**Document téléchargeable sur le site**
**https://www.svt-tanguy-jean.com/**

EPLEFPA Dijon Quetigny Plombières-lès-Dijon
Site de Quetigny (21) • LEGTA Olivier de Serres
Classe préparatoire ATS (Adaptation Technicien Supérieur) Biologie
Préparation des Concours agronomiques et vétérinaires (voie C)

**ENSEIGNEMENT DE BIOLOGIE • COURS**
**Partie A. L'unité et la diversité du monde vivant**
**Sous-partie A.3. L'unité et la diversité du monde vivant à l'échelle des organismes**
**[A.3.1. La construction de l'organisme]**

## Chapitre 5

# Fécondation et développement embryonnaire des Amphibiens

## Objectifs : extraits du programme

| | |
|---|---|
| **3. L'unité et la diversité du monde vivant à l'échelle des organismes** | **Dans des groupes très dissemblables, la construction d'un organisme met en jeu des mécanismes comparables et des liens de parenté sont mis en évidence. D'un point de vue biologique, les relations interspécifiques peuvent s'avérer très étroites.** |
| **3.1. La construction de l'organisme** | |
| 3.1.1. La construction d'un Vertébré Batracien lors du développement embryonnaire | - A partir de l'exemple d'un Batracien, les grandes étapes du développement embryonnaire des Vertébrés sont abordées pour comprendre l'organisation de ces Bilatériens. **[TP A2]**<br>**Mots-clés** [Ovocytes, spermatozoïdes, fécondation, segmentation, gastrulation, neurulation, bourgeon caudal, organogenèse, axes de polarité, deutérostomien, triblastique, épineurien]<br>*Les interactions cellulaires (inductions, migrations, adhérences) et les étapes du développement post-embryonnaire ne sont pas au programme.* |

## Introduction

On appelle **développement** ou **ontogenèse** ***l'ensemble des phénomènes permettant d'assurer la transformation d'un zygote en organisme adulte capable de se reproduire*** (encadré A). Les Amphibiens sont caractérisés par un **développement post-embryonnaire indirect** mais *seul le* ***développement embryonnaire*** *est au programme* : la **métamorphose** et la **croissance** sont renvoyés à un niveau d'études ultérieur.

Les **Amphibiens** [Lissamphibia] constituent une ***classe d'organismes Tétrapodes dont le développement a lieu (quasi-systématiquement) en milieu aquatique***. L'essentiel des **Amphibiens** est groupé dans l'ensemble des **Batraciens** qui comprend **deux sous-classes** : les **Anoures** [Anura] ***dépourvus de queue*** (Grenouilles, Crapauds) et les **Urodèles** ***avec une queue*** [Urodela]. Pour des **raisons historiques** mais aussi à cause de leur **facilité d'élevage**, les Amphibiens sont un modèle d'étude important du développement animal (encadré B).

**Comment s'effectue le développement embryonnaire chez les Amphibiens ?**

**Sites Internet intéressants à consulter pour ce chapitre :**

- **Site « Biologie et Multimédia » de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris 6 (travail de Michel DELARUE, 2004)** :
  http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/xenope1/ [Page de sommaire]
  *Nombreux clichés, nombreux schémas, animations…*
- **Site « Biologie et Multimédia » de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris 6 (version plus ancienne, travail de C. AIMAR, 2000-2001)** :
  http://www.snv.jussieu.fr/bmedia/PetitBuffon/amphibien/developpement/dev0.html [Page de sommaire : *lien vers des clichés légendés*]
- **Vidéo *Youtube* 2008 (développement embryonnaire en accéléré : de l'œuf au têtard), 1 min 27 s, © Cytographics, J. & J. PICKETT-HEAPS** :
  https://www.youtube.com/watch?v=aZkLc5RMfGg
- **Vidéo *Youtube* 2003 « De l'œuf à la Grenouille », UPMC, Paris 6, CNRS, Service du Film scientifique, 26 min 47 s (travail collectif)** :
  https://www.youtube.com/watch?v=1NAt-OOSuKY
  *Vraiment très clair, images réelles, clichés, animations, schémas… film complet !*

### *Encadré A Le vocabulaire du développement animal (important !)*

#### Le vocabulaire fondamental

***Notions de développement embryonnaire (DE) et développement post-embryonnaire (DPE)***

➢ Le **développement** (figure a) est le ***processus par lequel se construit un individu adulte (= apte à se reproduire) à partir du zygote, cellule issue de la fécondation***. Chez les **Métazoaires**, on distingue classiquement deux parties :

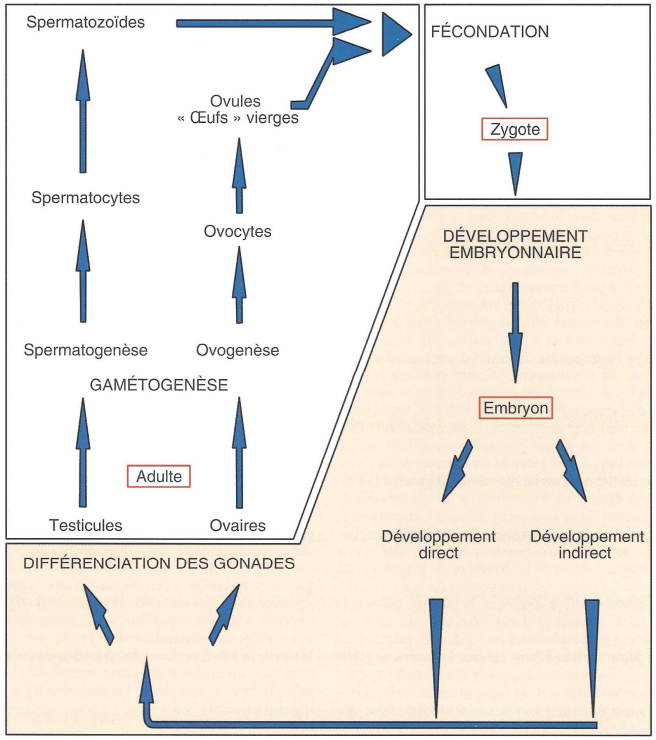
- Le **développement embryonnaire (= embryogenèse)** qui va ***de la cellule-œuf à l'éclosion (espèces ovipares) ou à la parturition (espèces vivipares)***. L'organisme en cours d'édification s'appelle alors un **embryon**.
  Attention, pour le **développement humain**, les médecins adoptent une **autre définition** (ils sont pénibles… ☺) : lors de la **grossesse**, on parle d'**embryon** pour les *trois premiers mois de grossesse* et de **fœtus** ensuite.
  Ce type de distinction est aussi parfois **retenu par les vétérinaires** (ils sont pénibles aussi ☺).
- Le **développement post-embryonnaire** qui va ***de l'organisme après éclosion ou parturition jusqu'à l'individu adulte, apte à se reproduire***.

***Notions de développement post-embryonnaire (DPE) direct et indirect***

➢ On dit que le **développement post-embryonnaire** est **direct** ***lorsque l'organisme issu de l'éclosion ou de la parturition possède déjà une organisation proche de l'adulte et qu'il lui reste juste à grandir et à acquérir la maturité fonctionnelle des organes sexuels***. L'organisme s'appelle alors un **jeune** et ***ce développement post-embryonnaire*** peut être appelé **croissance**. C'est le cas chez les **Mammifères** par exemple.

➢ On dit que le **développement post-embryonnaire** est **indirect** lorsque ***l'organisme issu de l'éclosion ou de la parturition présente une organisation notoirement différente de l'adulte et que cette organisation sera modifiée par des remaniements plus ou moins abrupts*** ; cette ***période de transformations*** s'appelle **métamorphose**. L'organisme (depuis l'éclosion jusqu'à la dernière étape de la métamorphose) s'appelle une **larve** ; on peut donc aussi parler de **développement larvaire**. C'est le **cas des Amphibiens**.

*NB Chez les Amphibiens, la métamorphose aboutit à un* ***jeune*** *ou* ***juvénile*** *qui doit encore subir une* ***croissance*** *accompagnée d'un* ***développement des organes sexuels*** *avant d'être un adulte capable de se reproduire.*



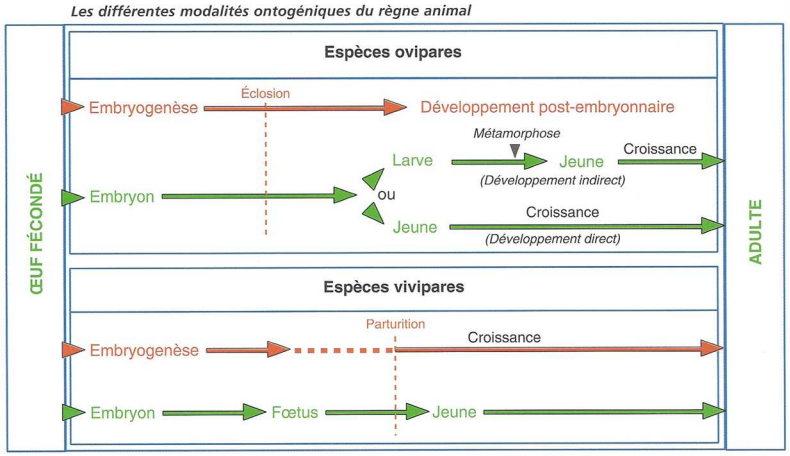




**FIGURE a. Place du développement dans le cycle vital des Métazoaires.**
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

## Les principales étapes de l'embryogenèse (majeur !)

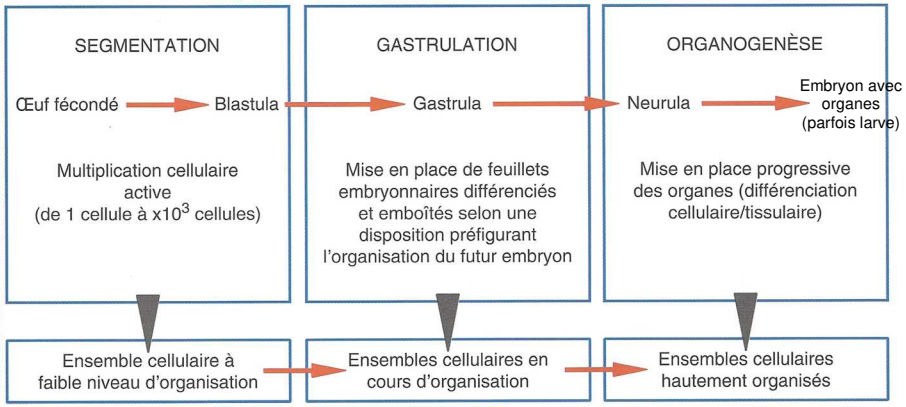



**FIGURE b. Principales étapes de l'embryogenèse animale.**
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

## Les types d'œufs en fonction des réserves [*pour information*]

| Types d'œufs | Quantité de vitellus | Répartition cytoplasmique | Taille | Exemple de taxons concernés |
|---|---|---|---|---|
| **Alécithes** | Pas de réserves | ---------- | ± 100 µm | Mammifères aplacentaires et placentaires (Métathériens, Euthériens) |
| **Oligolécithes** | Réserves peu abondantes | Répartition relativement homogène | ± 100 µm | Échinodermes, Procordés |
| **Hétérolécithes** | Réserves peu abondantes | Répartition inégale. Existence d'un gradient vitellin | ± 1 mm | Amphibiens, Annélides |
| **Centrolécithes** | Réserves très abondantes | Masse vitelline regroupée au centre de l'œuf | ± 1 mm | Insectes |
| **Télolécithes** | Réserves très abondantes | Distribution généralisée. Zone germinative réduite à l'état d'un disque en position polaire | ± 1 cm | Mollusques Céphalopodes, Nombreux Poissons, Sauropsidés (Reptiles / Oiseaux), Mammifères ovipares (Protothériens) |

**FIGURE c. Diversité des œufs chez les Animaux.**
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

## Modalités de la segmentation et de la gastrulation selon les groupes [*pour information*]

| PHYLA | TYPE DE SEGMENTATION | TYPE DE GASTRULATION |
|---|---|---|
| SPONGIAIRES | Totale radiaire égale ou inégale | Embolie, épibolie et immigration |
| CŒLENTÉRÉS (Cnidaires et Cténaires) | Totale radiaire égale ou inégale, cas rares de partielles superficielles | Immigration (polaire ou multipolaire), délamination, épibolie et embolie |
| NÉMATHELMINTHES | Totale rotationnelle presque égale | Embolie plus immigration ou épibolie |
| NÉMERTES | Totale égale spirale plus ou moins modifiée | Embolie plus immigration |
| PLATHELMINTHES | Totale inégale radiaire ou spirale plus ou moins modifiée | Epibolie et/ou embolie immigration, mouvements cellulaires peu clairs |
| ANNÉLIDES | Totale spirale, égale ou inégale, parfois perturbée par des mouvements secondaires | Epibolie et/ou embolie avec parfois immigration |
| MOLLUSQUES | Totale spirale inégale ou, chez les Céphalopodes, partielle et discoïdale | Embolie, épibolie et immigration |
| ARTHROPODES | Crustacés : totale radiaire, parfois spirale. et/ou partielle superficielle<br>Insectes : totale ou partielle superficielle | Embolie et épibolie ou immigration<br>Immigration et/ou embolie |
| ÉCHINODERMES | Totale radiaire égale ou inégale, parfois partielle superficielle | Embolie et immigration |
| TUNICIERS | totale bilatérale inégale | Embolie ou épibolie |
| VERTÉBRÉS | Totale radiaire chez les Amphibiens<br>Partielle chez les Poissons, les Reptiles et les Oiseaux<br>Totale rotationnelle chez les Mammifères | Embolie et épibolie<br>Immigration |

(d'après Dawydoff, 1928, modifié)

**FIGURE d. <u>Modalités de la segmentation et de la gastrulation selon les groupes chez les Animaux</u>.** D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

## Vocabulaire complémentaire en embryologie animale

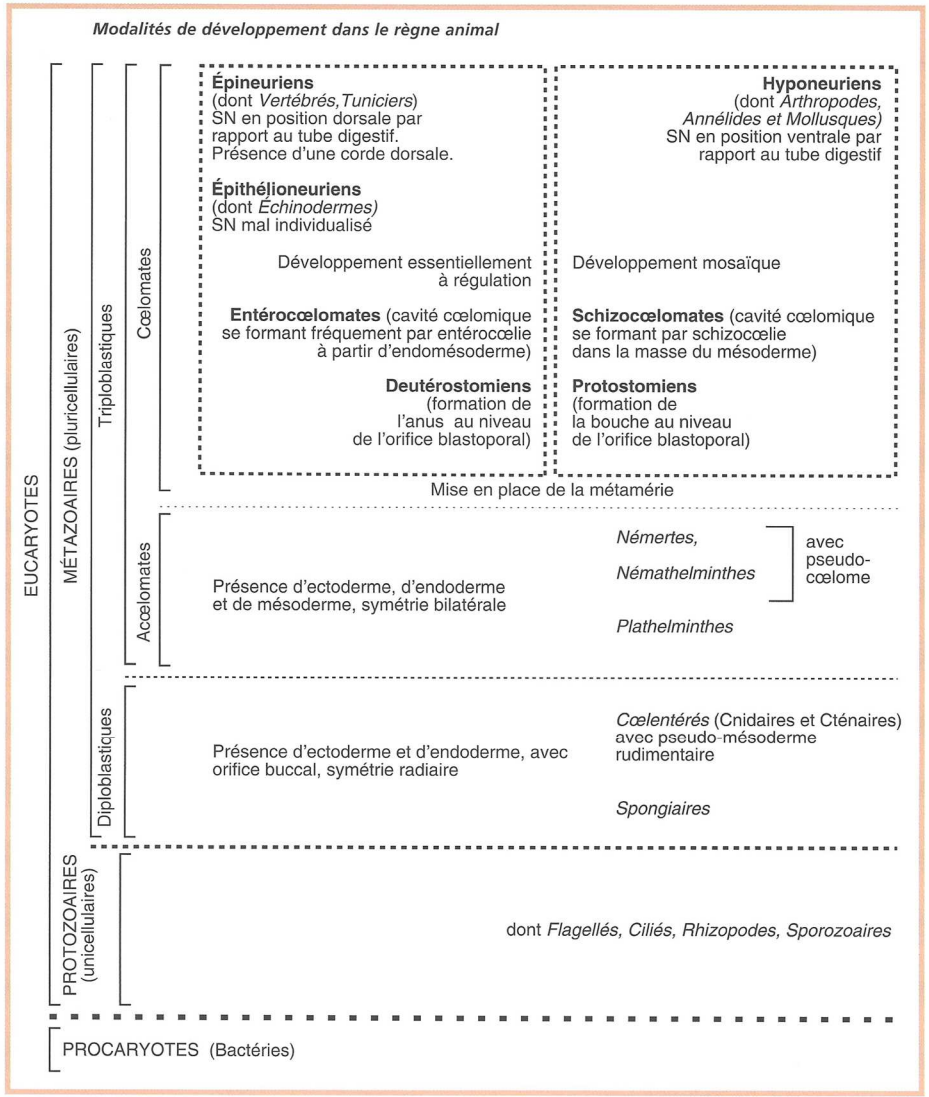
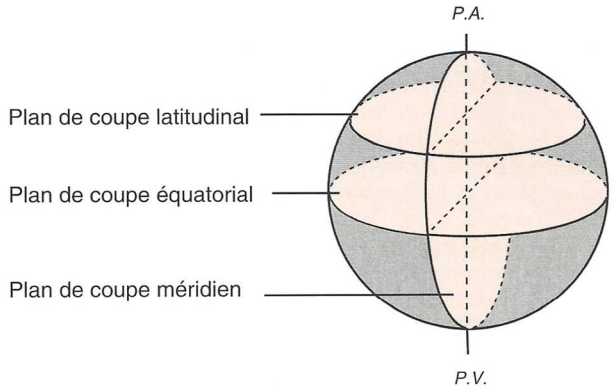



**FIGURE e. <u>Modalités de développement chez les Animaux</u>.** D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

***Attention, ces modalités ne sont pas forcément le signe d'une parenté évolutive immédiate, malgré le poids qu'on a pu donner à ces éléments dans les classifications traditionnelles.***

## Types de coupes et axes de polarité en embryologie [Très important !]

**1°) Par rapport à l'axe pôle animal - pôle végétatif**




**2°) Par rapport aux axes antéro-postérieur et dorso-ventral**

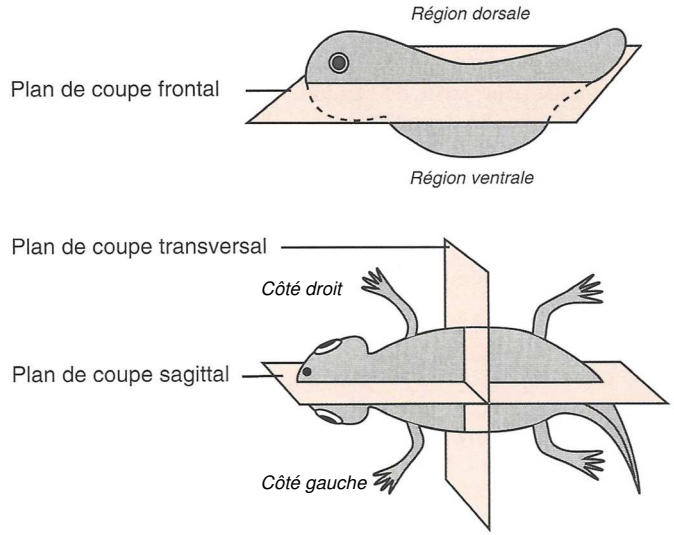



**FIGURE f. Axes de polarité et coupes.**
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

## *Encadré B Le modèle Amphibien en biologie du développement*

### Pourquoi le modèle amphibien ?

Différentes espèces d'amphibiens ont été largement étudiées dans le cadre des problématiques liées au développement embryonnaire et post-embryonnaire. Plusieurs caractéristiques du mode de vie des espèces choisies en font des bons modèles animaux :

- **un développement externe** permettant des observations et un suivi des processus morphologiques aisés
- la possibiltité pour certaines espèces de **provoquer l'ovulation** par l'injection d'hormones et de réaliser une fécondation externe *in vitro* ;
- **un grand nombre d'œufs** donc un matériel d'observation et d'expérience abondant ;
- un **temps de développement embryonnaire de quelques jours** permettant le suivi aisé de modifications expérimentales ;
- des **embryons** de **taille millimétrique** et donc **manipulables** (ablations, greffes, injections).

