Comparative anatomy of the vertebrates* 7^e éd., St. Louis MO: Mosby-Year Book.
- Kleerekoper, H. & Erkel, G.A.V., 1960. The olfactory apparatus of petromyzon Marinus L. *Canadian Journal of Zoology*, 38(1), p.209-223.
- Kölliker, A., 1843. Über das Geruchsorgan von Amphioxus. *Arch. Anat. Physiol. (Berlin)*, p.33-55.
- Kükenthal, W.G. & Krumbach, T., 1929. *Handbuch der Zoologie* Walter de Gruyter., Berlin & Leipzig.
- Lacalli, T.C., 2004. Sensory Systems in Amphioxus: A Window on the Ancestral Chordate Condition. *Brain, Behavior and Evolution*, 64, p.148-162.
- Lacalli, T.C. & Hou, S., 1999. A reexamination of the epithelial sensory cells of amphioxus (Branchiostoma). *Acta Zoologica*, 80(2), p.125-134.
- Leopold, D.A. et al., 2000. Anterior Distribution of Human Olfactory Epithelium. *The Laryngoscope*, 110(3), p.417-421.
- Li, W., Sorensen, P.W. & Gallaher, D.D., 1995. The olfactory system of migratory adult sea lamprey (Petromyzon marinus) is specifically and acutely sensitive to unique bile acids released by conspecific larvae. *The Journal of General Physiology*, 105(5), p.569-587.
- Lima, C. et al., 2006. Olfactory Mucosa Autografts in Human Spinal Cord Injury: A Pilot Clinical Study. *The Journal of Spinal Cord Medicine*, 29(3), p.191-203.
- Márquez, S. et al., 2008. Development of the Ethmoid Sinus and Extramural Migration: The Anatomical Basis of this Paranasal Sinus. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 291(11), p.1535-1553.
- McMahon, B.R., 1969. A Functional Analysis of the Aquatic and Aerial Respiratory

- Movements of an African Lungfish, *Protopterus Aethiopicus*, With Reference to the Evolution of the Lung-Ventilation Mechanism in Vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 51(2), p.407-430.
- Min, M.S. et al., 2005. Discovery of the first Asian plethodontid salamander. *Nature*, 435(7038), p.87-90.
- Moore, W.J., 1981. *The mammalian skull*, London: Cambridge university press.
- Müller, F. & O'Rahilly, R., 2004. Olfactory Structures in Staged Human Embryos. *Cells Tissues Organs*, 178, p.93-116.
- Negus, V.E., 1954. Introduction to the comparative anatomy of the nose and paranasal sinuses. *Annals of the Royal College of Surgeons of England*, 15(3), p.141-171.
- Nicholas, J.S., 1922. The reactions of *Amblystoma tigrinum* to olfactory stimuli. *Journal of Experimental Zoology*, 35(3), p.257-281.
- Nussbaum, R.A. & Wilkinson, M., 1995. A New Genus of Lungless Tetrapod: A Radically Divergent Caecilian (Amphibia: Gymnophiona). *Proceedings: Biological Sciences*, 261(1362), p.331-335.
- Parker, G.H., 1908. The Sensory Reactions of *Amphioxus*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 43(16), p.415-455.
- Parsons, T.S., 1970. The Nose and Jacobson's organ. Dans *Biology of the reptilia*. London: Academic Press.
- Parsons, T.S., 1959. Studies on the comparative embryology of the reptilian nose. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 120(2), p.101-277.
- Paulli, S., 1900a. Über die pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. Eine morphologische Studie I. Über die Morphologie des Siebbeins und Pneumaticität bei den Monotremen und den Marsupialiern. *Morphologisches Jahrbuch*, 28, p.147-178.
- Paulli, S., 1900b. Über die pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. Eine morphologische Studie II. Über die Morphologie des Siebbeins und Pneumaticität bei den Ungulaten und Probosciden. *Morphologisches Jahrbuch*, 28, p.179-251.
- Paulli, S., 1900c. Über die pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. Eine morphologische Studie III. Über die Morphologie des Siebbeins und Pneumaticität bei den Insectivoren, Hyracoideen, Chiropteren, Carnivoren, Pinnipeden, Edentates, Rodentien, Prosimien und Primaten. *Morphologisches Jahrbuch*, 28, p.483-564.
- Perry et al., 2002. Olfactory neural cells: an untapped diagnostic and therapeutic resource. The 2000 Ogura Lecture. *The Laryngoscope*, 112(4), p.603-607.
- Pfeiffer, W., 1969. Das geruchsorgan der rezenten Actinistia und Dipnoi (Pisces). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, 64(4), p.309-337.
- Pooley, A.C. & Gans, C., 1976. The Nile crocodile. *Scientific American*, 234(4), p.114-119, 122-124.

