





Lycée Valentine LABBÉ

41 rue Paul DOUMER – BP 20226 59563 LA MADELEINE CEDEX

CLASSE PRÉPARATOIRE TB (Technologie & Biologie)

enseignement de sciences de la vie et de la terre (svt) ° sciences de la vie °°

<u>Partie 3</u>. Reproduction des individus et pérennité des populations >> Cours <<

Chapitre 17: proposition de fiche à compléter

Le développement embryonnaire animal centré sur l'exemple des Amphibiens

Objectifs: extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
3.3 Développement embryonnaire des animaux	L'étude du développement s'effectue sur des organismes modèles. Les étapes du développement sont étudiées sur un amphibien en se limitant au développement embryonnaire. L'étude du contrôle peut se référer à d'autres modèles.
3.3.1 Développement embryonnaire et acquisition du plan d'organisation Le développement embryonnaire animal se déroule suivant plusieurs étapes continues (segmentation, gastrulation, organogenèse) et permet la mise en place d'un plan d'organisation (larvaire ou juvénile). Dans ses grands traits, cette succession est commune, en particulier chez les vertébrés.	- décrire les étapes du développement embryonnaire d'un amphibien pour argumenter la mise en place progressive du plan d'organisation (acquisition du caractère pluricellulaire, symétrie et polarité, feuillets) jusqu'au stade bourgeon caudal ; Aucune mémorisation d'exemples complémentaires n'est exigée.
Différents mécanismes cellulaires interviennent qui permettent d'expliquer la multiplication des cellules (mitoses), la mobilité des cellules et des ensembles de cellules. L'organogenèse repose sur la différenciation des tissus et des cellules.	- lier les grands types de phénomènes constatés aux mécanismes qui les permettent (divisions cellulaires, adhérence intercellulaire, intervention du cytosquelette); - présenter un exemple de différenciation cellulaire, ainsi que les évènements génétiques associés (exemple préconisé: la différenciation du myocyte squelettique); - transposer le modèle établi à d'autres cas de

3.3.2 Contrôle du développement embryonnaire

Des cellules issues par mitose du zygote, donc avec un même génome, se différencient progressivement en fonction de leur position, ce qui aboutit à la formation de territoires. d'organes, de tissus spécialisés occupant une place spécifique dans le plan d'organisation. Cette évolution est contrôlée dans l'espace et dans le temps par des échanges d'informations reposant sur des communications inter et intracellulaires. Des cascades d'induction spécifient et modulent progressivement la différenciation des cellules et des territoires. modifient les caractéristiques de leurs réponses aux signaux (compétence) et spécifient de proche en proche leur devenir. In fine, ces systèmes d'information interagissent avec des réseaux de gènes, conservés dans l'évolution, dont l'expression est contrôlée par des facteurs de transcription et qui orchestrent le développement embryonnaire.

Dans les grandes lignes, ces modèles d'interaction se retrouvent, non seulement chez tous les animaux, mais aussi chez les plantes. différenciation cellulaire à partir de documents; Limite: un exemple pour chaque grand mécanisme. Liens: 1.1 [chapitre 1 sur la cellule eucaryote], 1.2 [chapitre 2 sur les membranes]. 1.5 [chapitre 5 sur le cycle cellulaire]

- exploiter des données permettant d'établir un système de régulation, le principe des méthodes étant fourni (Knock-out de gènes, utilisation de gènes rapporteurs, hybridations in situ...);
- présenter un exemple d'induction embryonnaire en s'appuyant sur un nombre limité de résultats expérimentaux;
- identifier et définir les cellules inductrices et compétentes ;
- expliquer la relation entre induction, compétence et jeu du ou des signaux inducteurs ;
- définir et présenter les gènes de développement à partir de l'exemple des gènes homéotiques ;
- plus globalement, présenter un modèle de lien entre les phénomènes (induction, compétences), les signaux en jeu et l'évolution progressive des cellules au cours du développement embryonnaire :

Lien: 2.3 [chapitre 10 sur la circulation animale]

Lien: 3.4. [chapitre 18 sur le développement post-embryonnaire végétal]

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 postembryonnaire indirect mais seul le développement embryonnaire est au programme : la métamorphose et la croissance sont renvoyés à un niveau d'études ultérieur.