Plusieurs espèces sont utilisées :

- amphibiens **anoures** (absence de queue après la métamorphose) : grenouille (*Rana sp*), xénope (*Xenopus laevis*)
- amphibiens **urodèles** (persistance de la queue après la métamorphose) : pleurodèle (*Pleurodelus waltii*), triton (*Triturus sp*).

Parmi ces espèces, le xénope est actuellement un modèle très courramment utilisé pour la description des mécanismes moléculaires (communication intercellulaire, contrôle génétique, interactions cellulaires etc) des différents processus du développement.

*D'après* SEGARRA *et al. (2014)*

### Cycle de vie des Amphibiens (ici le Xénope *Xenopus laevis*)

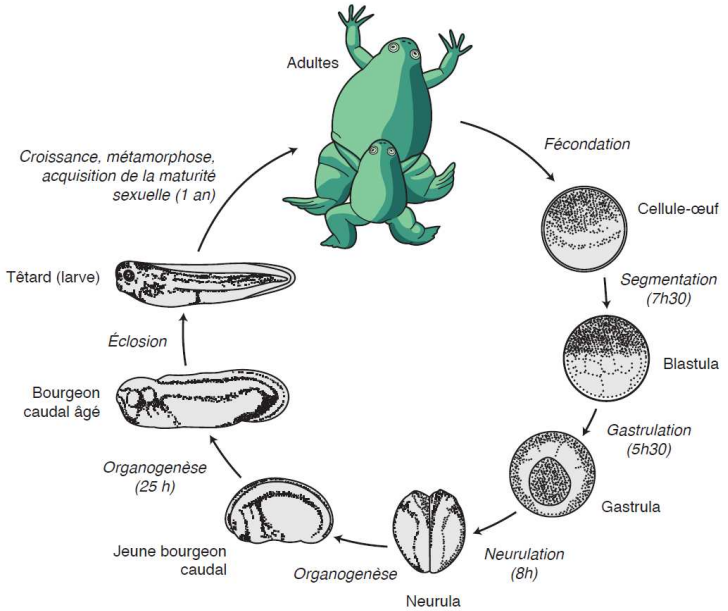



**FIGURE a. Étapes du développement du Xénope.**
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

## Repères temporels dans le DE des Amphibiens

**TABLEAU 1. Bornes temporelles des stades embryonnaires de trois espèces d'Amphibiens.**
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

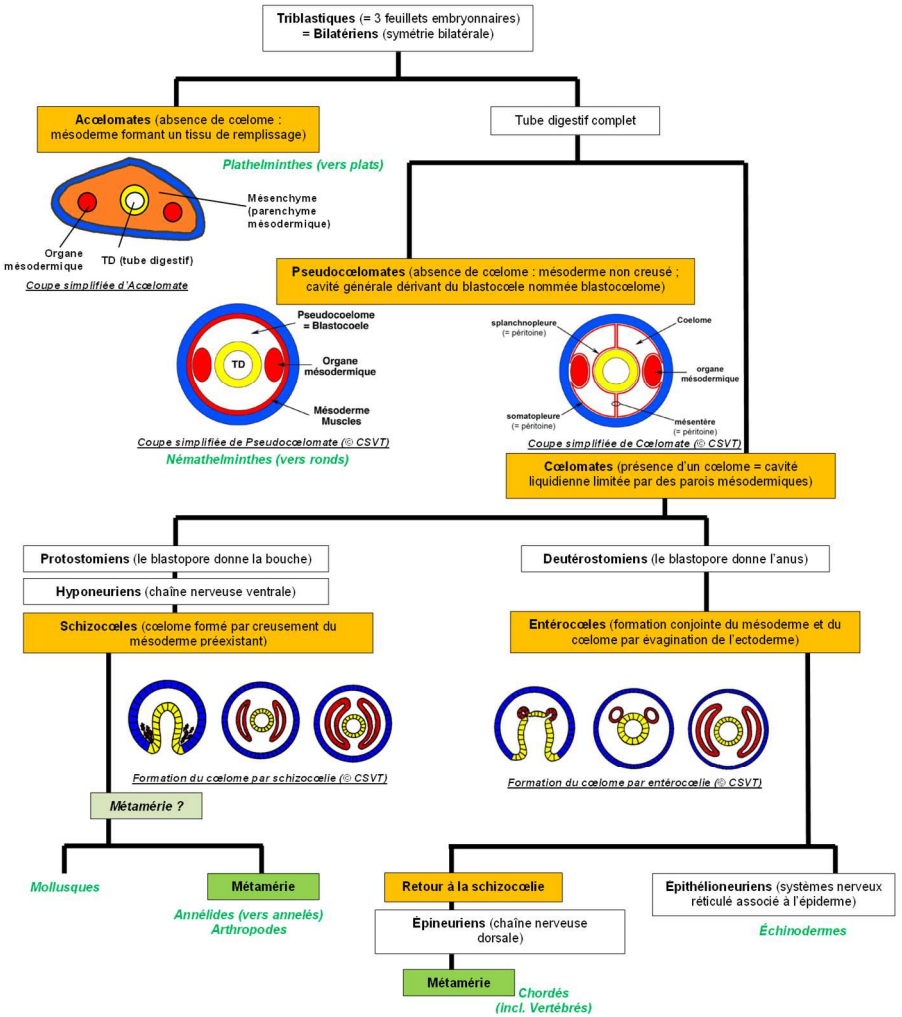
*Chronologies comparatives de trois développements d'Amphibiens*

| Temps | *Rana pipiens* (18 °C) | | *Pleurodeles waltl* (18 °C) | | *Xenopus laevis* (22 °C) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| (heures) | Étapes | Stades | Étapes | Stades | Étapes | Stades |
| 0 | Fécondation | 1 | Fécondation | 0 | Fécondation | 0 |
| 1 | Rotation de symétrisation | 2 | | | Début de 1ère division | 1 |
| 1,5 | | | | | 2 cellules | 2 |
| 2,5 | | | | | 8 cellules | 4 |
| 3,5 | 2 cellules | 3 | | | | |
| 4,5 | 4 cellules | 4 | | | Jeune blastula | 7 |
| 5,5 | 8 cellules | 5 | | | Mi-blastula | 8 |
| 6 | | | 2 cellules | 1 | | |
| 6,5 | 16 cellules | 6 | | | | |
| 7 | | | | | | |
| 7,5 | 32 cellules | 7 | 4 cellules | 2 | | |
| 9 | | | 8 cellules | 3 | Jeune gastrula | 10 |
| 11 | | | 16 cellules | 4b | | |
| 14 | | | Jeune blastula | 5 | | |
| 15 | | | | | Fin de gastrulation | 13 |
| 16 | Mi-blastula | 8 | | | | |
| 16,5 | | | | | Début de neurulation | 14 |
| 18,5 | | | | | Gouttière neurale | 16 |
| 21 | Fin de segmentation | 9 | | | Tube neural | 19 |
| 22 | | | Mi-blastula | 6 | | |
| 26 | Jeune gastrula | 10 | | | | |
| 27 | | | Fin de segmentation | 7 | Jeune bourgeon caudal | 24 |
| 31 | Mi-gastrula | 11 | Jeune gastrula | 8 | | |
| 38,5 | | | Mi-gastrula | 9 | | |
| 42 | Fin de gastrulation | 12 | | | Battements cardiaques | 33 |
| 50 | Plaque neurale | 13 | | | Éclosion | 36 |
| 56 | | | Fin gastrulation | 13 | | |
| 62 | Gouttière neurale | 14 | | | | |
| 63 | | | Plaque neurale | 14 | | |
| 72 | Tube neural | 16 | | | | |
| 80 | | | Tube neural | 21 | | |
| 84 | Jeune bourgeon caudal | 17 | | | | |
| 87 | | | Jeune bourgeon caudal | 22 | | |
| 118 | Battements cardiaques | 19 | | | | |
| 130 | | | Battements cardiaques | 28 | | |
| 140 | Éclosion | 20 | | | | |
| 264 | | | Éclosion | 34 | | |

(d'après Shumway, 1940 ; Gallien et Durocher, 1957 ; Hausen and Riebesoll, 1991)

## *Encadré C — Classification traditionnelle des Métazoaires vs. classification phylogénétique*

### La classification traditionnelle (périmée !), une classification en partie basée sur le développement embryonnaire

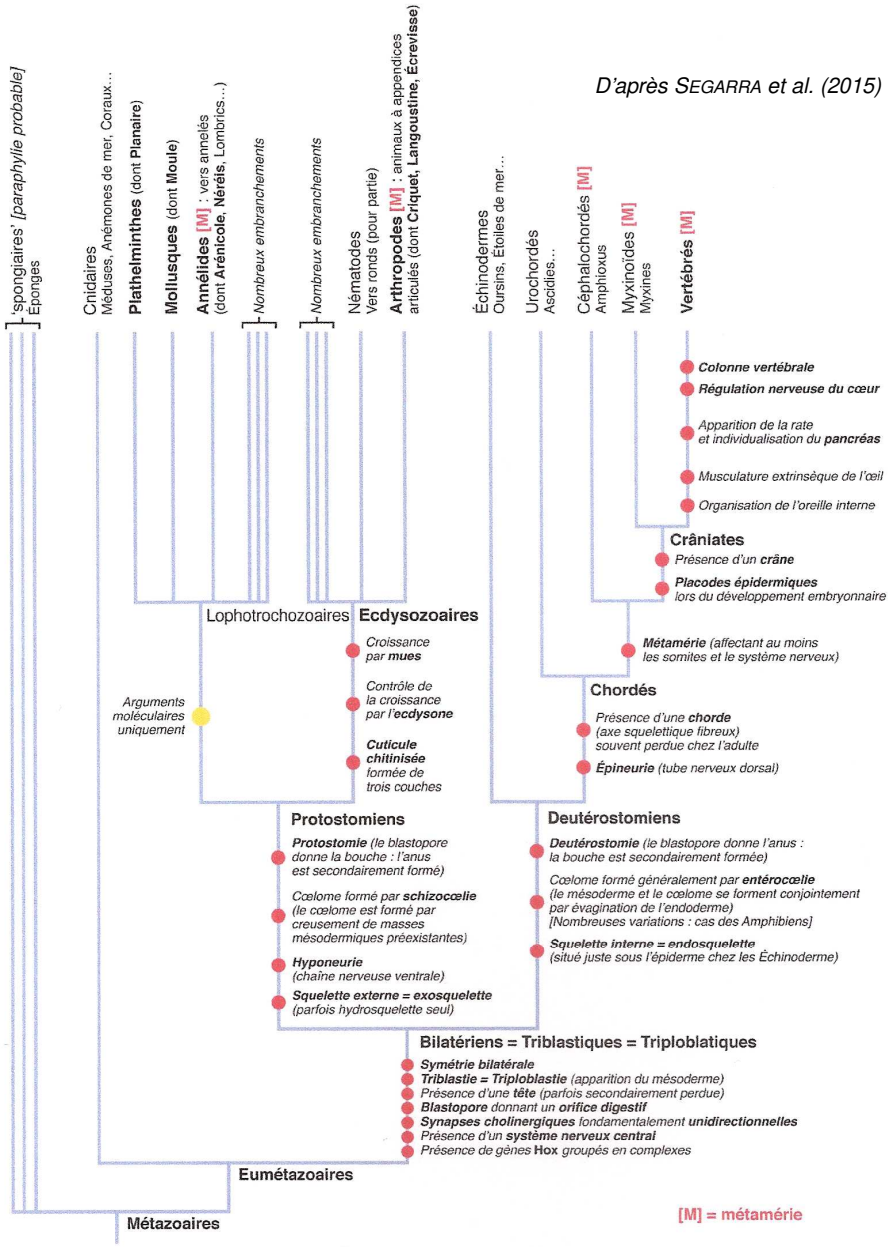



**Grands plans d'organisation animaux chez les Triblastiques (notamment axés sur le cœlome) correspondant à la systématique *traditionnelle*.**
***Cette terminologie peut continuer d'être employée sur le plan descriptif mais plus sur le plan systématique*.**

*Cases jaunes : concerne le cœlome. Cases vertes : métamérie. En vert italiques : principaux embranchements (de la systématique traditionnelle).*

Certaines illustrations d'après *CSVT*, sur Internet http://nico8386.free.fr/ (consultation 22 novembre 2011)

## La classification phylogénétique




## À connaître dans l'introduction et les encadrés initiaux

- Connaître la **position systématique des Amphibiens** sur le **cladogramme** des **Métazoaires** et des **Vertébrés**, et l'existence de deux groupes majeurs : **Anoures** et **Urodèles**.

  Utiliser par exemple le TPA10 sur la Souris (pour aller jusqu'aux Tétrapodes)
  + arbre phylogénétique simplifié des Métazoaires remis en page 2

- Connaître les notions de **développement embryonnaire (= embryogenèse)**, **développement post-embryonnaire direct** ou **indirect**, **métamorphose**, **croissance**, etc.
- Connaître les notions de : **embryon**, **larve**, **jeune** (= **juvénile**)…
- Savoir resituer le tout sur des **schémas simples** (encadré A, page 2 : figure a).
- Encadré A, page 2, figure b : connaître les trois grandes phases du DE : **segmentation**, **gastrulation**, **organogenèse**
- Savoir aussi que les **œufs des Amphibiens** sont **hétérolécithes** = ***répartition inégale des ressources nutritives*** (cf. **gradient vitellin**).

- Encadré A, page 4, figure f : **connaître** et **savoir reconnaître** impérativement :
  - **Les types de coupes en biologie animale**
  - **Les axes de polarité organisant les Bilatériens :**
    - **Axe antéropostérieur** (pôle antérieur / pôle postérieur)
    - **Axe dorso-ventral** (pôle dorsal / pôle ventral)
    - **Plan de symétrie bilatérale** (côté droit / côté gauche)

  **Vous devez savoir orienter les objets**
- Connaître aussi la **polarité « pôle animal » / « pôle végétatif » dans l'œuf**

- Encadré B, pages 4-5 :
  - Connaître le **cycle de vie des Amphibiens**
    - *Attention au mot « **organogenèse** » : au **sens large**, il inclut la **neurulation** (cela dépend des auteurs).*
  - Avoir une idée de quelques repères temporels dans les durées des processus embryogénétiques ?

- Travaux pratiques (TP A2) :
  - ***Savoir décrire et exploiter les micrographies, les électronographies et les coupes réelles des différents stades au programme du développement embryonnaire des Amphibiens.***

**IMPORTANT : vocabulaire descriptif des grands plans d'organisation animaux (notions en partie liées au développement : e) :**

- Encadré A, page 3, à droite, figure e + encadré C : **connaître le vocabulaire des grands plans d'organisation animaux** (*car très utilisé en TP + cité comme mots-clefs dans le programme pour ce chapitre !*)
- Pour y voir plus clair : utilisez la figure « classification traditionnelle » de l'encadré C
- **Diblastiques** = **diploblastiques** : ***présence de deux feuillets embryonnaires*** (cas des Cnidaires notamment) // **Triblastiques** = **triploblastiques** : ***présence de trois feuillets embryonnaires (mis en place lors de la gastrulation)***.
- Connaître les notions suivantes :
  - Notion de **cœlome** = ***cavité liquidienne limitée par des parois mésodermiques qui se met en place aux stades précoces du développement embryonnaire et se différencie ensuite selon des modalités variées en fonction des groupes taxonomiques***.
  - '**cœlomates**' / '**pseudocœlomates**' / '**acœlomates**' : définitions page 5, groupes **périmés** (***l'ancêtre des Bilatériens possédait sans doute déjà le cœlome qui aurait été secondairement perdu de multiples fois***)
  - **Chez les 'cœlomates' : formation du cœlome possible par :**
    - **schizocœlie** (définition page 5)
    - **entérocœlie** (définition page 5)

*Notez que, si on suit ces grands plans d'organisation,* ***les Amphibiens (qui sont des Chordés) devraient être entérocœles… et pourtant ils sont schizocœles !*** *Cela montre bien, s'il en était besoin, les limites de ces notions et le fait que* ***le « principe de récapitulation » jadis formulé par HAECKEL est une blague****…*

  - **Protostomiens** (étym. « bouche en premier » : ***le blastopore donne la bouche***) vs. **Deutérostomiens** (étym. « bouche en deuxième » : ***le blastopore donne l'anus, la bouche est secondairement formée***).

*En systématique phylogénétique,* ***les Protostomiens ont été redéfinis de manière à inclure les ex-'acœlomates' et ex-'pseudocœlomates'***.

  - **Hyponeuriens** (***chaîne nerveuse en position ventrale***) vs. **Épineuriens** (***chaîne nerveuse en position dorsale***)
  - Notion de **métamérie** : ***présence d'un tronçonnement de tout ou partie de l'organisme le long de l'axe antéro-postérieur caractérisé par une répétition d'unités semblables (métamères = segments = somites), qui se met en place lors du développement embryonnaire et qui se différencie ensuite de manière variable selon les groupes taxonomiques***.

- ***Attention donc à ne pas donner à tout ce vocabulaire plus de poids systématique qu'il n'en a aujourd'hui : on est à l'heure de la phylogénie ! (même si je pense qu'une partie des collègues et du jury continue probablement de donner de la valeur systématique à cette terminologie… les révolutions scientifiques prennent du temps ☺)***

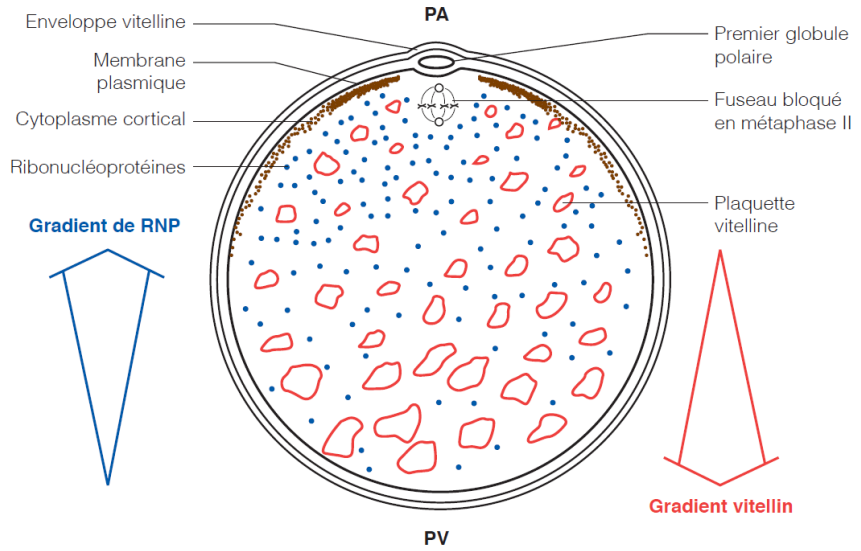
# I. Gamètes et fécondation chez les Amphibiens

## A. L'ovocyte des Amphibiens, une cellule polarisée

- **Gamète** = ***cellule haploïde issue (directement dans le cas des Métazoaires) de la méiose et d'autres événements rassemblés derrière le terme de gamétogenèse***.
  Les aspects associés à la **reproduction animale**, y compris les événements génétiques, seront examinés dans la **partie C** : **2. La reproduction sexuée chez les Mammifères** (chapitre 23)
- **Gamète mâle** = **spermatozoïde**.
- **Gamète femelle =** **ovocyte** (rarement ovule).
  *Souvent appelé* ***« œuf »*** *mais attention, ce terme désigne aussi la structure après fécondation jusqu'à l'éclosion, c'est donc un terme peu précis.*

### 1. Le gamète femelle : un ovocyte secondaire entouré d'enveloppes protectrices

- Figure 1. Taille : 1 à 2 mm.




Un double gradient, vitellin et ribonucléoprotéique (RNP), structure l'ovocyte II. Il définit ainsi deux pôles, pôle animal (PA) et pôle végétatif (PV) aisément reconnaissables.