- Rawson, N.E. & Gomez, G., 2002. Cell and molecular biology of human olfaction. *Microscopy Research and Technique*, 58(3), p.142-151.
- Romer, A.S. & Parsons, T.S., 1986. *The vertebrate body*, Saunders.
- Rouvière, H., 2002. *Anatomie humaine descriptive, topographique et fonctionnelle. - 15e éd. Tome I*, Paris: Masson.
- Roux, E., 2002. Origine et évolution de l'appareil respiratoire aérien des Vertébrés. *Revue des Maladies Respiratoires*, 19(5-C1), p.p. 601-615.
- Russell, A.P. & Wu, X.-C., 1997. The crocodylomorpha at and between geological boundaries: The Baden-Powell approach to change? *Zoology*, 100(3), p.164-182.
- Saint Girons, H., 1976. Données histologiques sur les fosses nasales et leurs annexes chez *Crocodylus niloticus* Laurenti et *Caiman crocodilus* (Linnaeus) (Reptilia, Crocodylidae). *Zoomorphologie*, 84(3), p.301-318.
- Satoh, G., 2005. Characterization of novel GPCR gene coding locus in amphioxus genome: gene structure, expression, and phylogenetic analysis with implications for its involvement in chemoreception. *Genesis (New York, N.Y.: 2000)*, 41(2), p.47-57.
- Schmitz, A., Gemmel, M. & Perry, S.F., 2000. Morphometric partitioning of respiratory surfaces in amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum* Pallas). *Journal of Experimental Biology*, 203(22), p.3381 -3390.
- Schwenk, K., 2008. Comparative Anatomy and physiology in Nonavian Aquatic Reptiles. Dans *Sensory evolution on the threshold: adaptations in secondarily aquatic vertebrates*. Berkeley: University of California Press.
- Seydel, O., 1895. Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien: Eine vergleichend anatomische Untersuchung. *Morphologisches Jahrbuch*, 23, p.453-543.
- Starck, D. & Grassé, P.-P., 1972. Le crâne des Mammifères. Dans *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie T16 Fascicule I*. Paris: Masson et Cie.
- Stoddart, D.M., 1981. Vertebrate olfaction. *Endeavour New Series*, 5(1), p.9-14.
- Stuelpnagel, J.T. & Reiss, J.O., 2005. Olfactory metamorphosis in the Coastal Giant Salamander (*Dicamptodon tenebrosus*). *Journal of Morphology*, 266(1), p.22-45.
- Tjoa, L.T. & Welsch, U., 1974. Electron microscopical observations on Kolliker's and Hatschek's pit and on the wheel organ in the head region of *Amphioxus* (*Branchiostoma lanceolatum*). *Cell and Tissue Research*, 153(2), p.175-187.
- Torrey, T.W. & Feduccia, A., 1979. *Morphogenesis of the Vertebrates* 4^e éd., New York: J. Wiley.
- Trojanowski, J.Q. et al., 1991. Human olfactory epithelium in normal aging, Alzheimer's disease, and other neurodegenerative disorders. *Journal of Comparative Neurology*, 310(3), p.365-376.