Les Amphibiens [Amphibia ou 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 ?

Encadré A

Développement :

- Développement embryonnaire (DE) = embryogenèse :

- Développement post-embryonnaire (DPE) :

> DPE direct :

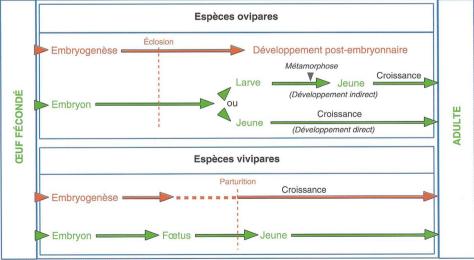
→ jeune subissant la croissance → adulte

> DPE indirect :

→ larve
Métamorphose :

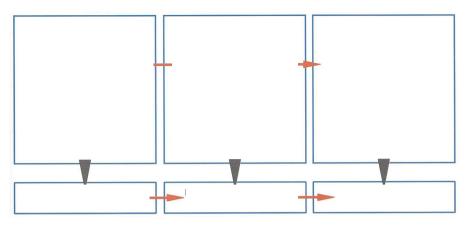
→ adulte
OU jeune qui subit encore la croissance → adulte

Les différentes modalités ontogéniques du règne animal



A FIGURE a. Place du développement dans le cycle vital des Métazoaires.

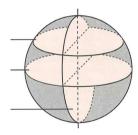
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).



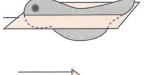
A FIGURE b. <u>Principales étapes de l'embryogenèse animale</u>.

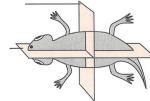
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

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



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





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

Caractères	intéressants	du	modèle	Amı	phibien	:

-

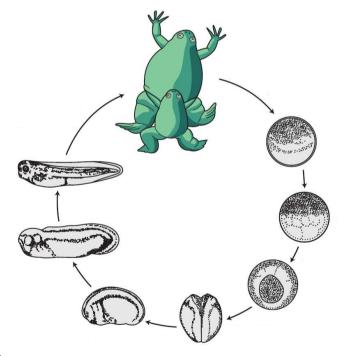
-

-

_

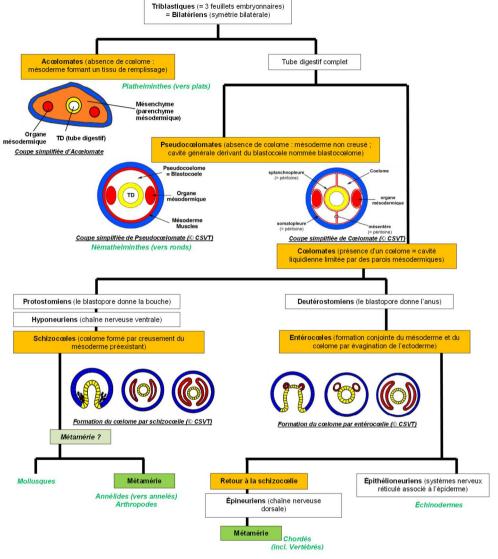
_

Anoures :		
Ex.		
Urodèles :		
_		



Œuf hétérolécithe : répartition inégale des ressources nutritives

A FIGURE a. Étapes du développement du Xénope (Anoures). D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).



Grands plans d'organisation animaux chez les Triblastiques (notamment axés sur le cœlome) correspondant à la systématique <u>traditionnelle</u>.

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 <u>traditionnelle</u>).

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

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

- 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 :
 - o schizocœlie (creusement de mésoderme pré-existant)
 - entérocœlie (formation conjointe du mésoderme et du cœlome par évagination de l'ectoderme)
 - 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!