**FIGURE 1. L'ovocyte II d'Amphibien, gamète femelle [taille env. 2 mm].**
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

### a. Un ovocyte bloqué en métaphase II (ovocyte II)

- Le **gamète libéré par la femelle** est un **ovocyte II** (= **ovocyte secondaire** = **ovocyte de deuxième ordre**) :
  - Un **ovocyte** est une ***cellule engagée dans la méiose***. Les ***cellules germinales à l'origine des ovocytes*** s'appellent des **ovogonies**. Lorsqu'une ovogonie ***s'engage dans la première division de méiose (division réductionnelle)***, elle devient un **ovocyte I (ovocyte primaire)**. Après la première division, il y a **obtention d'un ovocyte II (ovocyte secondaire)** et d'un **premier globule polaire** (*noyau et très peu de cytoplasme, appelé à dégénérer*). L'ovocyte II **s'engage alors dans la deuxième division de méiose (division équationnelle)**.
  - Cet ovocyte II demeure **bloqué en métaphase II** (*la fin de la méiose n'interviendra que lors de la fécondation*).

*Remarque : lors de sa maturation (ovocyte I),* ***l'ovocyte peut réaliser l'expression génétique*** *car ses* ***chromosomes*** *sont* ***en écouvillon*** *(voir chapitre A2-1 sur l'ADN) : ils* ***présentent des « puffs », zones décondensées exprimables****.*

### b. Un ovocyte entouré de deux enveloppes protectrices

- Deux **enveloppes extracellulaires** :
  - **Enveloppe vitelline** (évitez le terme « membrane vitelline ») : ***feutrage filamenteux de protéines et glycoprotéines adhérant à la membrane plasmique (4-7 nm)***.
  - **Gangue** : ***mucopolysaccharides (qui se gorgent d'eau suite à la ponte) sécrétés par les cellules de l'oviducte lors de la ponte et qui constituent une enveloppe épaisse et gélatineuse, associant les œufs entre eux*** (de l'ordre du mm !).

## 2. Un gamète gorgé de réserves qui seront utilisées lors du DE

- Tableau I.
- La maturation de l'ovocyte, lors de l'ovogenèse, s'accompagne d'une ***accumulation de réserves nutritives*** : c'est la **vitellogenèse**, l'ensemble de ces réserves pouvant être regroupées derrière le terme de **vitellus**. Les réserves se présentent sous forme de **plaquettes vitellines** ***riches en macromolécules de réserve (protéines, glycogène…) mais aussi oses, lipides…***.
- Notez qu'on trouve aussi de **nombreuses mitochondries** dans le **cortex** de l'ovocyte.

***Rappel, en biologie : cortex = périphérie (s'oppose à moelle ou médulla = centre)***

- **Synthèse et mise en réserve également de nombreux ARNm, ARNr et ribosomes, AA, ARNt, enzymes d'expression génétique…** + des **déterminants cytoplasmiques** (c'est-à-dire des ***molécules déterminant le devenir des futures cellules qui les contiendront après divisions***).

***Important : l'embryon est incapable de s'alimenter : ce sont donc ces seules réserves qui serviront de ressources nutritives jusqu'à éclosion.***

**TABLEAU I. Constituants accumulés dans l'ovocyte II lors de la vitellogenèse.**
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

| Fonctions des constituants accumulés | Compartiments impliqués dans le stockage ou l'utilisation des constituants | Constituants moléculaires et macromoléculaires |
|---|---|---|
| Métabolisme énergétique | • Mitochondries<br>• Plaquettes vitellines | • Métabolites : acides aminés, oses, groupements phosphates, vitamines<br>• Macromolécules de réserve ; glycogène, protéines vitellines (phosvitine, lipovitelline) |
| Expression de l'information génétique – synthèse des protéines | • Réticulum endoplasmique<br>• Appareil de Golgi | • Protéines : Histones, ADN et ARN polymérases, facteurs de transcription<br>• Protéines ribosomales |
| | | ARN :<br>• ARNt chargés avec des acides aminés<br>• ARNr<br>• ARNm codant des facteurs de transcription, des molécules de signalisation etc (Vg1, VegT, BMP-4…) |
| | | Ribosomes |
| Dynamique intracellulaire et adhérence intercellulaire | Granules corticaux (contenant des mucopolysaccharides, des glycoprotéines, des enzymes inactivées) | • Cytosquelette : microfilaments d'actine microtubules filaments intermédiaires (cytokératines)<br>• Protéines d'adhérence (intégrines), protéines matricielles (fibronectine) |

Les plaquettes vitellines et les granules corticaux sont entourés d'une membrane.
Les accumulations réalisées peuvent être de quantité très importante par rapport à des cellules somatiques. Ainsi, un ovocyte mature (1 à 2 mm de diamètre) contient jusqu'à 60000 fois plus d'ARNt qu'une cellule somatique, les ADN et ARN polymérases sont dans des quantités équivalentes au contenu de plusieurs milliers de cellules somatiques.Les ARNm contenus dans l'ovocyte et transcrits dans les cellules de l'embryon sont appelés ARNm maternels. Les protéines d'adhérence et les constituants matriciels présents dans l'ovocyte seront mis en place au cours des étapes de segmentation.

## 3. Une distribution asymétrique des constituants cellulaires caractérisée par une polarité (pôles animal et végétatif) et la présence de gradients

- **Matériel génétique** situé à un pôle : définit le **pôle animal**. Notez la **position proche du 1er globule polaire qui perdure** à l'extérieur.
- À l'opposé : **pôle végétatif**, riche en grosses plaquettes vitellines.
- Présence d'un **cortex cytoplasmique** dont la **partie animale** est **fortement pigmentée** par de la **mélanine** (rôle de protection du matériel génétique contre les UV ?) + présence de **granules corticaux** (cf. rôle en partie C).

Remarque : présence d'une ***interruption de la pigmentation sous le 1er globule polaire*** = **tache de maturation** (TP A2).

- Existence de **deux gradients de répartition des constituants cytosoliques** :
  - **Gradient vitellin** : ***plaquettes vitellines de plus en plus grosses et abondantes à mesure qu'on va vers le pôle végétatif***.
  - **Gradient ribonucléoprotéique** : ***ARN (notamment ARNr), protéines et ribosomes d'autant plus abondants qu'on s'approche du pôle animal***.

## B. Le spermatozoïde, gamète mâle motile hautement différencié

Sera revu dans la **partie C** : C.2. **La reproduction sexuée chez les Mammifères** (chapitre 23)

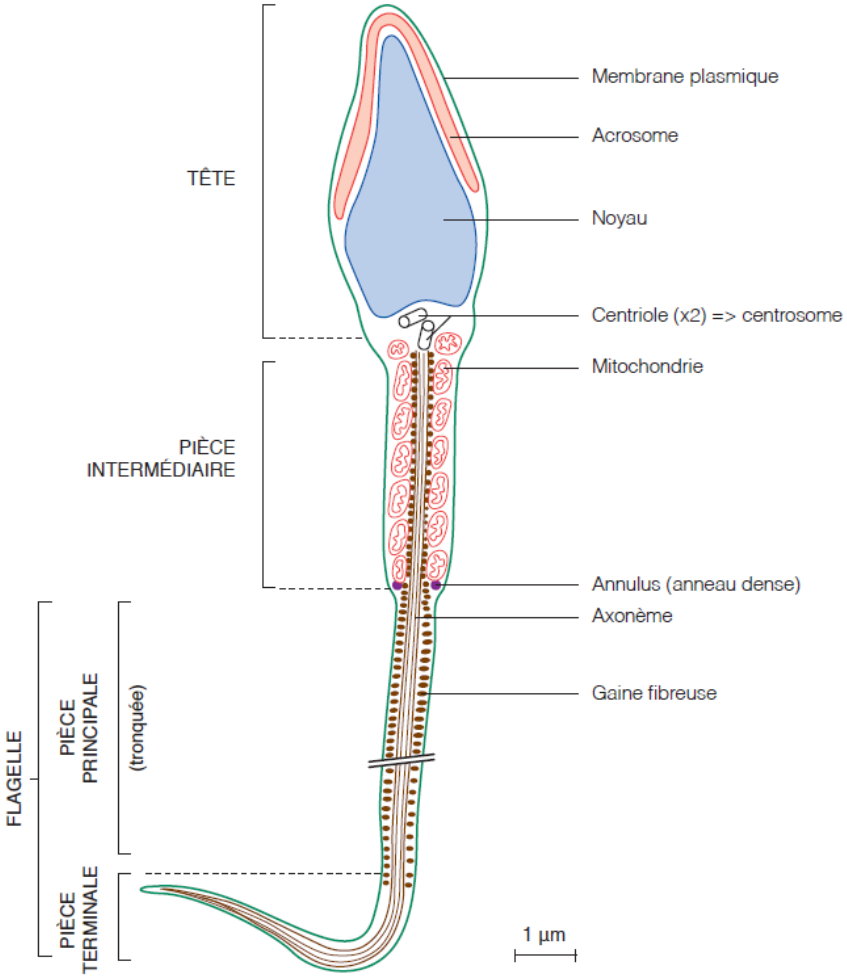
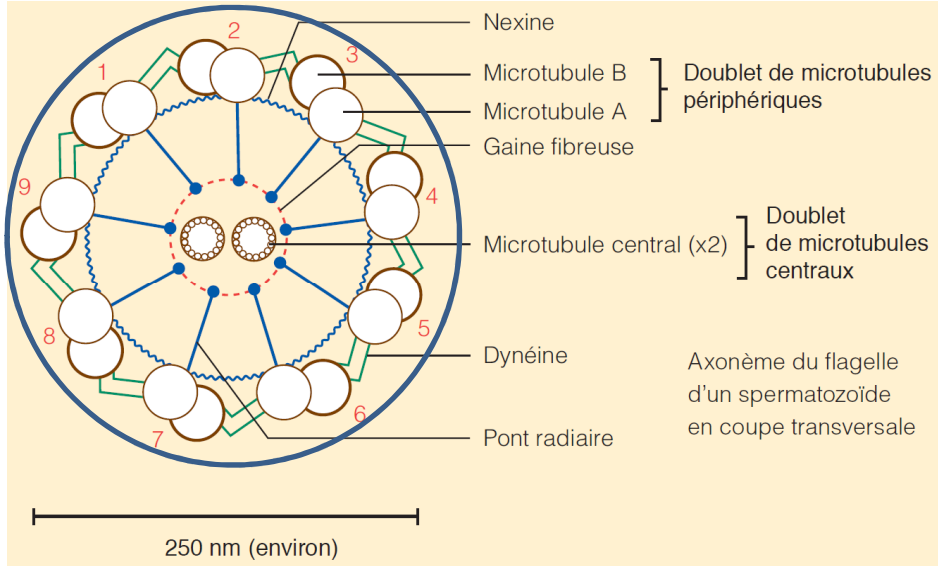


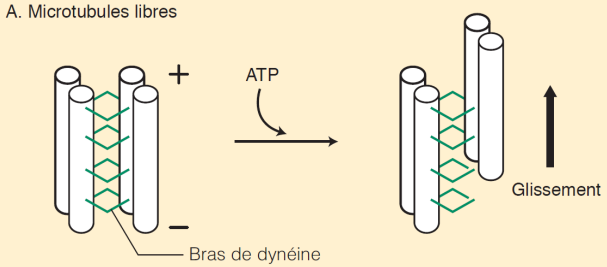

**FIGURE 2. Spermatozoïde de Tétrapode (pièce terminale écourtée).**
D'après SEGARRA *et al.* (2014).

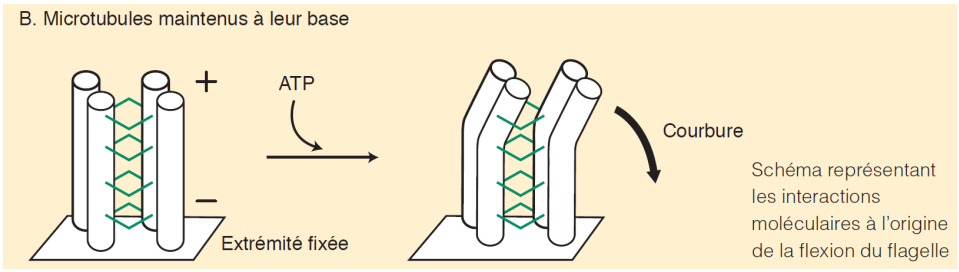
## Encadré D Cytosquelette et mobilité du spermatozoïde

*D'après SEGARRA et al. (2014)*

Les spermatozoïdes sont des cellules motiles (qui se déplacent seules) grâce au fonctionnement de leur flagelle. Celui-ci renferme un axonème constitué de 9 doublets de microtubules périphériques reliés les uns aux autres par des bras de dynéine (moteur moléculaire) et reliés à un doublet de microtubules centraux par d'autres protéines.
L'hydrolyse de l'ATP permet « la marche » des bras de dynéine sur les microtubules ; or comme ceux-ci sont fixés à leur base (ponts de nexine), ces mouvements entraînent la flexion du flagelle. Les mouvements répétés de flexion du flagelle permettent la propulsion du spermatozoïde.






- Trois parties dans le spermatozoïde : **tête**, **pièce intermédiaire**, **flagelle**.
- **Tête** : présence d'un **noyau avec génome haploïde hautement condensé** + **acrosome** (***vésicule remplie d'enzymes capables de digérer les enveloppes protectrices de l'ovocyte, notamment l'enveloppe vitelline***).
- **Pièce intermédiaire** : à la base **centrosome** sur lequel se fixe l'**axonème** (***structure cytosquelette à l'origine de la motilité de la cellule*** : cf. encadré D) + nombreuses **mitochondries** permettant la production d'**ATP** (présence de **fructose** dans le sperme).
- **Flagelle** : **essentiellement constitué de l'axonème** *dont le fonctionnement doit être compris et connu par les étudiants (y compris l'origine de la flexion du flagelle)* + **à savoir schématiser** (encadré D).

  [Pour information] **Gaine fibreuse** : *gaine de filaments intermédiaires (kératines…) constituant une armature rigide limitant les mouvements de cette zone.*

## C. Le zygote, cellule issue de la fécondation

### 1. La fécondation, une fusion des cytoplasmes (plasmogamie) suivie d'une mise en commun du matériel génétique (caryogamie = amphimixie)

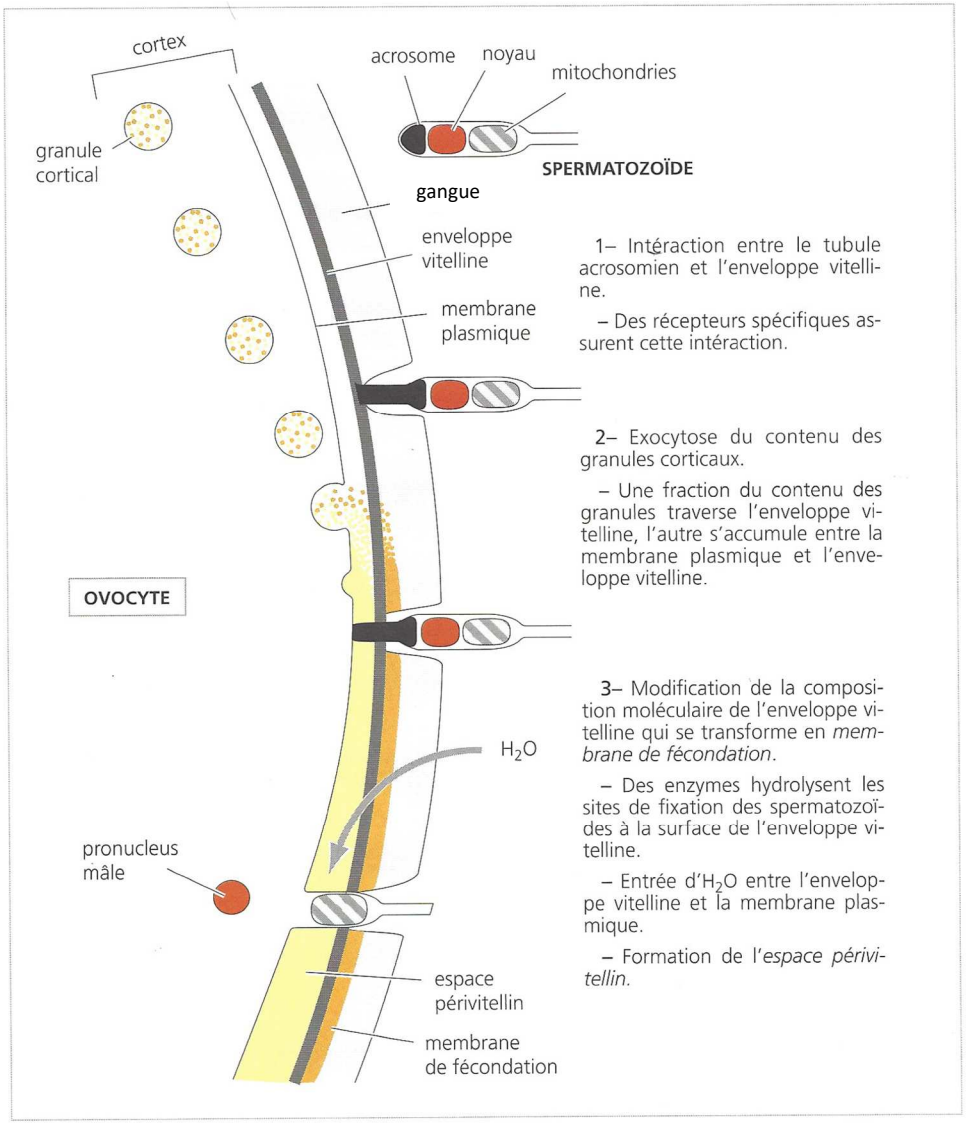
- **Fécondation** = ***réunion de deux gamètes par la mise en commun de leurs cytoplasmes (plasmogamie) et de leur matériel nucléaire (caryogamie = amphimixie).***
- Obtention d'un **zygote** = **cellule-œuf** = **œuf fécondé** : ***première cellule d'un organisme issue de la fécondation.***

### 2. La pénétration du spermatozoïde dans l'ovocyte et ses conséquences immédiates : réaction corticale, émission du deuxième globule polaire, caryogamie et rotation d'équilibration (= rotation d'orientation)

- Voir figures 3-4.

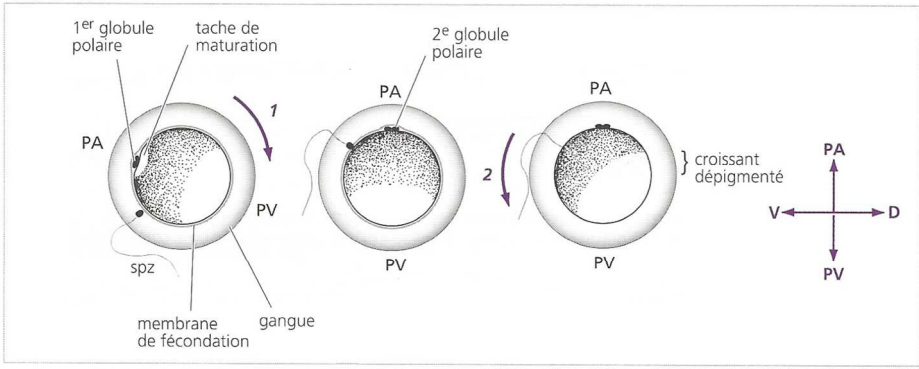
  Notez que, pour la majorité des auteurs, la **membrane de fécondation** comprend **l'enveloppe vitelline**.

- 1. **Reconnaissance entre spermatozoïde et constituants des enveloppes protectrices** (surtout l'enveloppe vitelline)
- 2. ***Exocytose des enzymes acrosomiales*** (= **réaction acrosomiale**) permettant la **digestion de ces enveloppes**.
- 3. Puis ***fusion des cytoplasmes*** (**plasmogamie**), aboutissant à la **libération du *noyau du spermatozoïde*** (**pronucléus mâle**) **dans le cytoplasme ovocytaire**.