- Wada, H. et al., 1998. Tripartite organization of the ancestral chordate brain and the antiquity of placodes: insights from ascidian Pax-2/5/8, Hox and Otx genes. *Development (Cambridge, England)*, 125(6), p.1113-1122.
- Weldon & Ferguson, M.W., 1993. Chemoreception in crocodilians: anatomy, natural history, and empirical results. *Brain, Behavior and Evolution*, 41(3-5), p.239-245.
- Weldon, P.J. et al., 1990. The American Alligator Detects Food Chemicals in Aquatic and Terrestrial Environments. *Ethology*, 85(3), p.191-198.
- Wilkinson, M. et al., 2007. A new species of Ichthyophis (Amphibia: Gymnophiona: Ichthyophiidae) from Karnataka, India. *Herpetologica*, 63(4), p.511-518.
- Yu, J. & Holland, 2002. Epidermal receptor development and sensory pathways in vitally stained amphioxus (*Branchiostoma floridae*). *Acta Zoologica*, 83(4), p.309-319.
- Yvroud, M. & Grassé, P.-P., 1995a. Développement de l'organe olfactif embryonnaire et larvaire. Dans *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie T14 Fascicule IA*. Paris: Masson et Cie.
- Yvroud, M. & Grassé, P.-P., 1995b. Olfaction. Dans *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie T14 Fascicule IA*. Paris: Masson et Cie.

INDEX DES ILLUSTRATIONS

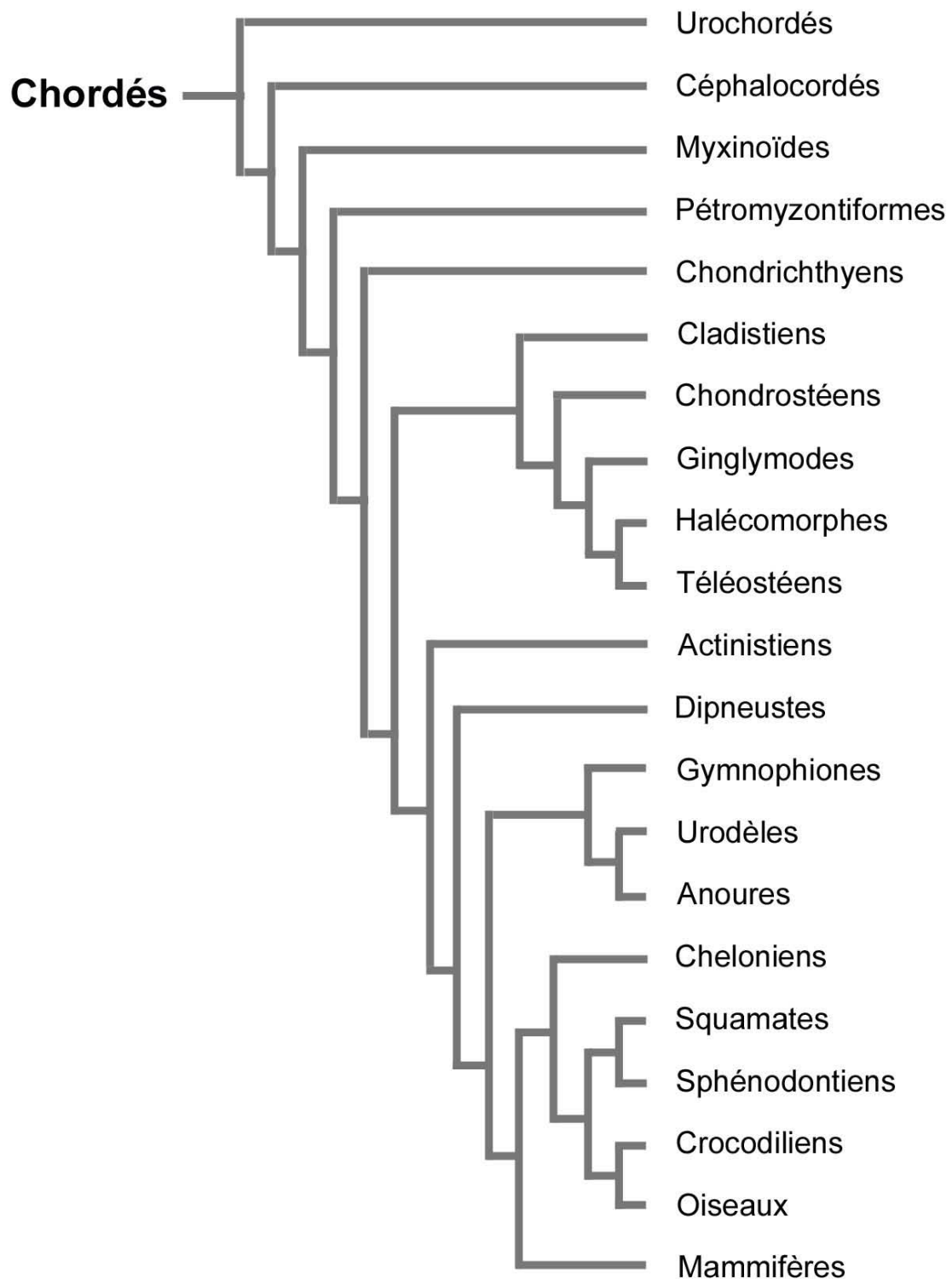
Figure 1 Arbre phylogénétique des Chordés.....	25
Figure 2 Schéma d'un Ascidiacé adulte (Torrey & Feduccia 1979).....	27
Figure 3 Schéma d'une larve d'Ascidiacé d'après (Torrey & Feduccia 1979).....	27
Figure 4 Schéma d'un larvacéen d'après (Kent 1992).....	28
Figure 5 Extrémité rostrale d'Oikopleura d'après (Glover & Fritzsche 2009).....	29
Figure 6 Tête de Branchiostoma lanceolatum (Coll. UFR Sciences Biologiques Bordeaux 1 2009).....	31
Figure 7 Vue du coté gauche de l'extrémité rostrale de Branchiostoma lanceolatum en microscopie électronique, fossette de Kölliker dans le rectangle d'après (Candiani & Pestarino 1998).....	32
Figure 8 Agrandissements de la Figure 7, Image b la flèche pointe le fossette de Kölliker ; Image c Cellules épithéliales avec leur cil unique. D'après (Candiani & Pestarino 1998)	32
Figure 9 Coupe transversale de la région rostrale d'Amphioxus d'après (Tjoa & Welsch 1974)	32
Figure 10 Arbre phylogénétique des Crâniates.....	35
Figure 11 Schéma d'une vue latérale de la Lamproie par (Allison 1953).....	37
Figure 12 Schéma détaillé d'une coupe médiane de l'organe olfactif (Kükenthal & Krumbach 1929).....	37
Figure 13 Schéma de la tête de la Lamproie marine modifié d'après (Torrey & Feduccia 1979).....	37
Figure 14 Coupe histologique passant par le sac olfactif, d'après (Kleerekoper & Erkel 1960)	39
Figure 15 Vue latérale d'une Lamproie fluviale montrant les 7 fentes branchiales (Buschmann 2004).....	40
Figure 16 Schéma d'après (Romer & Parsons 1986) illustrant la proximité des orifices branchiaux avec la poche naso-pharyngienne.....	40
Figure 17 Arbre phylogénétique des Ostéichthyens.....	42
Figure 18 Vue inférieure de Protopterus dolloi issu de (Gerard & Grassé 1954).....	43
Figure 19 Schéma représentant l'organe olfactif d'un Protoptère d'après (Derivot 1984).....	44
Figure 20 Coupe frontale passant par le sac olfactif montrant les deux rangées de lamelles olfactives recouvertes d'épithélium olfactif d'après (Pfeiffer 1969)	44
Figure 21 Schéma modifié d'après (Derivot et al. 1979) illustrant le courant d'eau olfactif .	46
Figure 22 Schéma modifié d'après (Derivot et al. 1979) illustrant les courants respiratoires.	46
Figure 23 Arbre phylogénétique des Tétrapodes.....	48