**Représentation schématique de l'exocytose des granules corticaux.** La fusion entre le spermatozoïde et l'ovocyte se réalise dans l'hémisphère animal. Dans le cortex, seuls les granules corticaux sont figurés. La formation de la membrane de fécondation et la création de l'espace périvitellin constituent une barrière physique à la polyspermie.

**FIGURE 3. Fécondation et réaction corticale.**
D'après DARRIBÈRE (2002).




Représentation schématique des réactions d'activation (vues externes). Après la fusion avec le spermatozoïde (spz), la formation de la membrane de fécondation et de l'espace périvitellin rend l'œuf libre dans ses enveloppes. Il s'oriente en fonction de la pesanteur (1). La tache de maturation disparaît, le second globule polaire est émis. Enfin, la rotation corticale (2) conduit à la formation du croissant dépigmenté (croissant gris). Il marque la future région dorsale de l'embryon. Le second axe est mis en place : l'axe dorso-ventral (D-V).

**FIGURE 4. Rotation d'équilibration et rotation corticale (formation du croissant gris).**
D'après DARRIBÈRE (2002).

- 4. **Phénomènes induits** :
  - La **plasmogamie** déclenche, par le biais de mécanismes intracellulaires hors programme, une ***exocytose des granules corticaux dont le contenu est déversé entre la membrane plasmique et l'enveloppe vitelline, mais aussi dans et au-delà de l'enveloppe vitelline*** (= **réaction corticale**). Il s'agit de **protéines**, **glycoprotéines**, **polysaccharides**… dont des **enzymes** qui modifient l'enveloppe vitelline et la **désolidarisent de la membrane plasmique**.
    - Suite à cette désolidarisation : **formation de l'espace périvitellin**.
    - L'ovocyte qui était précédemment orienté de manière aléatoire dans la gangue subit alors une **rotation d'équilibration** (= **rotation d'orientation**) ***sous l'effet de la gravité*** : ***le pôle végétatif s'oriente vers le bas (vers le sol) sous l'effet du poids des plaquettes vitellines) et le pôle animal se retrouve vers le haut (vers le ciel)***. *Notons que cette rotation s'accompagne d'une disparition de la tache de maturation.*
  - La plasmogamie entraîne également un **signal de fin de méiose** qui aboutit à la **libération du deuxième globule polaire**. *Les deux globules polaires dégénéreront rapidement ensuite.*

*Certains auteurs appellent « **ovotide** » le **gamète femelle qui vient d'achever sa méiose II et contient déjà le noyau du spermatozoïde**.*
*→ **On ne peut à aucun moment parler « d'ovule »** chez les Amphibiens puisque le gamète femelle ayant totalement achevé sa méiose n'existe jamais sans avoir déjà en son sein le pronucléus mâle…*

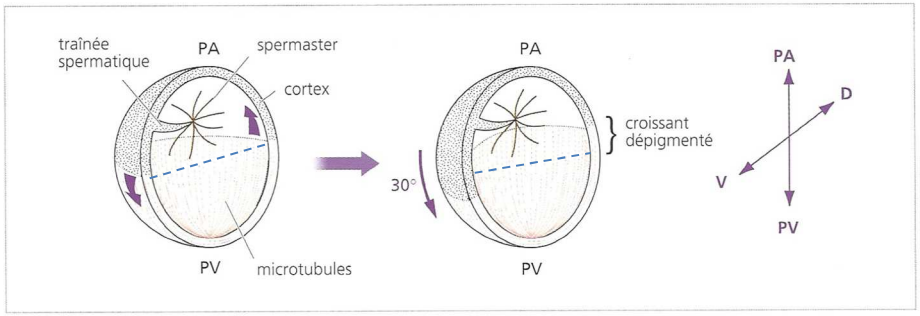
  - ***Les deux pronucléi se rapprochent*** (le pronucléus mâle « emmène avec lui » le centrosome du spermatozoïde) ***et fusionnent*** : c'est la **caryogamie**.

## 3. Une rotation corticale (env. 1h-2h après fécondation) qui aboutit à la définition de l'axe dorsoventral et du plan de symétrie bilatérale de l'animal

- Quelque 1 à 2 h après la fécondation, on observe que ***le cortex du cytoplasme subit une rotation d'environ 30°*** (figures 4-5) : c'est la **rotation corticale**. Il s'ensuit la formation d'une ***zone auparavant pigmentée à présent dépigmentée*** que l'on nomme parfois le **croissant gris** (figure 6). Cette zone définit le **pôle dorsal** de l'œuf (et en face, on trouvera donc le **pôle ventral**) : il y a **mise en place de l'axe dorso-ventral**.
- En outre, on peut faire passer un plan de symétrie au milieu du croissant gris : le **plan de symétrie bilatérale** est également né.

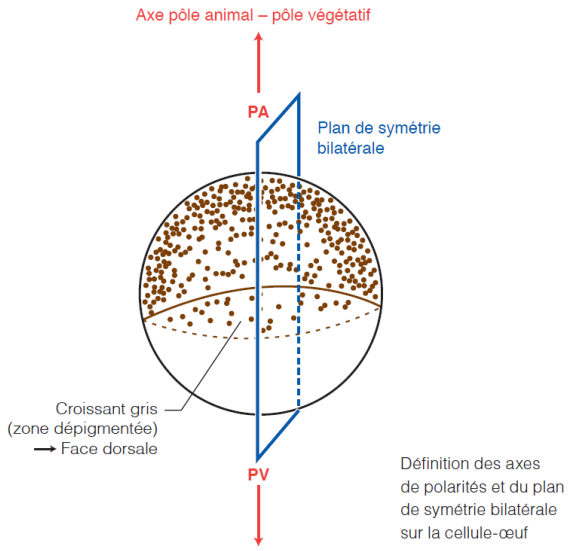
**Ne pas confondre rotation d'équilibration et rotation corticale !**

**Ne pas confondre rotation corticale et réaction corticale !**

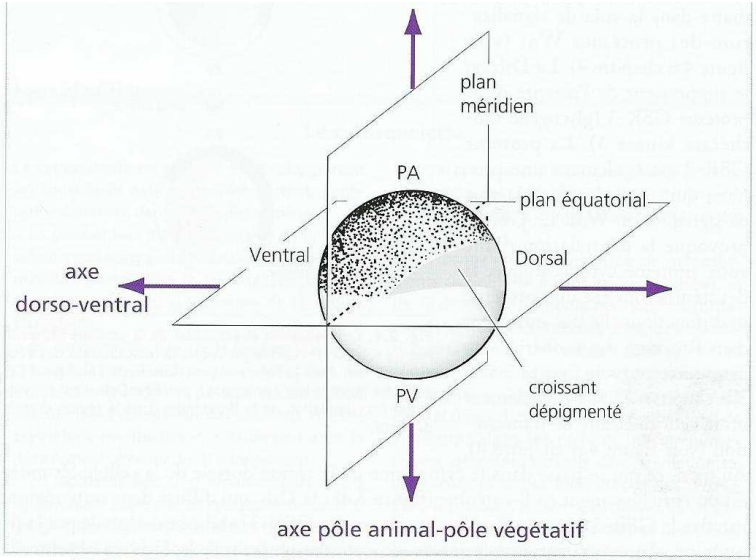



Représentation schématique de la rotation corticale. Après la fécondation, la rotation corticale conduit à la mise en place du croissant dépigmenté (croissant gris). Sa position détermine la future région dorsale de l'embryon.

**FIGURE 5. Rotation corticale (= de symétrisation).** D'après DARRIBÈRE (2002).
*Le **spermaster**, dans le zygote, est un « aster » (= structure étoilée) de microtubules formé autour du centriole apporté par le spermatozoïde.*




La cellule-œuf est observée sur sa face dorsale repérable par la présence du croissant gris. PA, PV : pôle animal, pôle végétatif ; D : face dorsale présomptive.




**Représentation de l'œuf après la rotation corticale.** La rotation corticale conduit à la mise en place d'un deuxième axe de polarité (axe dorso-ventral). Il est marqué par le croissant gris qui détermine la future région dorsale de l'embryon. Sont figurés les futurs plans de segmentation.

**FIGURE 6. <u>Le croissant gris, zone dépigmentée résultant de la rotation corticale</u>.**
D'après SEGARRA *et al.* (2014) et DARRIBÈRE (2002).

# II. Les étapes du développement embryonnaire

## A. La segmentation ou clivage, étape de divisions cellulaires permettant l'acquisition de la pluricellularité

### 1. Une étape caractérisée par de nombreuses mitoses et le creusement d'un blastocœle

- Figure 7.

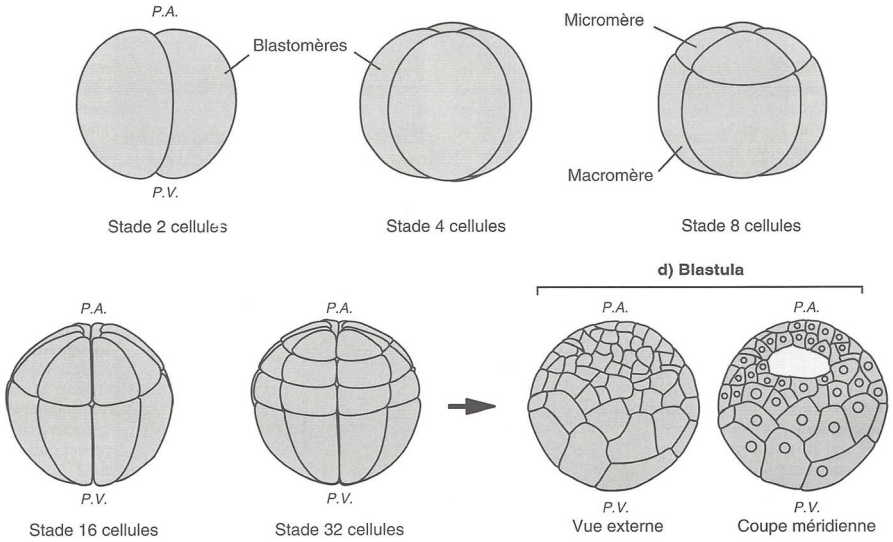



**FIGURE 7. <u>Segmentation chez les Amphibiens (membrane de fécondation et gangue non représentées)</u>.** D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

Stade **32** et **64 cellules** : **morula** (« petite mûre »)
**<u>Après</u>** (à partir du stade 128 cellules) : **blastula**.

- **Nombreuses mitoses** permettant la formation de deux, puis quatre, puis huit cellules, *etc.* … Les cellules de l'embryon s'appellent **blastomères**.
- À partir de la troisième division : **mitoses inégales**. Il y a formation de quatre **micromères** au PA et quatre **macromères** au PV.
- **Mitose = à maîtriser parfaitement** (encadré E) !!!!
- **Stades 32-64 cellules** : **stade morula**.
- Formation progressive d'une ***cavité liquidienne dans l'hémisphère animal*** = **blastocœle**.
- **128 cellules et plus** : embryon = **blastula**.
- Plus de 10 000 cellules dans la blastula finale !

## *Encadré E — La mitose dans les cellules animales*

***Très important*** *et au programme : anticipation sur la partie C*

# Place de la mitose dans le cycle cellulaire

## *Interphase et phase mitotique*

◆ **Cycle cellulaire** = ***ensemble des événements (notamment génétiques) de la vie d'une cellule allant de sa formation à sa division.***

◆ Le cycle cellulaire comprend deux grandes parties :

° **Interphase** = ***phase pendant laquelle la cellule croît et duplique son matériel génétique (se préparant ainsi à la mitose).***

° **Phase M = Division cellulaire = Mitose (sens large)** = ***phase pendant laquelle la cellule se divise en deux cellules filles (génétiquement identiques entre elles et à la cellule mère).***

°° **Caryocinèse (= caryodiérèse) = Mitose au sens strict** : division du **noyau** avec répartition équitable du matériel génétique entre les cellules filles.

°° **Cytocinèse (= cytodiérèse)** : division du **cytoplasme**.

## *Évolution de la quantité d'ADN au cours du cycle cellulaire*

◆ L'**interphase** se compose de trois phases :

° la **phase $G_1$** (G pour *growth* [croissance] ou *gap* [lacune] selon les auteurs) où les **chromosomes sont simples** (1 chromatide). La cellule croît et assure ses fonctions grâce à la **synthèse de protéines**.

° la **phase S** (S pour *synthesis*) où les chromosomes subissent une **duplication**.

° la **phase $G_2$** où les **chromosomes sont doubles** (2 chromatides). La cellule croît, assure ses fonctions et se prépare à la mitose grâce à la **synthèse de protéines**.

◆ Au cours de la **mitose**, les **chromatides de chaque chromosomes doubles (= chromatides sœurs)** (= reliées par un centromère) **se séparent et se répartissent dans chaque cellule-fille**, assurant un ***partage égal de l'information génétique***.

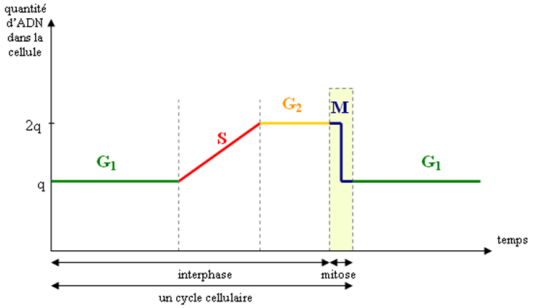



**FIGURE a.**

**Évolution de la quantité d'ADN au cours du cycle cellulaire.**

http://cancerdesos.ndreze.free.fr/index.php?option=com_content&view=article&id=115:i-1-les-phases-du-cycle-cellulaire&catid=39:regulation-du-cycle-cellulaire&Itemid=55 (consultation janvier 2012)

Remarque : les cellules qui entrent en différenciation en profilèrent plus. Elles restent alors en « phase G1) que l'on nommera alors **phase G0**.

# Étapes de la mitose

◆ **Avant la mitose** :

° **l'ADN a été répliqué** (les chromosomes sont **doubles**).

° de petites structures cytosquelettiques nommées **centrosomes** ont aussi été **répliquées**.

◆ La **mitose** (sens large) 5 étapes :

**Moyen mnémotechnique pour retenir l'ordre des phases de la caryocinèse :**
***PMAT : « Pour Moi Avec Toi »***

**CARYOCINÈSE** (= mitose au sens strict)

1/ **Prophase** : Mise en place du **fuseau mitotique = achromatique** (microtubules), **condensation** des chromosomes (doubles), **disparition de l'enveloppe nucléaire** et **fixation de microtubules** sur les chromosomes (doubles).

*NB Les **lieux de fixation des microtubules sur les chromosomes** s'appellent **kinétochores**.*

2/ **Métaphase** : Les chromosomes (doubles) sont **alignés** sur un plan équatorial nommé **plaque métaphasique**.

3/ **Anaphase** : **Disjonction des chromatides sœurs** (les chromosomes doubles deviennent simples) et **migration des chromosomes** (simples) à chaque pôle de la cellule.

*Cette phase assure l'**égale répartition du matériel génétique**.*

4/ **Télophase** : **Reformation des enveloppes nucléaires** et **décondensation** des chromosomes (simples).

**CYTODIERÈSE**

5/ **Cytodiérèse** : **Clivage des cytoplasmes** grâce à un **sillon de division** qui conduit à **l'individualisation des cellules filles**.

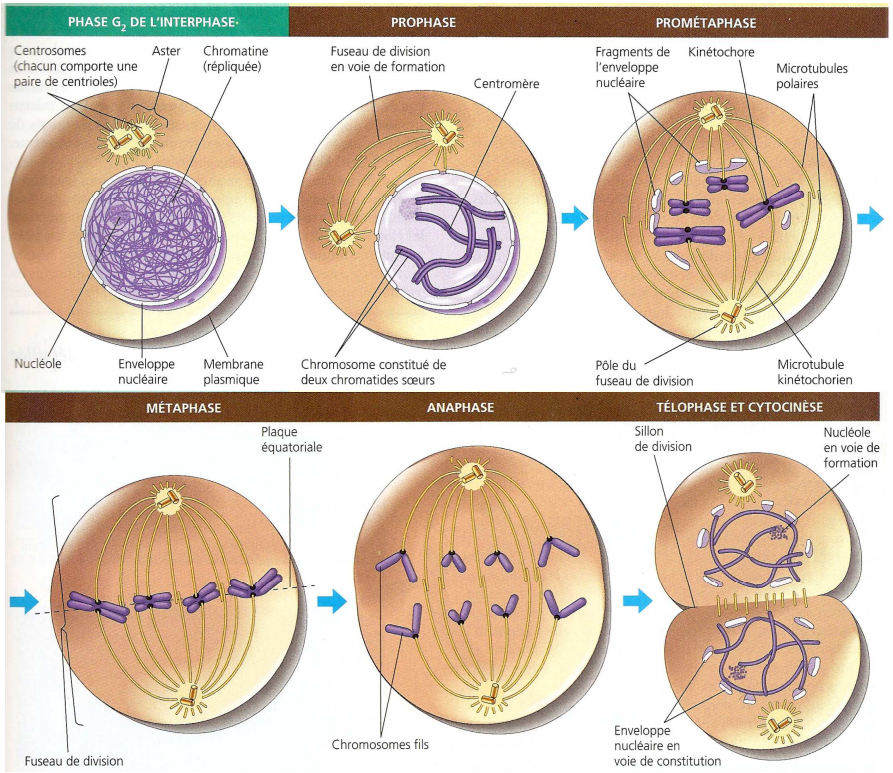



**FIGURE b. Étapes de la mitose.** D'après CAMPBELL & REECE (2004).

## Mécanismes importants de la mitose

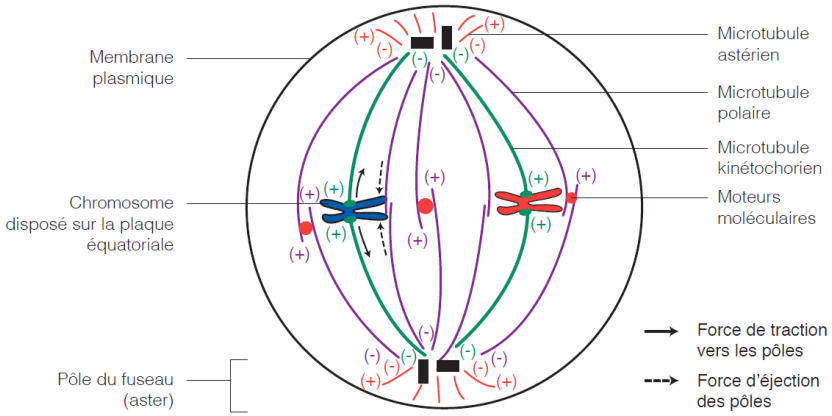
### *Importance de la condensation de l'ADN*

➢ La mitose a pour fonction de léguer une **quantité équivalente de matériel génétique aux deux cellules-filles** ; à quelques erreurs près, c'est une **reproduction conforme**. Cela n'est pas possible lorsque l'ADN est sous forme de **chromatine** décondensée. La **condensation des chromosomes** permet l'**individualisation** des **chromosomes doubles** et leur bonne **répartition** entre les deux cellules en cours de séparation lors de l'**anaphase**.

### *Trois types de microtubules*

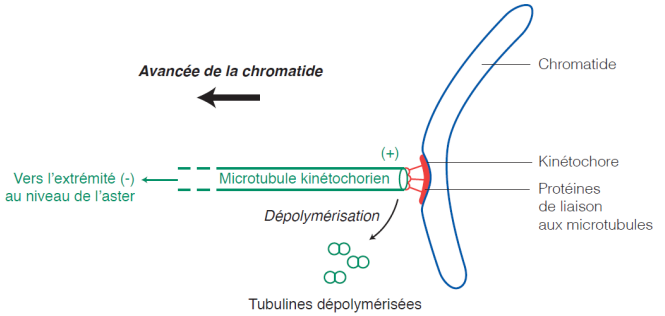
➢ Lors de la division cellulaire, on assiste à la mise en place d'un ***ensemble de microtubules qui permettent la réalisation des étapes de la mitose*** et forment ce qu'on appelle le **fuseau mitotique (= fuseau achromatique)**. Ce fuseau s'organise autour des deux **centrosomes** qui ***migrent à des pôles opposés lors de la division***. On peut distinguer **trois types de microtubules** (figures c-d) ainsi impliqués :

- Les **microtubules astériens** (de forme « étoilée ») : ce sont des ***microtubules dont la polymérisation les entraîne vers la membrane plasmique*** ; leur fonction reste débattue.
- Les **microtubules kinétochoriens** : ce sont des ***microtubules se fixant sur les kinétochores en prométaphase***. Les **kinétochores** sont des ***complexes protéiques situés au niveau du centromère des chromosomes condensés, toujours au nombre de deux, sur chacun desquels peuvent se fixer 20 à 40 microtubules***. Cela explique que ces structures soient **résistantes** et permettent ***l'alignement des chromosomes doubles lors de la métaphase*** ou encore la ***traction des chromatides lors de leur séparation en anaphase***.
- Les **microtubules polaires** : ce sont des ***microtubules qui rejoignent le centre de la cellule et interagissent avec des microtubules équivalents issus du centrosome opposé***. Les microtubules interagissent au moyen de **kinésine**, ce qui permet ***l'allongement de la cellule***.




Seulement deux chromosomes ont été représentés pour la lisibilité. (+) et (-) font référence aux extrémités des microtubules. Les flèches représentent la direction des forces exercées sur chaque chromatide à la métaphase. Flèche pleine : force de traction vers le pôle exercé au niveau du kinétochore ; flèche en tirets : force d'éjection du pôle exercé au niveau des bras des chromatides. Ces forces sont liées aux interactions entre microtubules et des moteurs moléculaires.

**FIGURE c. Rôle des microtubules et des kinésines dans le fonctionnement du fuseau mitotique.** D'après SEGARRA *et al.* (2014).

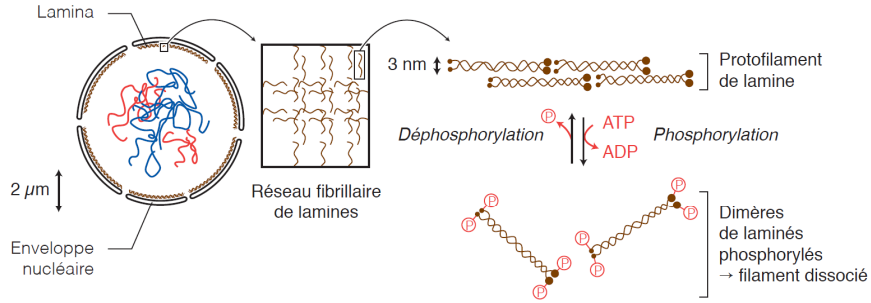



Le modèle présenté sur la figure est une représentation simplifiée du mécanisme de traction de la chromatide par dépolymérisation des microtubules kinétochoriens.

**FIGURE d. Mécanisme de l'ascension polaire des chromatides lors de l'anaphase.** D'après SEGARRA *et al.* (2014).

### *Le rôle des lamines nucléaires dans la « disparition » de l'enveloppe nucléaire*

➢ Lors de la **division cellulaire**, le noyau semble « disparaître » : en réalité, les **lamines nucléaires** permettent la ***vésicularisation de l'enveloppe nucléaire*** en **prophase**. Ces vésicules **refusionnent et se réorganisent en noyau** lors de la **télophase**. Les **lamines** sont des ***protéines fibrillaires (de type filaments intermédiaires) phosphorylables*** (figure e) ; leur **phosphorylation** entraîne leur **déstructuration** et donc la **vésicularisation de l'enveloppe nucléaire**.




Les polypeptides de lamines forment des dimères qui constituent les unités d'association des filaments de lamines (association en « tête à queue »). La phosphorylation des lamines sur leurs extrémités N et C terminales provoque la dissociation des dimères.

**FIGURE e. Phosphorylation et déphosphorylation de la lamina nucléaire.** D'après SEGARRA *et al.* (2014).

### *Le rôle des interactions actine-myosine dans la cytodiérèse*

➢ Lors de la cytodiérèse, on observe la formation d'un **sillon de division** qui permet l'**individualisation des cellules-filles** par **constriction du cytoplasme** jusqu'à sa scission complète en deux cellules. Cette constriction est permise par le glissement de fibres de **myosine** sur des **microfilaments d'actine**.

***L'existence d'un contrôle du cycle cellulaire***

➢ Le cycle cellulaire est **contrôlé** par une **machinerie cellulaire interne** complexe qui peut interagir avec des signaux externes (facteurs de développement, hormones…), ce qui permet l'**intégration** de la **prolifération cellulaire** dans le **développement** ou le **bon fonctionnement** de l'organisme. Une ***cellule qui se divise en échappant à tout contrôle ou dont le contrôle est altéré*** est une **cellule tumorale**.

## 2. Une étape caractérisée par une variation du rythme des divisions cellulaires suite à la transition blastuléenne

- **Cycles cellulaires courts** (***pas de phases G1 et G2 : seulement phases S et M = cycle biphasique***) et **synchrones** jusqu'à 10-12 cycles. Absence de transcription, seuls sont utilisés les ARN déjà présent dans l'ovocyte.
- ***À partir du 12e cycle au plus tard, perte du synchronisme des divisions et expression génétique des gènes dans l'embryon (le cycle cellulaire devient tétraphasique : G1, S, G2, M)*** : c'est la **transition blastuléenne** (figure 8).

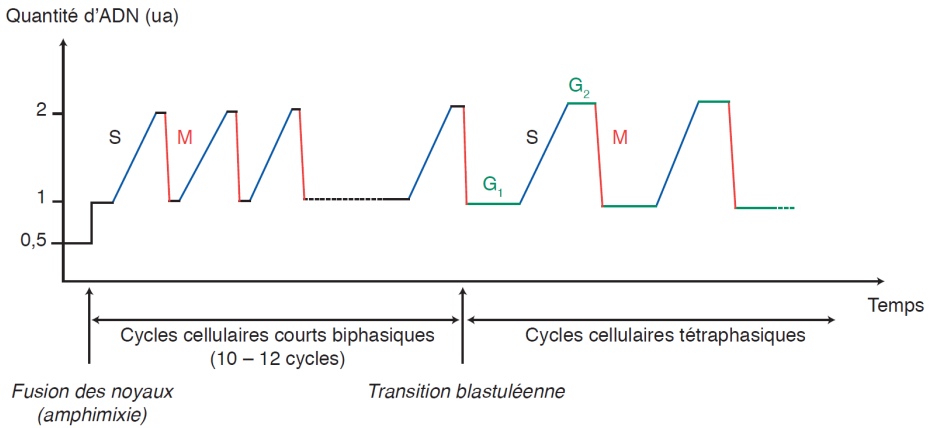



**FIGURE 8. Variation du rythme des cycles cellulaires.** D'après SEGARRA *et al.* (2014).

## 3. Une étape aboutissant à la blastula

### a. La blastula, structure pluricellulaire organisée et cohérente (*pour information*)

- Figure 9.
- Cellules plutôt de **type épithélial**, présence de **jonctions intercellulaires** (jonctions serrées, jonctions gap…) permettant la **cohésion** mais aussi la **communication** entre cellules [**juxtracrinie**].
- Libération de **facteurs paracrines** par certaines cellules qui diffusent selon un **gradient de concentration** ; la présence ou non de **récepteurs** à ces facteurs participera à l'induction* des cellules.

* **Induction** = ***ensemble de mécanismes aboutissant à une détermination ou une différenciation de cellules***.
**Détermination** = ***se dit des cellules programmées à donner un type cellulaire particulier***.

**Différenciation** = ***ensemble des processus permettant à une cellule d'acquérir les caractères d'un types cellulaire particulier***. Une cellule complètement différenciée entre en général en **phase G0** et **ne peut généralement plus se diviser**.

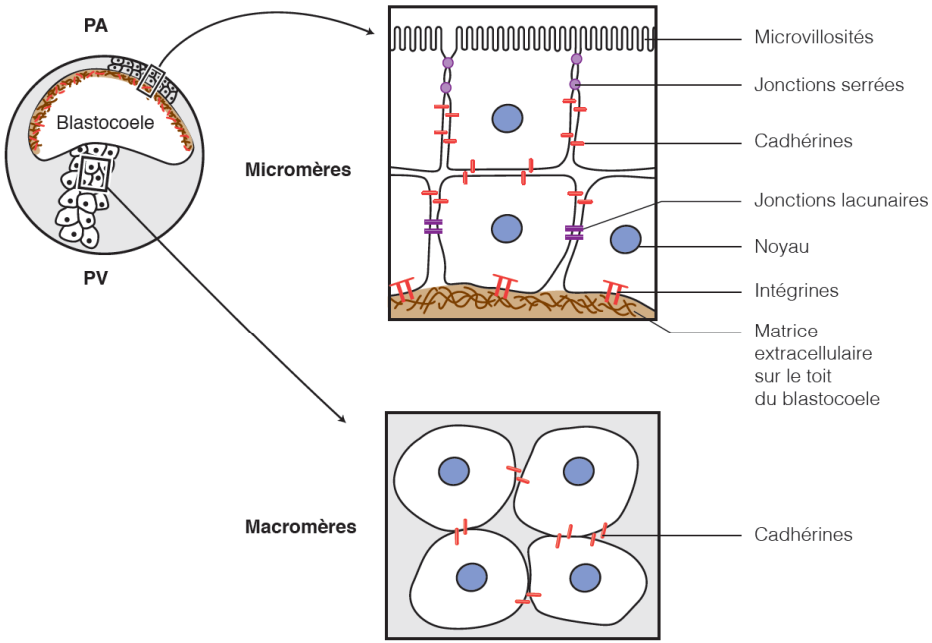



**FIGURE 9. Interactions cellulaires au sein de la blastula [*pour information : hors programme*].** D'après SEGARRA *et al.* (2014).

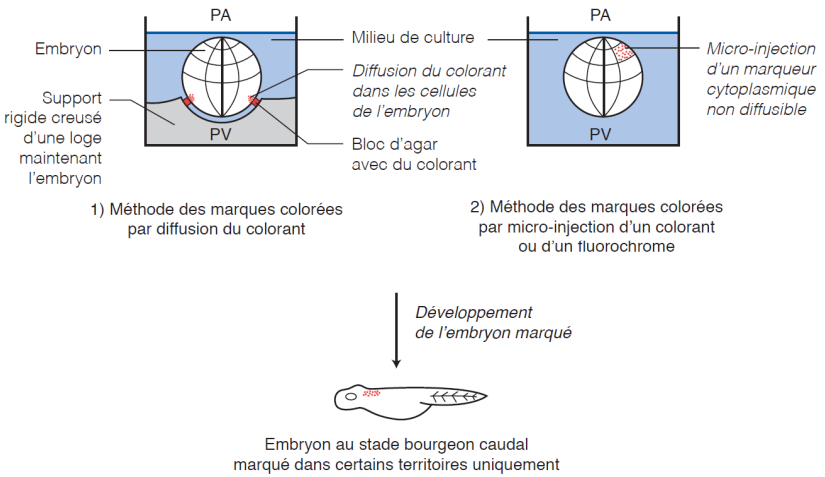
### b. La blastula, structure contenant des cellules déterminées

#### α. Mise en évidence d'une détermination

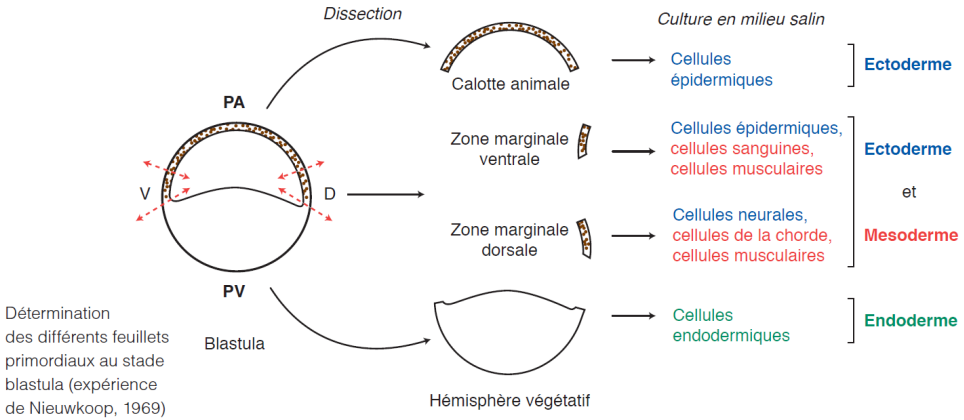
- Figure 10.
- Pour connaître le **lignage** d'un blastomère, il s'agit de le **marquer** (micro-injection d'un marqueur coloré, immunologique…) et de suivre le déplacement du marqueur. On peut aussi **cultiver des fragments de blastula**, ou encore les **greffer** sur d'autres embryons…

Réalisation d'une carte des territoires présomptifs

Les colorants vitaux sont constitués par des molécules qui ne sont pas toxiques pour les cellules (ex. : Bleu de Nil, rouge neutre). Ils sont transmis aux cellules filles au cours des divisions mitotiques.




**Principe d'étude du devenir des cellules blastuléennes**




Détermination des différents feuillets primordiaux au stade blastula (expérience de Nieuwkoop, 1969)

PA, PV : pôle animal, pôle végétatif ; D, V : faces dorsale et ventrale présomptives.

**Résultats de NIEUKOOP en 1969**

**FIGURE 10. <u>Mise en évidence d'une détermination des blastomères et établissement d'une carte des territoires présomptifs</u>.** D'après SEGARRA *et al.* (2014).

Remarque : notions de cellules induite, déterminée, compétente, différenciée

## β. Bilan : carte des territoires présomptifs

- Figure 11.

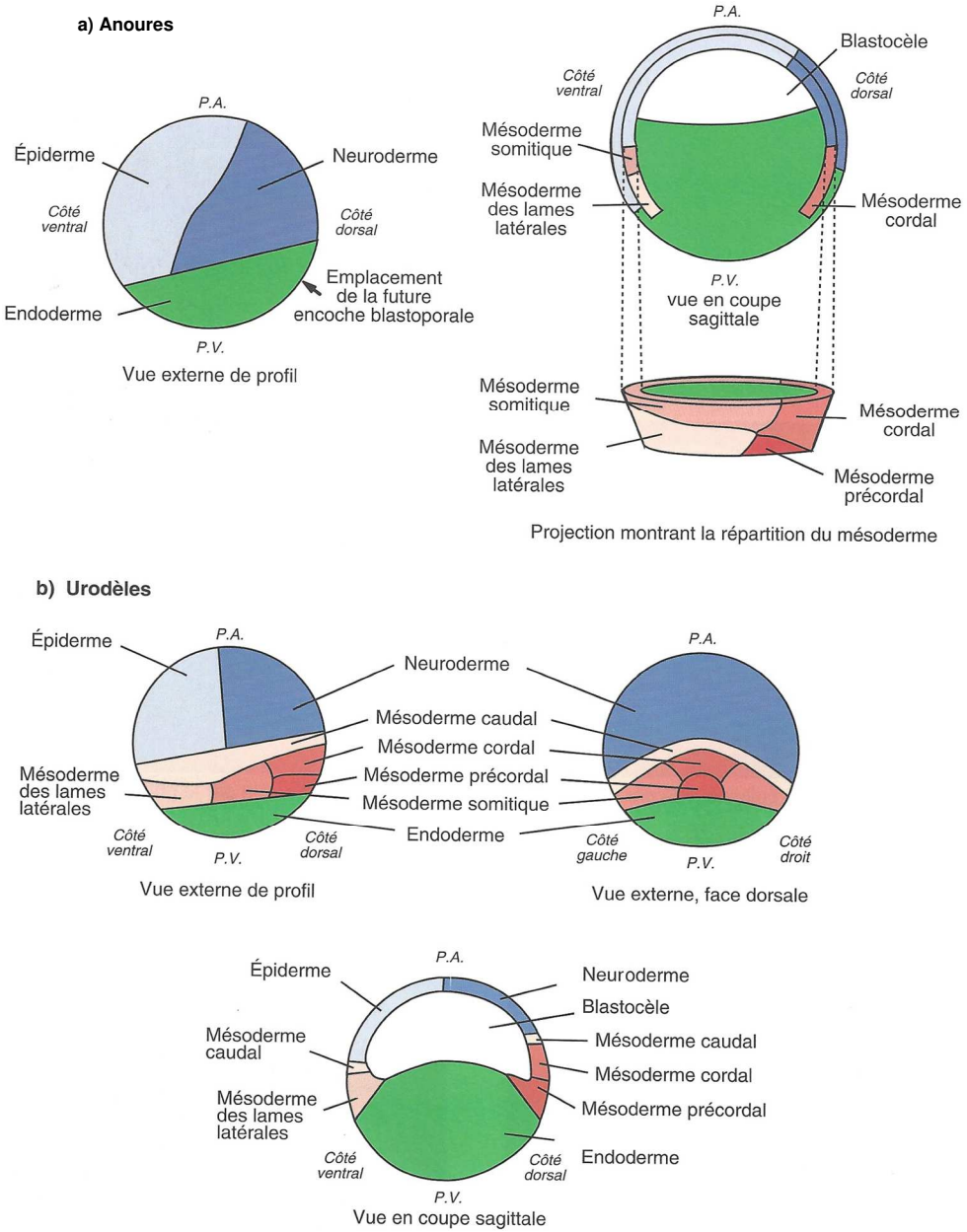



**FIGURE 11. <u>Carte des territoires présomptifs chez les Amphibiens</u> (retenez un seul exemple ; on choisit souvent les <u>Urodèles</u>).** D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

- **Carte des territoires présomptifs** = ***cartographie du devenir des différents territoires de la blastula***. À connaître : **carte des Urodèles** (*laisser tomber les Anoures, ce n'est jamais retenu par les collègues de prépa*).
- Attention aux couleurs conventionnelles : à connaître et respecter (encadré F).

## B. La gastrulation, acquisition de l'état triploblastique

- **Diploblastique** = **diblastique** : ***se dit d'un animal dont les tissus adultes dérivent de deux feuillets embryonnaires, l'ectoderme (feuillet externe) et l'endoderme (feuillet interne)***. Cas des Cnidaires par exemple.
- **Triploblastique** = **triblastique** : ***se dit d'un animal dont les tissus adultes dérivent de trois feuillets embryonnaires, l'ectoderme (feuillet externe), l'endoderme (feuillet interne) et le mésoderme (feuillet médian)*** (encadré F). Cas des **Bilatériens**.

### *Encadré F Vocabulaire des feuillets et représentation*

#### -derme ou -blaste ?

➢ On peut dire « **endoderme** » ou « **endoblaste** », « **ectoderme** » ou « **ectoblaste** », « **mésoderme** » ou « **mésoblaste** ». Y a-t-il une différence entre ces termes ? Eh bien, cela dépend des auteurs et des traditions… ***Il existe plusieurs écoles terminologiques concernant les feuillets embryonnaires*** :
a) La première fait la **différence entre -derme et -blaste (méso-** / **endo-** / **ecto-)** : le suffixe **-blaste** fait référence au ***territoire présomptif*** (territoire non différencié qui donnera naissance au feuillet) et le suffixe **-derme** fait référence au ***feuillet en place*** (*certains auteurs ne parlent donc de mésoderme que lorsque la structure triploblastique est en place*).
b) La seconde fait également la **différence entre -derme et -blaste** : le suffixe **-blaste** renvoie au ***feuillet embryonnaire stricto sensu tel qu'il est observable dans les stades précoces du développement*** alors que le suffixe **-derme** renvoie aussi bien ***au feuillet qu'à toutes les structures qui en dérivent***. Cette acceptation est plutôt celle employée traditionnellement par le corps médical.
c) La troisième, la plus simple et la plus moderne (employée notamment par tous les auteurs anglo-saxons modernes) ne fait ***aucune différence entre -derme et -blaste***. C'est celle que nous avons retenue.

#### Couleurs conventionnelles de représentation

➢ Les feuillets sont traditionnellement représentés par les **couleurs suivantes** (*à respecter dans les copies*) qui se déclinent en **teintes variées** :
- **Ectoderme** en **bleu**
- **Endoderme** en **vert**
- **Mésoderme** en **rouge** (voire orangé, rose)

➢ Des variantes existent : par exemple, de nombreux ouvrages modernes utilisent le **vert** pour le **neuroderme** (partie de l'ectoderme) et le **jaune** pour l'**endoderme**.