Figure 24 Vue dorsale de l'organe olfactif de Triton alpestris (Urodèle) d'après (Gerard & Grassé 1954).....	50
Figure 25 Vue dorsale de l'organe olfactif Droit de Dicamptodon tenebrosus en microscopie électronique à balayage d'après (Stuelpnagel & Reiss 2005).....	50
Figure 26 Coupe transversale de la moitié droite de la tête (en avant de la choane) d'Ichthyophis glutinosus (Apode) d'après (Seydel 1895)	52
Figure 27 Détails de la tête d'Ichthyophis kodaguensis d'après (Wilkinson et al. 2007).....	53
Figure 28 Coupes transversales de Bufo viridis d'après (Gerard & Grassé 1954)	54
Figure 29 Coupes transversales d'avant en arrière de Bufo vulgaris d'après (Gerard & Grassé 1954)	55
Figure 30 Schémas des organes olfactifs de différents Vertébrés d'après (Eaton 1960) et (Torrey & Feduccia 1979).....	57
Figure 31 Arbre phylogénétique des Amniotes.....	58
Figure 32 Vue de la paroi latérale de l'organe olfactif d'un Squamate modifié d'après (Romer & Parsons 1986).....	60
Figure 33 Vue de la paroi latérale de l'organe olfactif d'un Chélonien d'après (Parsons 1970)	60
Figure 34 Coupe sagittale de la tête de Crocodylus porosus extrait de (Grigg & Gans 1993).	62
Figure 35 Tête d'un Caiman d'après (Grigg & Gans 1993).....	63
Figure 36 Vue médiale de la paroi latérale de la cavité nasale d' Alligator mississippiensis d'après (Parsons 1970)	63
Figure 37 Diagramme de la cavité nasale d'un Crocodilien en vue dorsale d'après (Bertau 1935) et (Parsons 1970).....	64
Figure 38 Vue dorsale du museau de Crocodilus cataphractus d'après (Bellairs & Shute 1953)	66
Figure 39 Arbre phylogénétique des Tétrapodes.....	68
Figure 40 Coupe parasagittale de la tête d' Ovis aries (mouton) montrant la paroi externe des fosses nasales et les cornets. Modifié d'après (Gerard & Grassé 1954)	72
Figure 41 Coupes coronales (parallèles à la lame criblée) à travers la cavité nasale d'un chevreuil (Cervus capreolus) d'après (Paulli 1900a) (Paulli 1900b)	72
Figure 42 Représentation schématiques de la cavité nasale du Chien (structure de base) et de l'Ours brun (division du quatrième endoturbinal) d'après (Paulli 1900c).....	73
Figure 43 Coupe transversale de la région ethmoïdale d'un Renard (Canis vulpes) d'après (Starck & Grassé 1972)	77
Figure 44 Section sagittale d'une tête de Chat d'après (Moore 1981).....	77

Figure 45 Coupe sagittale de la tête d'un Marsouin (<i>Phocoena phocoena</i>) d'après (Gerard & Grassé 1954)	78
Figure 46 Coupe coronale du museau d'un Phoque commun (<i>Phoca vitulina</i>) d'après (Negus 1954)	79
Figure 47 Représentation schématique d'une coupe coronale de la cavité nasale des Monotrèmes d'après (Paulli 1900a)	80
Figure 48 Paroi latérale des cavités nasales de l'Homme d'après (Rouvière 2002).....	82
Figure 49 Représentation schématique de la cavité nasale humaine d'après (Paulli 1900c) ...	82
Figure 50 Représentation du siège de la muqueuse olfactive humaine d'après (von Brunn 1892).....	84
Annexe 1 Arbre phylogénétique des Chordés d'après (Lecointre et Guyader 2006).....	100
Annexe 2 Détail des fosses nasales de <i>Caiman crocodilus</i> d'après (Saint Girons 1976).....	101