*« Le moment le plus important de votre vie n'est pas votre naissance, votre mariage ou votre mort, c'est la gastrulation »* (Lewis WOLPERT, embryologiste sud-africain).

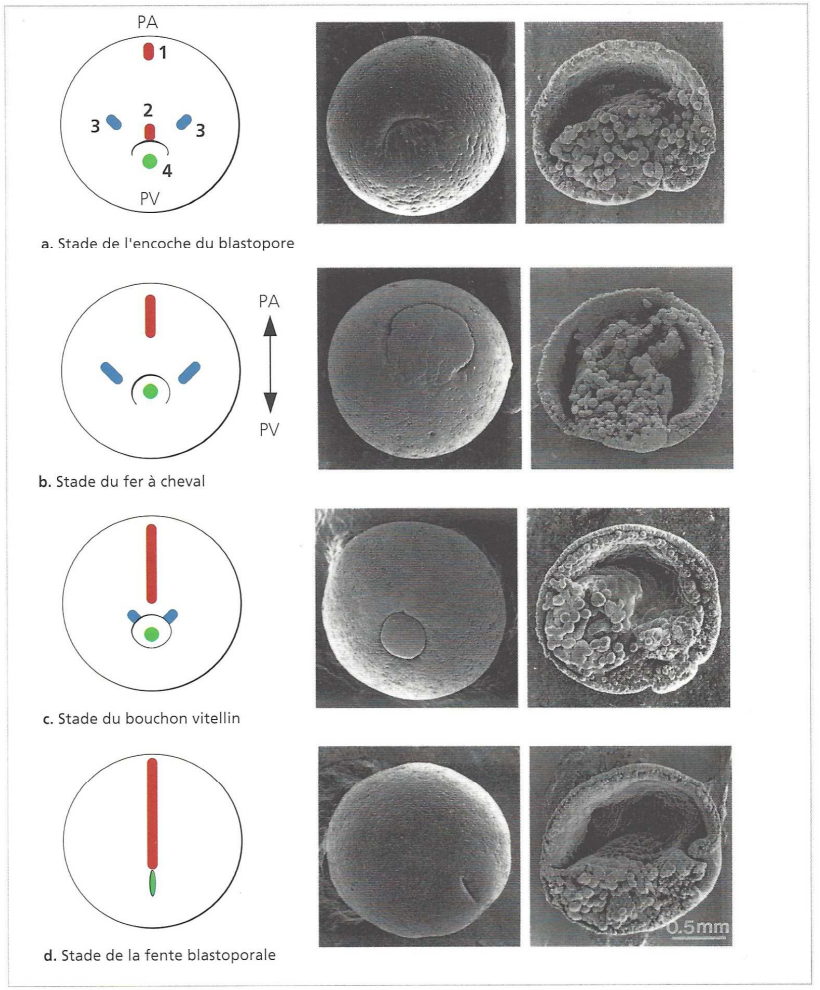
***Important : tout le temps de la gastrulation, l'embryon s'appelle une gastrula.***

## 1. Les mouvements morphogénétiques permettant la mise en place du mésoderme

- **Mouvement morphogénétique** = ***mouvement d'ensemble de tout ou partie d'un feuillet embryonnaire aboutissant à sa relocalisation et/ou sa réorganisation***.

### a. Mise en évidence de la gastrulation : techniques des marques colorées (VOGT, 1919) et observations externes ou de coupes

- Figure 12.




Représentation de la méthode des marques colorées d'après Vogt et vues au microscope électronique à balayage de l'embryon au cours de la gastrulation.

**FIGURE 12. Gastrulation : marques colorées et électronographies.** D'après DARRIBÈRE (2002).

- Première approche : VOGT, 1919 : **dépôt de marques colorées** et **suivi** de leur évolution : l'extension de la tache colorée marque une **extension du tissu**, leur disparation au niveau du blastopore indique l'**involution** (par un ***mouvement d'invagination du tissu à l'intérieur de l'embryon***) du tissu correspondant, etc. …
- Deuxième approche : suivi de la forme extérieure du **blastopore** (= ***orifice qui se creuse et évolue au cours de la gastrulation***) qui **définit les différents stades de la gastrulation** :
  - Stade « **encoche bastoporale** »
  - Stade « **fer à cheval** »
  - Stade « **bouchon vitellin** »
  - Stade « **fente blastoporale** »
- Troisième approche : **observation de coupes d'embryons**.
- Bilan de tout ça : on en déduit ce qui se passe lors de la gastrulation ☺

## b. Bilan : les principaux mouvements de la gastrulation

- Figure 13 : *pour information, ne pas retenir.*
- **Figure 14** : à connaître [exemple souvent retenu] (**se contenter des coupes sagittales représentées en d qu'il faut savoir représenter et qui résument tout**).
- À savoir expliquer succinctement :
  - Stade « **encoche bastoporale** » : ***formation d'une encoche et début d'invagination du mésoderme avec embolie (= entrée de cellules dans l'embryon)***.
  - Stade « **fer à cheval** » : ***poursuite de l'invagination du mésoderme et de son embolie (suivie par l'embolie de l'endoderme qui est « entraîné ») + avancée du mésoderme intérieurement qui glisse sur le toit du blastocœle + début d'épibolie (= recouvrement externe de l'embryon par un tissu, en l'occurrence l'ectoderme) + extension convergente des tissus qui convergent progressivement vers le blastopore***.
  - Formation progressive d'une **nouvelle cavité** (archentéron) et **réduction progressive du blastocœle**.
  - Stade « **bouchon vitellin** » : ***blastocœle résorbé, principaux mouvements achevés***.
  - Stade « **fente blastoporale** » : ***résorption et fermeture progressive du blastopore (sera ré-ouvert secondairement)***.
- À savoir expliquer et reconnaître sur des **coupes** ou **clichés** : figure 16 + figures 19-20.
- Bilan : il y a eu **rotation des pôles animal et végétatif** qui deviennent respectivement le **pôle antérieur** et le **pôle postérieur** : ***mise en place de l'axe antéro-postérieur***. + **rotation de l'axe dorso-ventral** qui est désormais **bien en place dans l'organisation des tissus**.

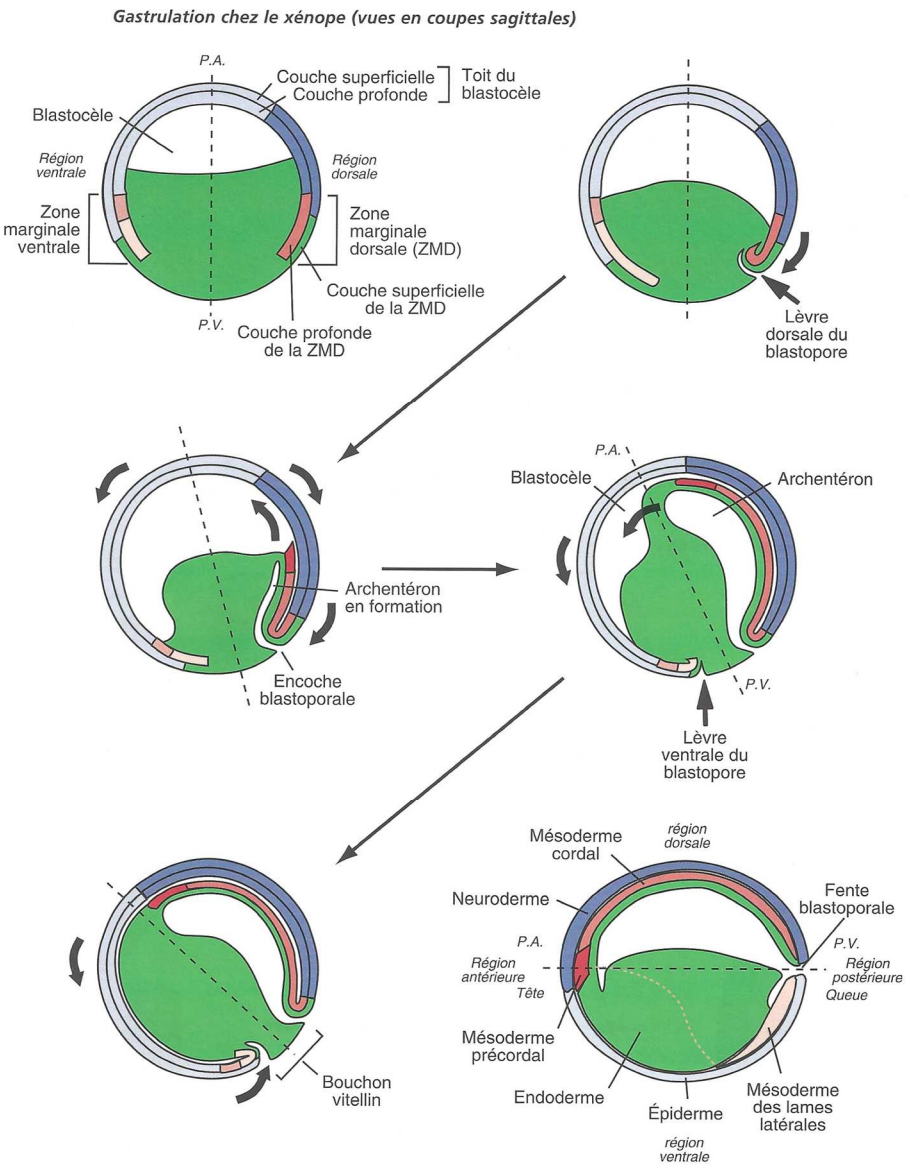



**FIGURE 13. Gastrulation chez le Xénope (Anoures).** D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

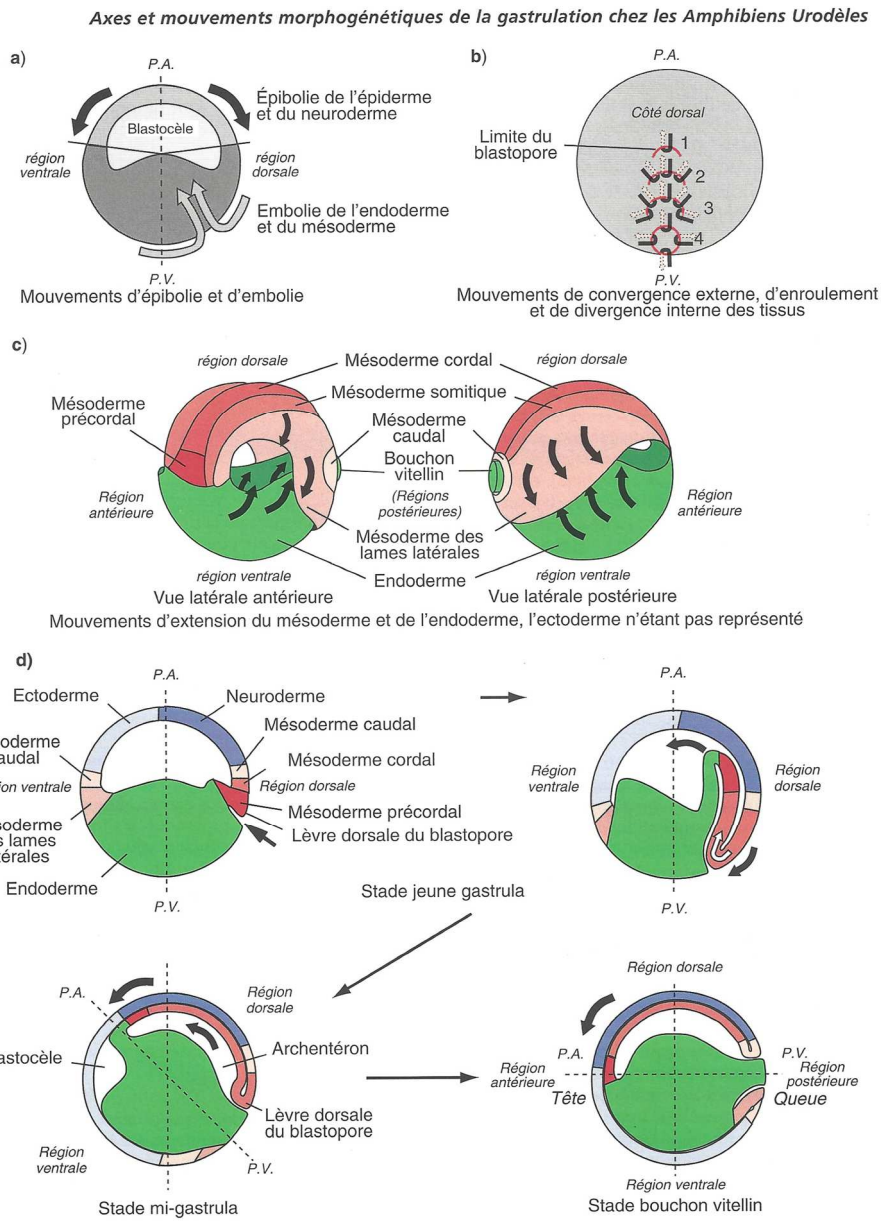



**FIGURE 14. <u>Gastrulation chez les Urodèles</u>.** D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

## 2. Quelques mécanismes cellulaires impliqués (pour information : hors programme ?)

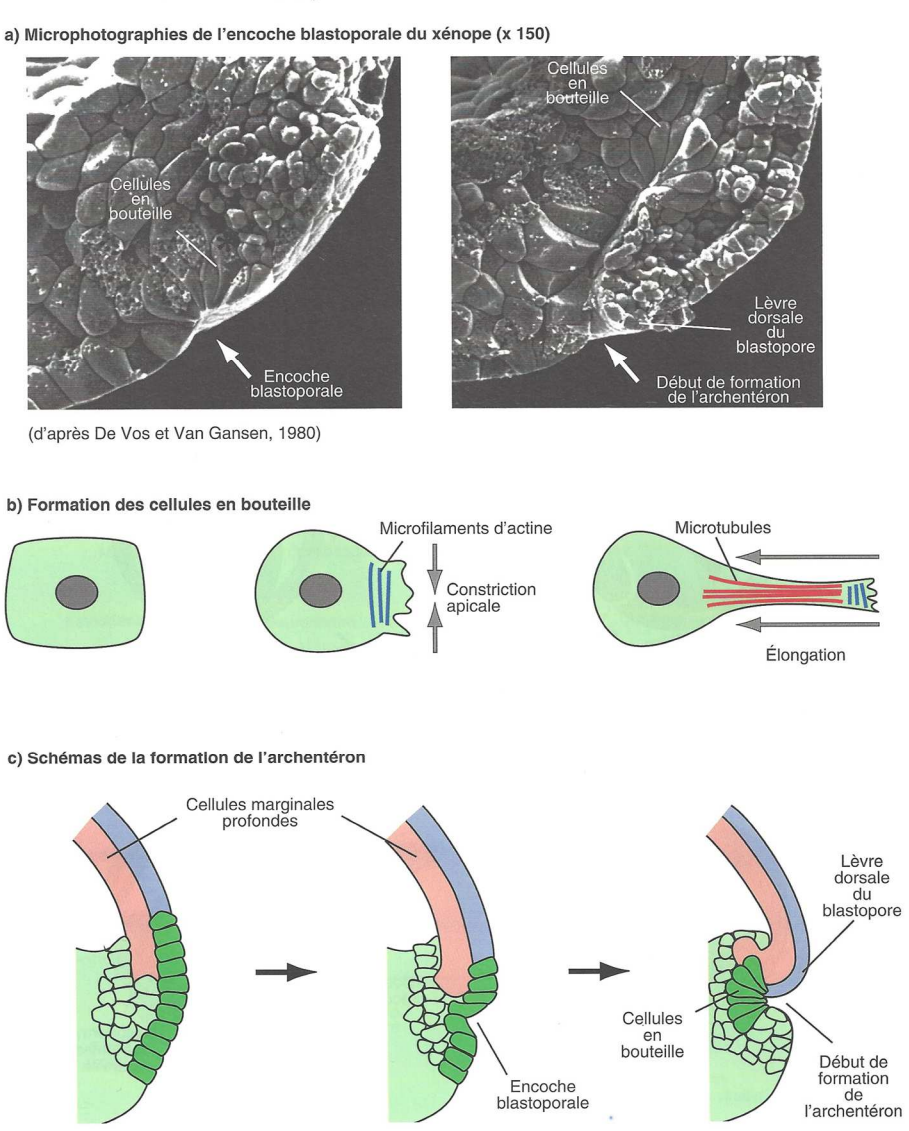
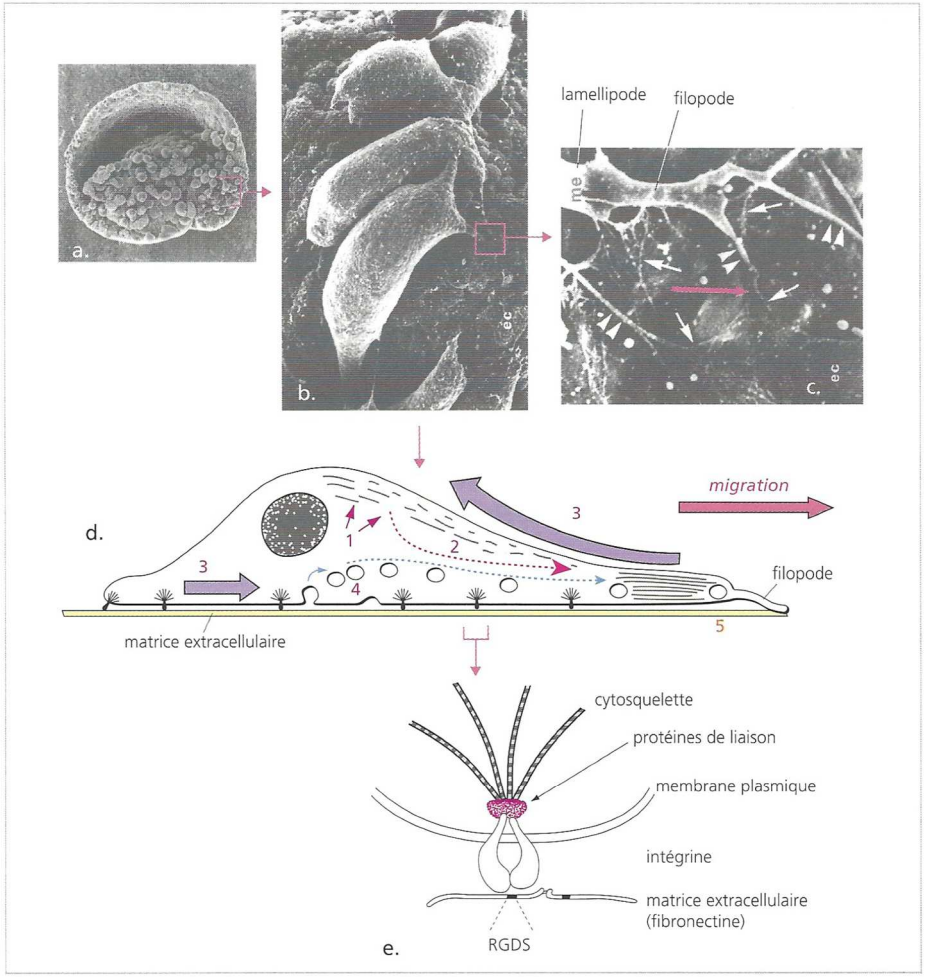
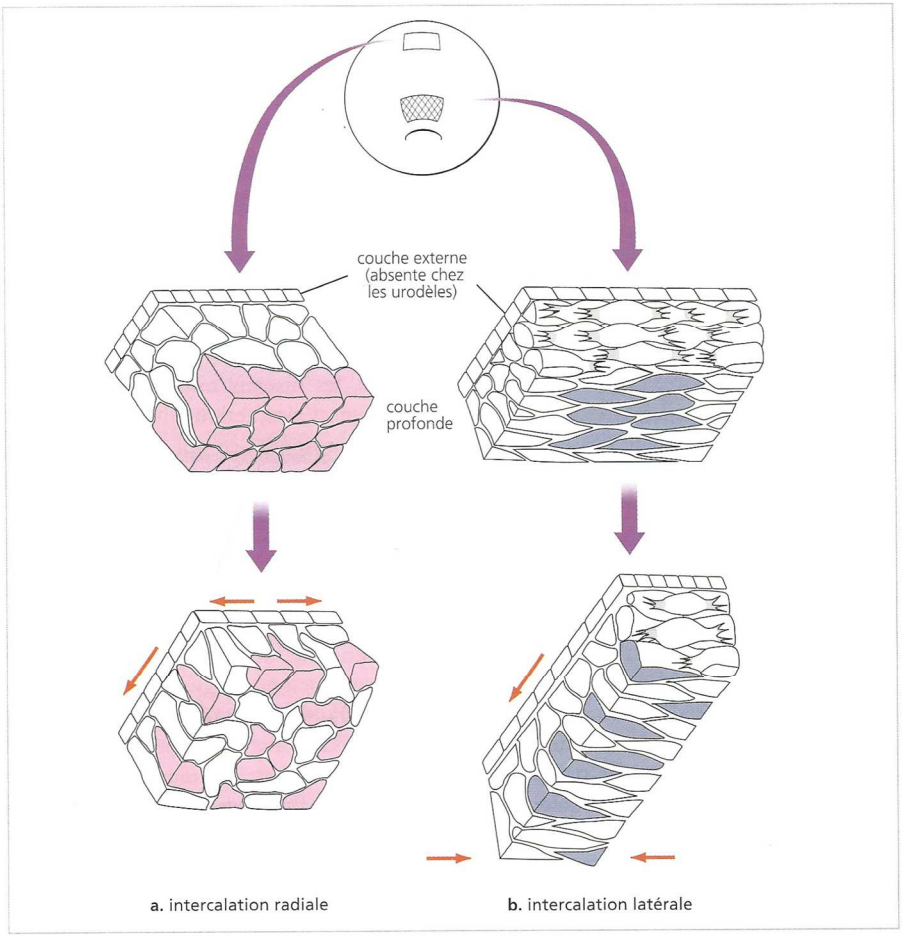



**FIGURE 15. <u>Encoche blastoporale et cellules en bouteille</u>.**
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).