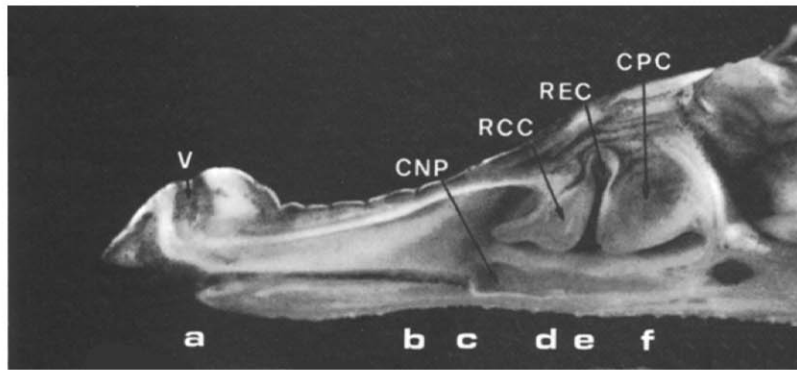
ANNEXES

Annexe 1 Arbre phylogénétique des Chordés d'après (Lecointre et Guyader 2006)

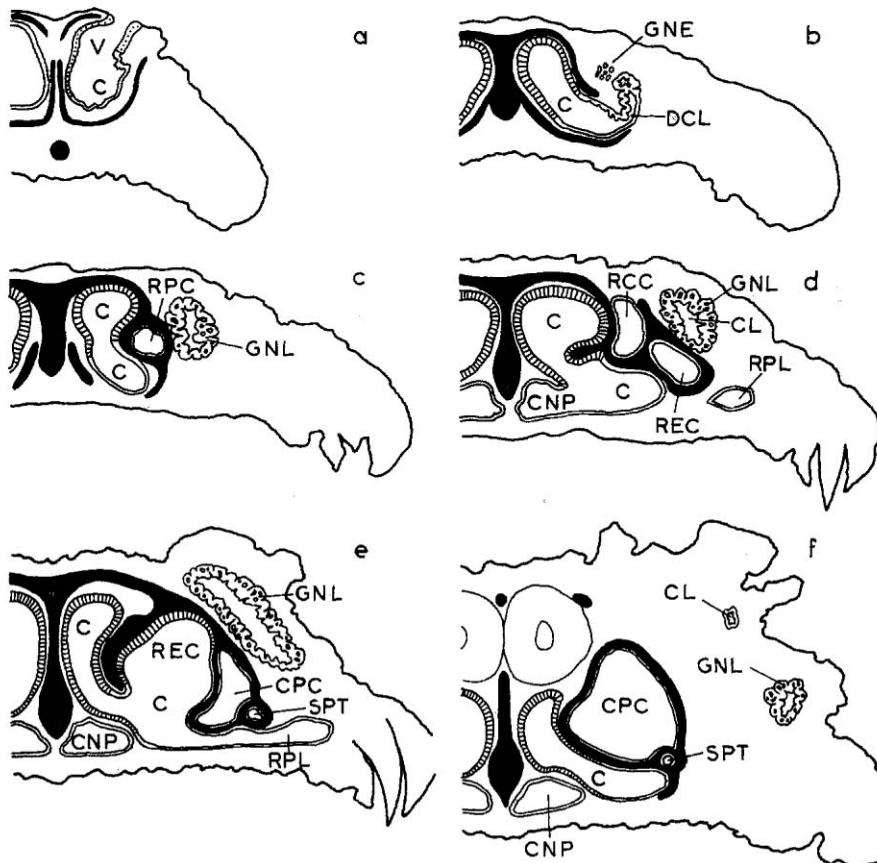


"Dans un arbre phylogénétique chaque branche est un groupe comprenant un ancêtre hypothétique et ses descendants, seule l'extrémité de celle-ci porte des individus identifiés."

Annexe 2 Détail des fosses nasales de *Caiman crocodilus* d'après (Saint Girons 1976)



Vue de la Face Médiale des fosses nasales de *Caiman crocodilus* après section parasagittale x 6. Les lettres a à f indiquent les niveaux des coupes transversales représentées ci-dessous. Légende en bas de la page.



Coupes transversales de la tête de *Caiman crocodilus* x 12. Le niveau de chaque coupe est indiqué sur la figure ci-dessus.

C cavum, CL canal lacrymal, CNP conduit nasopharyngé, CPC cavité postconchale, DCL débouché du canal lacrymal, GNE glande nasale externe, GNL glande naso-lacrymale, RCC récessus caviconchal, REC récessus extraconchal, RPC récessus préconchal, RPL récessus postérolatéral, SPT sinus postturbinal, V vestibule.

En **noir** le cartilage ; en **hachures** l'épithélium olfactif ; en **pointillés** l'épithélium épidermoïde

VU

NANCY, le **19 septembre 2011**
Le Président de Thèse

NANCY, le **22 septembre 2011**
Le Doyen de la Faculté de Médecine

Professeur R. JANKOWSKI

Professeur H. COUDANE

AUTORISE À SOUTENIR ET À IMPRIMER LA THÈSE 3755

NANCY, le 26/09/2011

LE PRÉSIDENT DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY 1
Par délégation

Madame C. CAPDEVILLE-ATKINSON

RÉSUMÉ EN ANGLAIS :

Olfaction exists very early in primitive organisms, as evidenced by molecular biology studies of orthologous genes of olfaction.

The Protochordates, ancestors of vertebrates, have no individualised olfactory organ, but individual olfactory cells scattered in the peri-oral region. The olfactory organ forms in Agnatha, the first Vertebrates as a blind tube opened to the outside through a single nostril. In Dipnoi, the olfactory organ opens back into the oral cavity, but is not involved in breathing. The choana formation increases olfaction thanks to the buccal pump that helps water to circulate actively in the olfactory organ. Amphibians, the first representatives of Tetrapods, are the first to use their olfactory organ to breathe. Among Crocodilians that also use their nose to smell and breathe, the emergence of a secondary palate enables the maintenance of airway during feeding. In mammals, the appearance of ethmoturbinates into the ethmoid bone greatly increases the surface of the olfactory mucosa and the capacity of the olfactory organ. In Man, the ethmoid bone has been restructured following snout retraction and medialisation of the eyes with as a consequence severe restriction of the olfactory mucosa. Man is considered as a microsmatic animal.

Phylogenesis of the nose clearly shows exaptation of the olfactory organ by the respiratory apparatus.

RÉSUMÉ DE LA THÈSE

L'olfaction existe très tôt chez les organismes primitifs, comme en témoigne les études de biologie moléculaire des gènes orthologues de l'olfaction.

Les Protochordés, lointains ancêtres des Vertébrés, ne possèdent pas d'organe olfactif individualisé mais quelques cellules olfactives regroupées au niveau péri-buccal. L'organe olfactif apparaît chez les Agnathes, Vertébrés primitifs, comme un tube borgne ouvert vers l'extérieur par une narine unique. Chez les Dipneustes, l'organe olfactif s'ouvre en arrière dans la cavité buccale, mais il ne participe pas à la respiration. La formation des choanes améliore l'olfaction grâce à la pompe buccale qui fait circuler l'eau activement à travers l'organe olfactif. Les Amphibiens, premiers représentants des Tétrapodes, sont les premiers à utiliser leur organe olfactif pour respirer. Chez les Crocodiliens qui utilisent également leur nez pour sentir et respirer, l'apparition d'un palais osseux secondaire permet le maintien de la perméabilité des voies aériennes pendant l'alimentation. Chez les Mammifères, l'apparition des ethmoturbinaux au sein de l'ethmoïde augmente considérablement la surface de la muqueuse olfactive et les capacités olfactives. Chez l'Homme l'os ethmoïdal s'est réorganisé suite à la rétraction du museau et au rapprochement des yeux avec pour conséquence une diminution importante de la muqueuse olfactive. L'homme est considéré comme un animal microsmatique.

La Phylogénèse du nez montre l'exaptation de l'organe olfactif par l'appareil respiratoire.

TITRE EN ANGLAIS:

Phylogenesis of the olfactory organ

THÈSE: MÉDECINE SPÉCIALISÉE - ANNÉE 2011

MOTS CLEFS: OLF ACTION, NEZ, EVOLUTION, CHORDÉS, HOMO SAPIENS

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ, NANCY 1

Faculté de Médecine de Nancy

9, avenue de la Forêt de Haye

54505 VANDŒUVRE-LÈS-NANCY Cedex