**Migration des cellules du mésoderme.** **a.** Fracture réalisée dans le plan de symétrie sur une jeune gastrula d'un amphibien urodèle. Observation en microscopie électronique à balayage. **b.** Détail des cellules en migration sur le toit du blastocœle. **c.** Détail de l'extrémité d'un lamellipode montrant les filopodes qui entrent en contact avec les fibrilles de la matrice extracellulaire. **d.** La migration des cellules fait probablement intervenir différents mécanismes : **1.** autour du noyau, les microfilaments d'actine se dépolymérisent ; **2.** l'actine diffuse vers le lamellipode et le filopode où elle est intégrée aux microfilaments qui s'allongent et favorisent l'extension vers l'avant ; **3.** la fluidité de la double couche phospholipidique de la membrane plasmique produit un flux membranaire dont la résultante va dans le sens de la migration de la cellule ; **4-5.** enfin un cycle d'endocytose-exocytose intervient.

**FIGURE 16. Rôle de la matrice extracellulaire lors de la migration des cellules mésodermiques sur le toit du blastocœle.**
D'après DARRIBÈRE (2002).




**Représentation schématique des processus d'intercalation.** **a.** Intercalation radiale provoquant l'épibolie des cellules superficielles. **b.** Intercalation latérale (médio-latérale) des cellules de la zone marginale dorsale. [D'après Keller, 1985.]

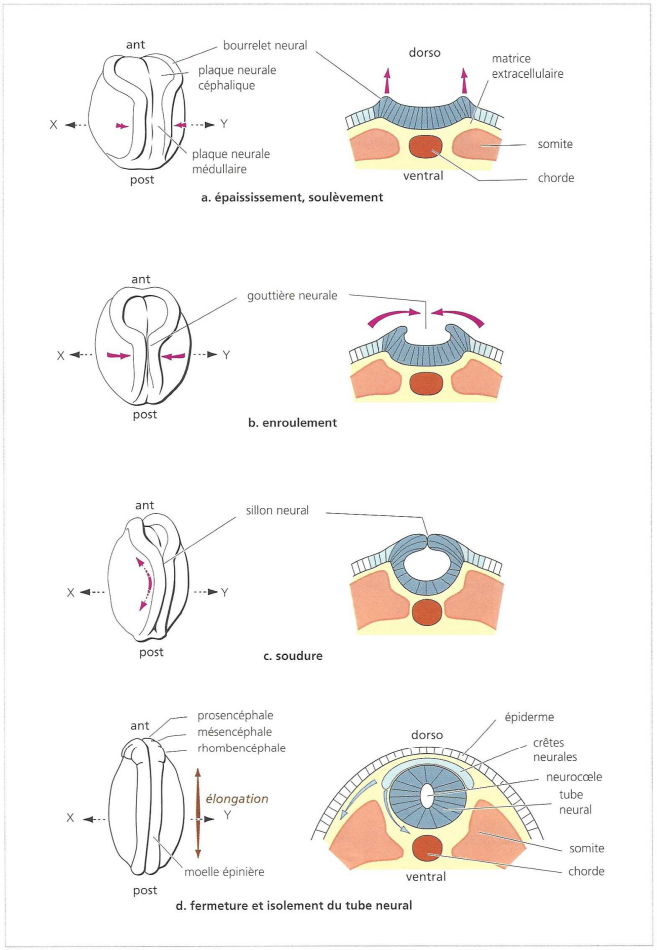
**FIGURE 17. Intercalations cellulaires.**
D'après DARRIBÈRE (2002).

- Figure 15 : les **cellules en bouteille** permettent la ***formation du blastopore et l'initiation de l'invagination du mésoderme*** (notez l'implication du **cytosquelette**).
- Figure 16 : explication du **mécanisme d'avancée interne du mésoderme** dont les cellules s'arriment sur le **toit du blastocœle** par le biais d'un ***ancrage transitoire sur la matrice extracellulaire***.
- Figure 17 : Les mécanismes d'**intercalation de cellules** permettant l'extension et/ou la convergence des tissus (**épibolie**, **extension convergente**).

## C. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryonnaire aboutissant au têtard (larve)

- **Organogenèse** = ***mise en place progressive des ébauches d'organes puis organes***. Comprend au sens large :
  - La **neurulation** : l'embryon est une **neurula**.
  - L'**organogenèse au sens strict** : l'embryon est un **bourgeon caudal** puis devient finalement une **larve** prête à éclore.

### 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal (épineurie) et de nombreuses autres structures : chorde, métamérie, cœlome…




Représentation schématique des différentes étapes de la neurulation. À gauche, vues externes dorsales. À droite, coupes transversales au niveau de l'axe *XY* (l'endoderme n'est pas figuré).

**FIGURE 18. Neurulation.** D'après DARRIBÈRE (2002).

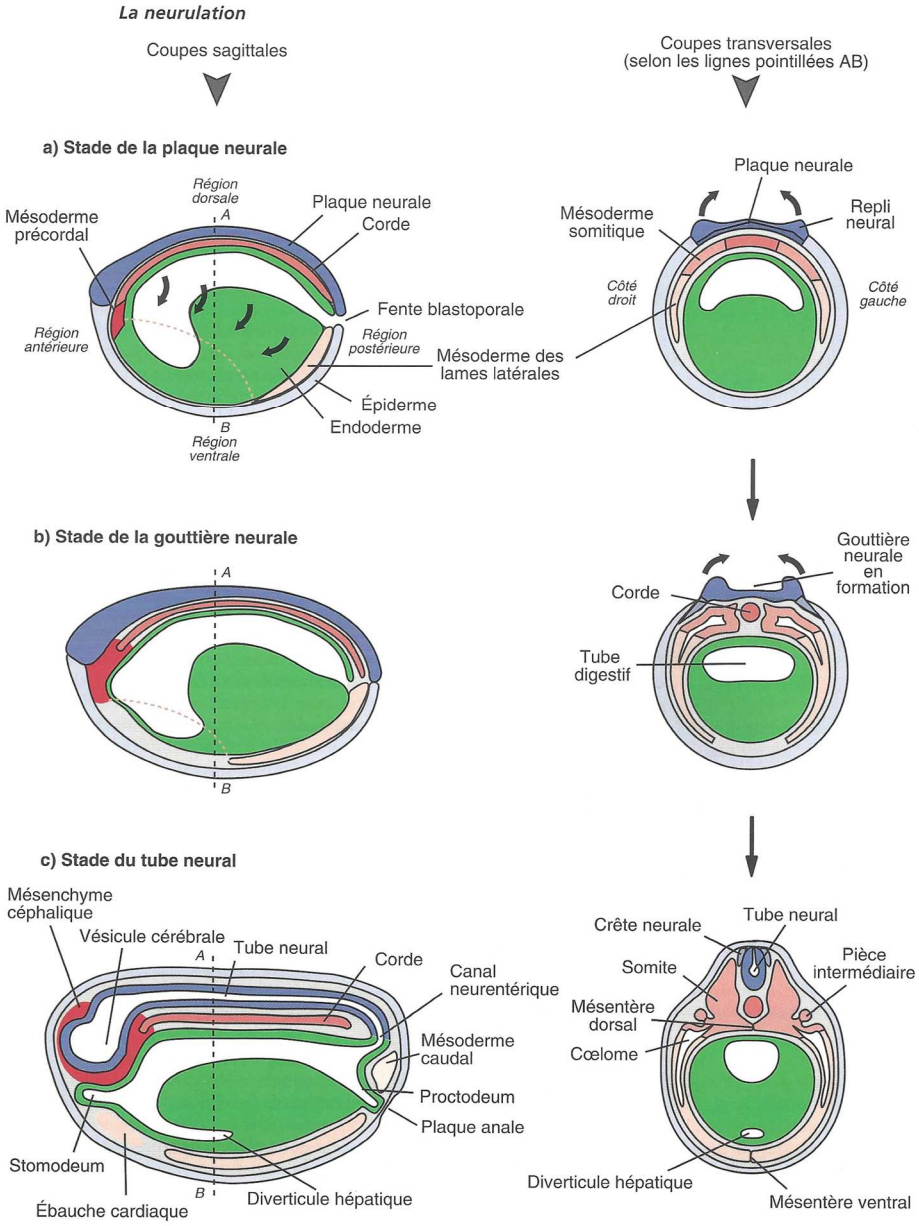



**FIGURE 19. Neurulation.** D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

- Figures 18-19 : il faut savoir **représenter la neurulation** en coupes transversales.
- **Formation progressive du tube nerveux en position dorsale** (*permettant l'acquisition de l'épineurie*) :
  - Formation d'une **plaque neurale** (***zone aplatie dorsalement***) puis de **bourrelets neuraux** (**expansions dorso-latérales de la plaque**)
  - Formation d'une **gouttière neurale** par **arrondissement** de ce qui était auparavant la plaque neurale.
  - **Convergence des extrémités de la gouttière neurale** puis **fusion** de ces extrémités = formation du **tube neural** dont l'intérieur contient le futur **liquide céphalorachidien**.
  - **Poursuite du mouvement de rotation** qui aboutit à l'isolement du **tube neural** et son **enfouissement** à l'intérieur de l'embryon.
- **Autres aspects importants de la neurulation** (voir notamment figure 19) :
  - Individualisation du **mésoderme chordal** puis de la **chorde** (***axe squelettique fibreux appelé à régresser dans la suite du développement***).
  - Mise en place de ***tronçons mésodermiques de part et d'autre du tube neural et de la chorde*** : les **somites** = **première trace de métamérie dans l'embryon** [cette métamérie perdurera chez l'adulte au niveau des vertèbres, des muscles dorsaux, des nerfs rachidiens…]
  - Mise en place du **cœlome** par **creusement du mésoderme des lames latérales** : la limite est le **péritoine** ; on l'appelle **splanchnopleure** du côté interne (du gr. *splanchnos*, viscère) et **somatopleure** du côté externe (du gr. *soma*, corps).
  - Réouverture de l'**anus** (zone blastoporale) en fin de neurulation : embryon **deutérostomien** (*bouche pas encore ouverte*).

## 2. Le stade bourgeon caudal jeune, embryon deutérostomien constituant l'aboutissement de la neurulation

- À savoir représenter en coupe transversale ET en coupe sagittale : figures 26-27.

## 3. Devenir des tissus primordiaux lors de l'organogenèse au sens strict… et après

- Cf. tableau II + figures 20-21.

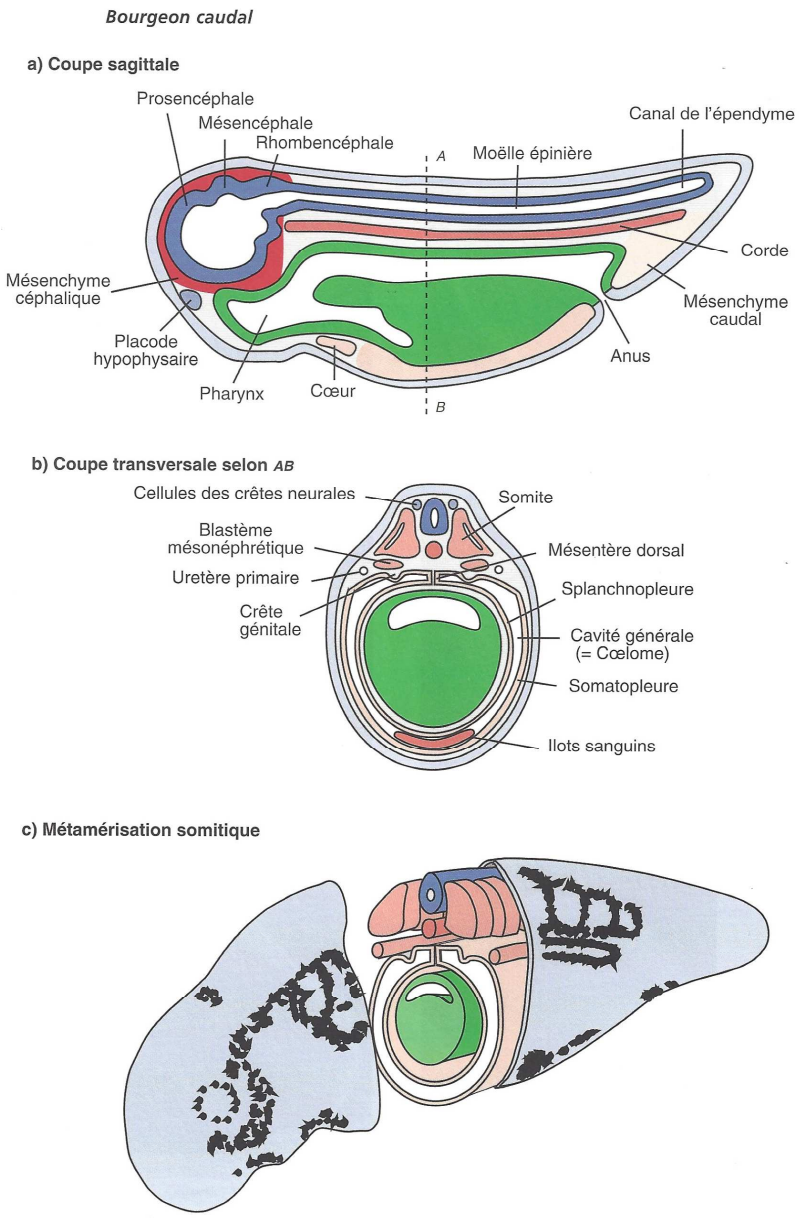
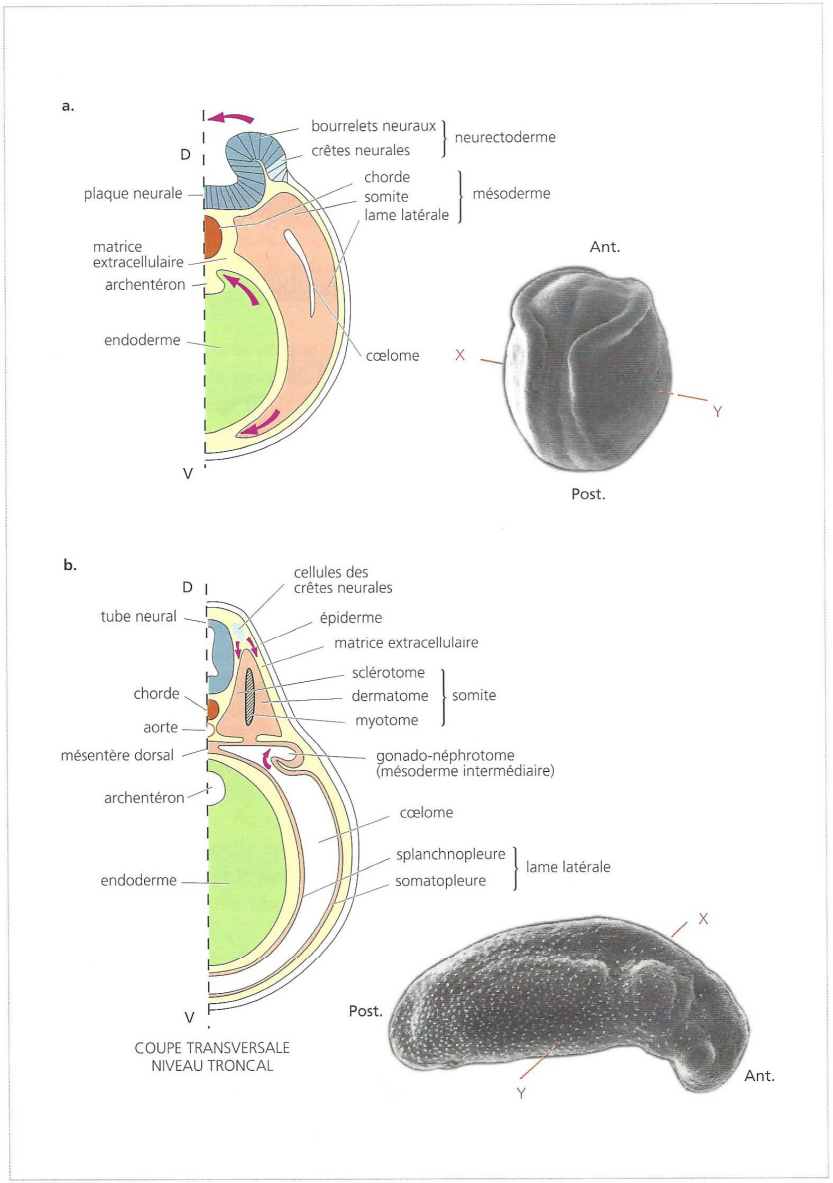



**FIGURE 20. Le stade bourgeon caudal.** D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).




**Vues externes au microscope électronique à balayage et coupes transversales au niveau troncal, au moment de la neurulation (a) et au début de l'organogenèse (b).** Les flèches indiquent les mouvements cellulaires. [Microphotographies Shi et Boucaut, 1995.]

**FIGURE 21. <u>De la neurula au bourgeon caudal</u>.** D'après DARRIBÈRE (2002).

**TABLEAU II. <u>Dérivés des feuillets primordiaux</u>.** D'après SEGARRA *et al.* (2014).
**<u>À CONNAÎTRE</u>**

| Feuillet | | Structures pendant l'organogenèse | Structures dans le plan d'organisation adulte |
|---|---|---|---|
| Ectoderme | Ectoderme neural = Neuroderme | Vésicules céphaliques (tube neural antérieur) | Encéphale |
| | | Tube neural postérieur | Moelle épinière |
| | | Crêtes neurales | Ganglions et nerfs du système nerveux autonome, ganglions et nerfs rachidiens, mélanocytes etc |
| | Ectoderme épidermique = Épiderme | | Épiderme structures sensorielles (ex. : Cristallin) |
| Mésoderme | Chorde | Chorde | *(La chorde disparaît lors de la métamorphose de la larve)* |
| | Somites | Sclérotome | Squelette axial |
| | | Myotome | Muscles striés axiaux |
| | | Dermatome | Derme |
| | Pièces intermédiaires | Blastème rénal (formant le pronéphros)<br>Ébauche des gonades | Reins (mésonéphros) gonades |
| | Lames latérales | Splanchnopleure | Muscles lisses |
| | | | Myocarde, endocarde |
| | | | Endothélium des vaisseaux sanguins |
| | | | Cellules sanguines |
| | | Somatopleure | Péricarde |
| | | | Squelette des membres |
| | | | Muscles des membres |
| Endoderme | | | Épithélium du tube digestif |
| | | | Foie, pancréas |
| | | | Épithélium pulmonaire |
| | | | Thyroïde |

## Bilan : points clefs de mise en place du plan d'organisation

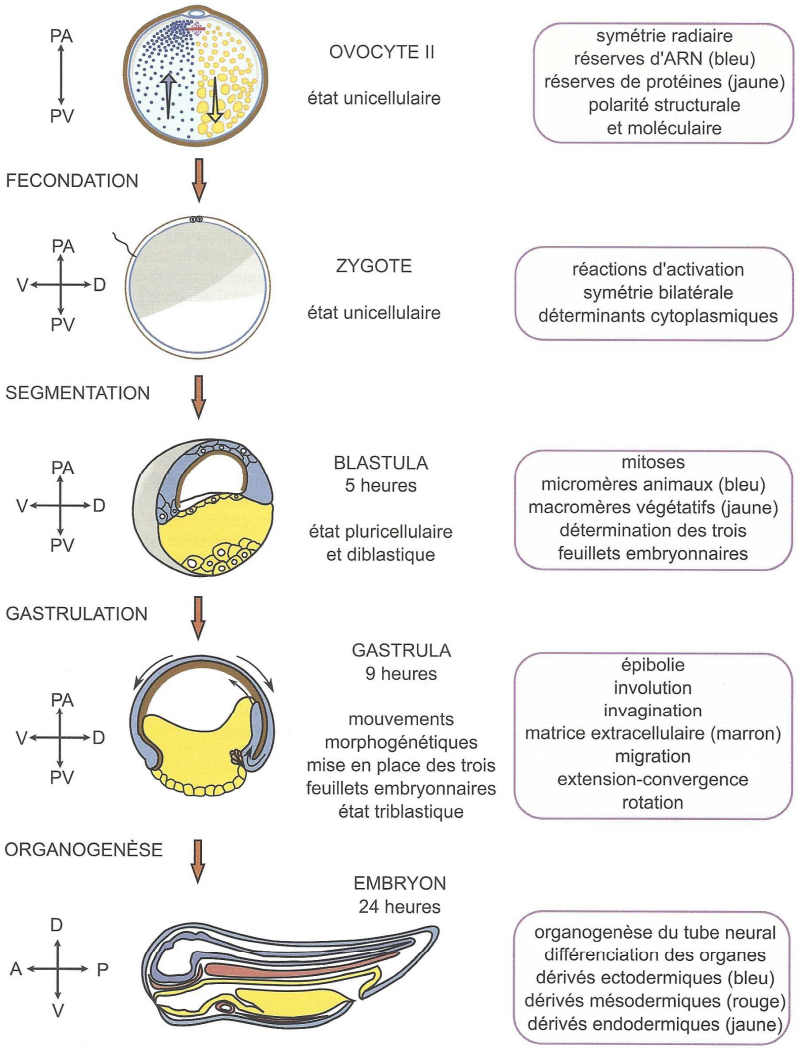


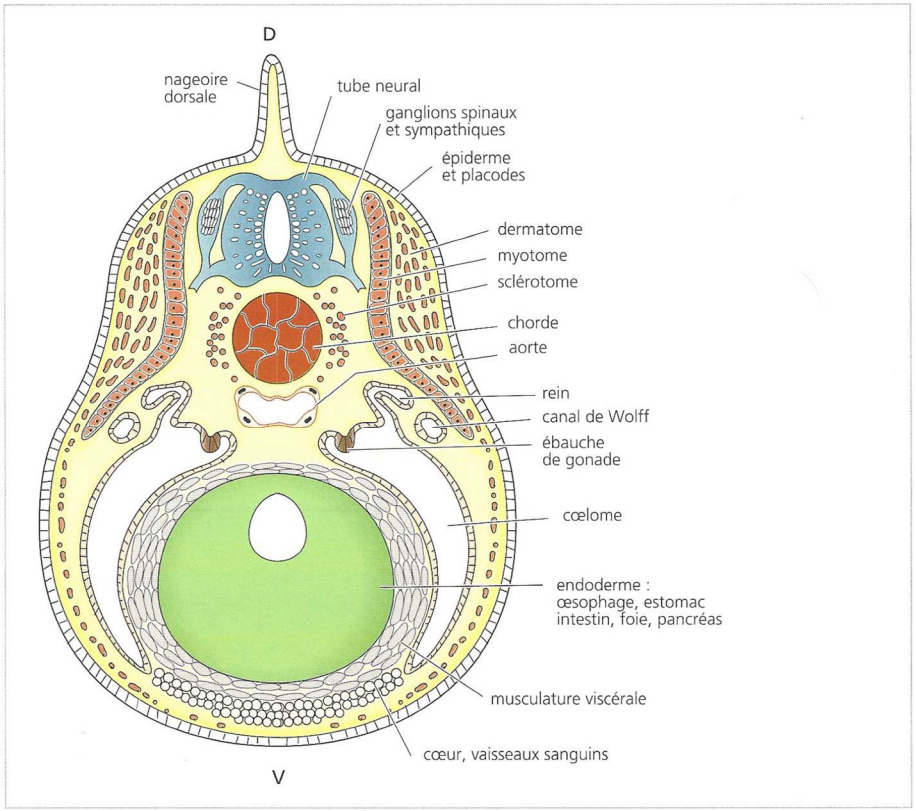

FIGURE DE SYNTHÈSE Représentation schématique des différentes étapes du développement embryonnaire.

Du zygote au bourgeon caudal, le développement embryonnaire se déroule suivant plusieurs étapes continues contrôlées dans l'espace et dans le temps pour mettre en place le plan d'organisation dorso-ventral et antéro-postérieur caractéristique des vertébrés. A : antérieur ; D : dorsal ; P : postérieur ; PA : pôle animal ; PV : pôle végétatif ; V : ventral.

**FIGURE 22. Schéma bilan.** D'après PEYCRU *et al.* (2013).

- Figure 31, tableau III : documents donnés pour information.

***Bonus : pour information :***

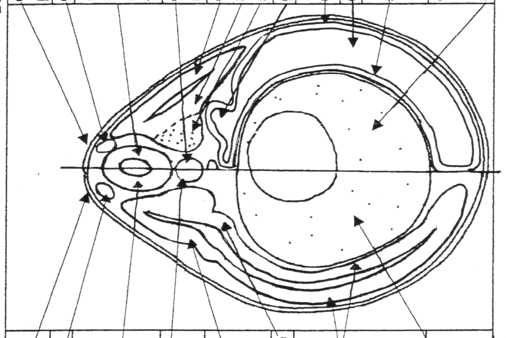



Coupe transversale d'un embryon au moment de l'organogenèse. [D'après Müller, 1997.]

**FIGURE 23. Coupe transversale d'un embryon lors de l'organogenèse au sens strict.**
D'après DARRIBÈRE (2002).
***[Pour information = pas à retenir ?]***

**TABLEAU III. Devenir des feuillets embryonnaires chez les Amphibiens.**
Document de Frédéric SAURETY (LEGTA Clermont Marmilhat).
***[Pour information : explicite le tableau II]***

BILAN : **DEVENIR DES FEUILLETS EMBRYONNAIRES CHEZ LES VERTÉBRÉS**



| BLASTULA | GASTRULA | NEURULA | BOURGEON CAUDAL | ORGANES DÉFINITFS |
|---|---|---|---|---|
| SOMA | Ectoblaste | Épiderme | épiderme | épiderme, dérivés cutanés (glandes, phanères), stomodeum, proctodeum |
| | | | placodes | dérivés sensoriels (cristallin, narine, oreille, ligne latérale), hypophyse antérieure |
| | | Crêtes neurales | crêtes neurales | gg crâniens, rachidiens, sympathiques; médullosurrénale; cellules pigmentaires |
| | | Tube neural | prosencéphale | télencéphale (hémisphères cérébraux) et diencéphale |
| | | | mésencéphale | mésencéphale |
| | | | rhombencéphale | métencéphale (cervelet) et myélencéphale (bulbe rachidien) |
| | | | tube neural post. | moelle épinière et racine ventrale motrice des nerfs rachidiens |
| | Chordo-mésoblaste | Mésoderme axial | chorde | (chorde embryonnaire) |
| | | | mésench. préchordal | squelette, conjonctif et muscles crâniens |
| | | Mésoderme somitique | dermatome | derme |
| | | | myotome | muscles striés squelettiques |
| | | | sclérotome | squelette axial: colonne vertébrale |
| | | Pièce intermédiaire | gononéphrotome | appareil uro-génital: néphrons, canal de Wolff, cellules somatiques des gonades |
| | | Mésoderme des lames latérales | somatopleure | muscles viscéraux céphaliques, squelette appendiculaire, crêtes génitales |
| | | | | feuillet pariétal du péritoine, des plèvres, du péricarde |
| | | | cavité cœlomique | cavités péricardique, pleurale et péritonéale |
| | | | splanchnopleure | muscles lisses des viscères, muscle cardiaque |
| | | | | endothélium des vaisseaux sanguins, cellules sanguines |
| | | | | feuillet viscéral du péritoine et des plèvres |
| | Endoblaste | Endoderme | ébauche pulmonaire | appareil respiratoire pulmonaire |
| | | | poches branchiales | appareil respiratoire branchial |
| | | | archentéron | tube digestif et glandes annexes (glandes salivaires, foie, pancréas) |
| GERMEN | Cellules germinales primordiales | | | ovogonies ou spermatogonies |

ÉVOLUTION DU NEUROBLASTE

• **Le tube neural**

**La vésicule céphalique** creuse se subdivise par étranglement en vésicules caractéristiques chez tous les Vertébrés: stade à 3 vésicules (prosencéphale, mésencéphale et rhombencéphale) puis stade à 5 vésicules (télencéphale, diencéphale, mésencéphale, métencéphale et myélencéphale).

**Le tube neural postcéphalique** donne la moelle épinière creusée du canal de l'épendyme.

La paroi du tube nerveux donne des neurones et des cellules gliales; les cavités (ventricules & canal de l'épendyme) sont remplies de liquide céphalorachidien.

• **Les crêtes neurales**

- Dans la région antérieure, elles donnent du mésenchyme qui formera le squelette cartilagineux de la tête, et des ganglions céphaliques.
- Dans la région du tronc, elle se métamérisent au contact du mésoblaste dorsal et donnent les ganglions rachidiens et sympathiques, ainsi que la médullosurrénale; certaines cellules se détachent et migrent dans le derme pour constituer des cellules pigmentaires.

ÉVOLUTION DE L'ÉPIBLASTE

• Constitue **l'épiderme**, d'abord unistratifié et cilié.

• Certains zones forment des **placodes** sensorielles qui s'invaginent et contribuent à la formation d'organes sensoriels (placodes olfactives, placodes cristalliniennes, placodes otiques = statoacoustiques).

ÉVOLUTION DE L'ENDOBLASTE

• L'extrémité antérieure appliquée contre une invagination épiblastique (stomodeum) forme la plaque stomodéale dont le percement donnera la **bouche** (les Vertébrés sont des Deutérostomiens).

• L'extrémité postérieure appliquée contre une invagination épiblastique (proctodeum) forme la plaque proctodéale dont l'ouverture donnera **l'anus**, à l'emplacement du blastopore.

• **L'archentéron** forme des diverticules:

- au niveau pharyngien, formation de **poches branchiales** qui s'appliquent contre des invaginations épiblastiques; chez les Anamniotes, elles se perceront pour former les fentes branchiales;
- un peu en arrière, 2 évaginations ventrales donneront les **poumons**;
- d'autres diverticules donneront les **glandes digestives** (glandes salivaires, foie, pancréas) mais aussi la thyroïde, le thymus.

ÉVOLUTION DU MÉSOBLASTE

• **Partie métamérisée** (somites et pièces intermédiaires): la métamérisation progresse vers l'arrière, pendant qu'à l'avant les différents éléments métamérisés se différencient.

Les **somites** se séparent des pièces intermédiaires et se développent latéralement entre ectoderme et lames latérales; leur cavité cœlomique devient virtuelle, et leur paroi se différencie en 3 régions:

- la paroi externe = **dermatome** donne le derme, en couche continue sous l'épiderme (disparition de la métamérisation originelle);
- la paroi interne = **myotome** donne les muscles striés squelettique, métamérisés;
- la partie inférieure de la paroi interne = **sclérotome** donne des cellules qui se détachent pour former un manchon squelettogène autour de la chorde et de la moelle épinière; elles formeront les **vertèbres** (avec une disposition métamérique secondaire par rapport à la métamérie primitive: chaque vertèbre est formée par les sclérotomes de 2 somites successifs).

Les **pièces intermédiaires (gononéphrotomes)** donnent des néphrons métamérisés, ouverts dans le cœlome par un pavillon cilié, dont l'ensemble forme le rein primitif (**pronéphros**); les néphrons sont reliés par le **canal de Wolff** (uretère primaire), qui progresse d'avant en arrière pour aboutir au cloaque.

• **Partie non métamérisée: les lames latérales**

Ventralement, elles s'affrontent dans le plan sagittal au niveau d'un **mésentère ventral**, qui finit par disparaître (sauf au niveau du foie): il y a alors une cavité cœlomique unique: la **cavité générale**.

Dorsalement, après séparation des somites, elles s'affrontent en un **mésentère dorsal** qui suspend l'intestin dans la cavité générale.

Leurs parois s'épaississent et forment des tissus conjonctifs et musculaires:

- la **somatopleure** donne des muscles viscéraux céphaliques, et le squelette des membres; elle se creuse dorsalement de 2 gouttières, les **crêtes génitales**, qui seront colonisées par les gonocytes primordiaux pour former les gonades;
- la **splanchnopleure** donne les muscles lisses du tube digestif, et les parois du système circulatoire (endothélium et muscles du cœur et des vaisseaux), ainsi que les premières cellules sanguines.

**Conséquence du développement des parois**: la cavité cœlomique se réduit à un espace virtuel entre 2 feuillets entourant les organes: **péricarde** autour du cœur, **péritoine** autour des viscères abdominaux, **plèvres** autour du poumon des Oiseaux, des Mammifères et de certains Reptiles (mais pas autour de ceux des Amphibiens).

• **Le mésoderme chordal** donne la chorde (ne persiste que chez certains Poissons); le **mésoderme préchordal** donne du squelette et des muscles céphaliques.

# Références


ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BOUJARD, D. (dir). B. ANSELME, C. CULLIN & CÉLINE RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES.* 2e édition (1e édition 2012), Dunod, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

DARRIBÈRE, T. (2002). *Introduction à la biologie du développement.* Belin, Paris.

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

GILBERT, S. F. (coll. S. R. Singer) (2004). *Biologie du développement.* Traduction de la 7e édition américaine par S. ROLIN & É. BRACHET (2003). De Boeck, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1996).

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

HOURDRY, J. (dir.) (1998). *Biologie du développement. Morphogenèse animale. Unité et diversité des métazoaires.* Ellipses, Paris, 320 pages.

HOURDRY, J., P. CASSIER, J.-L. D'HONDT & M. PORCHET (1995). *Métamorphoses animales. Transitions écologiques.* Hermann, Paris.

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES.* Dunod, Paris.

LE MOIGNE, A. & J. FOUCRIER (2009). *Biologie du développement.* Dunod, Paris, 7e édition (1e édition 1979).

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et collaborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PATTIER, J.-Y. (1991). *Croissance et développement des Animaux.* Ellipses, Paris.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).

RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).

RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2015). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2010).

SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.

SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ, C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.

## Plan du chapitre


**Objectifs : extraits du programme** 1
**Introduction** 1
**À connaître dans l'introduction et les encadrés initiaux** 6

**I. Gamètes et fécondation chez les Amphibiens** 7
**A. L'ovocyte des Amphibiens, une cellule polarisée** 7
1. Le gamète femelle : un ovocyte secondaire entouré d'enveloppes protectrices 7
a. Un ovocyte bloqué en métaphase II (ovocyte II) 8
b. Un ovocyte entouré de deux enveloppes protectrices 8
2. Un gamète gorgé de réserves qui seront utilisées lors du DE 8
3. Une distribution asymétrique des constituants cellulaires caractérisée par une polarité (pôles animal et végétatif) et la présence de gradients 8
**B. Le spermatozoïde, gamète mâle motile hautement différencié** 9
**C. Le zygote, cellule issue de la fécondation** 10
1. La fécondation, une fusion des cytoplasmes (plasmogamie) suivie d'une mise en commun du matériel génétique (caryogamie = amphimixie) 10
2. La pénétration du spermatozoïde dans l'ovocyte et ses conséquences immédiates : réaction corticale, émission du deuxième globule polaire, caryogamie et rotation d'équilibration (= rotation d'orientation) 10
3. Une rotation corticale (env. 1h-2h après fécondation) qui aboutit à la définition de l'axe dorsoventral et du plan de symétrie bilatérale de l'animal 11

**II. Les étapes du développement embryonnaire** 12
**A. La segmentation ou clivage, étape de divisions cellulaires permettant l'acquisition de la pluricellularité** 12
1. Une étape caractérisée par de nombreuses mitoses et le creusement d'un blastocœle 12
2. Une étape caractérisée par une variation du rythme des divisions cellulaires suite à la transition blastuléenne 15
3. Une étape aboutissant à la blastula 15
a. La blastula, structure pluricellulaire organisée et cohérente (*pour information*) 15
b. La blastula, structure contenant des cellules déterminées 15
α. Mise en évidence d'une détermination 15
β. Bilan : carte des territoires présomptifs 16
**B. La gastrulation, acquisition de l'état triploblastique** 17
1. Les mouvements morphogénétiques permettant la mise en place du mésoderme 17
a. Mise en évidence de la gastrulation : techniques des marques colorées (VOGT, 1919) et observations externes ou de coupes 17
b. Bilan : les principaux mouvements de la gastrulation 18
2. Quelques mécanismes cellulaires impliqués (pour information : hors programme ?) 19
**C. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryonnaire aboutissant au têtard (larve)** 21
1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal (épineurie) et de nombreuses autres structures : chorde, métamérie, cœlome… 21
2. Le stade bourgeon caudal jeune, embryon deutérostomien constituant l'aboutissement de la neurulation 22
3. Devenir des tissus primordiaux lors de l'organogenèse au sens strict… et après 22

**Bilan : points clefs de mise en place du plan d'organisation** 24
**Références** 25
**Plan du chapitre** 26
**Pour faire une fiche de révision : quelques pistes** 26


## Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

N'oubliez pas les **éléments à retenir dans l'introduction et les encadrés initiaux** listés page 6 + les **plans d'organisation** !

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

*Liste indicative*

*Sachez bien orienter toutes les représentations et les coupes !*

° **Ovocyte** et ses réserves (tableau à ajouter si besoin)
° **Spermatozoïde**
° **Axonème** et son fonctionnement
° **Fécondation** et **réaction corticale**
° **Rotation corticale**
° **Rotation d'équilibration**
° **Segmentation**
° **Blastula**
° Variation du **rythme des divisions** lors de la **segmentation** (graphe)
° Tous les schémas sur les **divisions cellulaires** !
° **Gastrulation** : vues externes + vues en coupes sagittales (Urodèles seulement)
° **Neurulation** (coupes transversales)
° **Neurula jeune** (CT)
° **Bourgeon caudal** (neurula âgée) : coupe sagittale + coupe transversale
° **Devenir des feuillets** lors de **l'organogenèse** et chez **l'adulte** (tableau)

Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** (en lien avec le TP A2) :
° Reconnaître des **coupes** et des **clichés** (MO, MEB) de **tous les stades** au programme
° Reconnaître, en réel ou en cliché, des **échantillons entiers** de **tous les stades** au programme
° Reconnaître les **gamètes** ainsi que des électronographies les concernant (y compris **l'axonème**)


© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.


Document produit en octobre 2015 • Dernière actualisation : août 2016. Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Je remercie très vivement Frédéric SAURETY pour son document de synthèse.
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.