I. Développement embryonnaire et acquisition du plan d'organisation chez les Amphibiens

Plan d'organisation :

Capacités exigibles	 ✓ Décrire les étapes du développement embryonnaire d'un amphibien pour argumenter la mise en place progressive du plan d'organisation (acquisition du caractère pluricellulaire, symétrie et polarité, feuillets) jusqu'au stade bourgeon caudal. ✓ Lier les grands types de phénomènes constatés aux mécanismes qui les permettent (divisions cellulaires, adhérence intercellulaire, intervention du cytosquelette). ✓ Aucune mémorisation d'exemples complémentaires n'est exigée.
dorso-ventrale met en jeu deu	d'une polarité animalo-végétative, d'une polarité e et d'une symétrie bilatérale lors de la fécondation qui ux gamètes cellules haploïdes actrices de la fécondation Les aspects associés à la reproduction animale sont traités dans le chapitre 13
Gamète :	Les aspects associes à la reproduction aminale sont traites dans le chapitre 13
_	femelle : l'ovocyte des Amphibiens, une cellule polarisée, à ire, gorgée de réserves et entourée d'enveloppes protectrices
	ovocyte II (evule : éviter)
	st aussi souvent appelé « œuf » mais attention, ce terme désigne aussi la structure après jusqu'à l'éclosion, c'est donc un <u>terme peu précis</u> .
α. Le gamète	femelle : un ovocyte secondaire entouré d'enveloppes protectrices
i. Un ovocyte	e bloqué en métaphase II (ovocyte II)
Ovocyte :	
Ovocyte I (ovocyte d	e 1 ^{er} ordre):
Ovocyte II (ovocyte o	de 2 nd ordre):
Ovogonies :	

ii. Un ovocyte entouré de deux enveloppes protectrices	▼ 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 leur stockage ou utilisation	Constituants accumulés	
A FIGURE 1 et 3. L'ovocyte II d'Amphibien, gamète femelle [taille env. 2 mm]. D'après SEGARRA et al. (2014).				
β. Un gamète gorgé de réserves qui seront utilisées lors du DE maturation de l'ovocyte, lors de l'ovogenèse, s'accompagne (tableau I + figures 1 et 3) :				
	Les accumulations réalisées peuvo Ainsi, un ovocyte mature (1 à 2 mn les ADN et ARN polymérases sont	nules corticaux sont entourés d'une n ent être de quantité très importante p n de diamètre) contient jusqu'à 60000 dans des quantités équivalentes au	ar rapport à des cellules somatiqu 0 fois plus d'ARNt qu'une cellule so contenu de plusieurs milliers de ce	

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

NB nombreuses mitochondries dans le cortex de l'ovocyte

La

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

ies. omatique, ellules maternels. Les protéines d'adhérence et les constituants matriciels présents dans l'ovocyte seront mis en place au cours des étapes de segmentation.

polarité (pôles animal et végétatif) avec la présence de gradients et une symétrie radiaire
Pôle animal (PA) :
Pôle végétatif (PV) :
NB Symétrie radiaire (passant par l'axe PA / PV Partie corticale du cytoplasme :
- portion animale :
- <u>partout</u> : > >
Remarque : présence d'une <i>interruption de la pigmentation sous le 1^{er} globule polaire</i> = tache de maturation (cf. TP 3.5. + figure 5 plus loin).
Deux gradients :
- Gradient vitellin :
- Gradient ribonucléoprotéique :
Œuf d'Amphibien = hétérolécithe (à réserves peu abondantes et réparties selon un gradien vitellin).
b. Le spermatozoïde, gamète mâle motile hautement différencié
Spermatozoïde :
<u>- Tête</u> :
>
- Pièce intermédiaire :
>
- Flagelle =

y. Une distribution asymétrique des constituants cellulaires caractérisée par une

Axonème :			

▲ FIGURE 4. Spermatozoïde de Tétrapode (flagelle écourté).

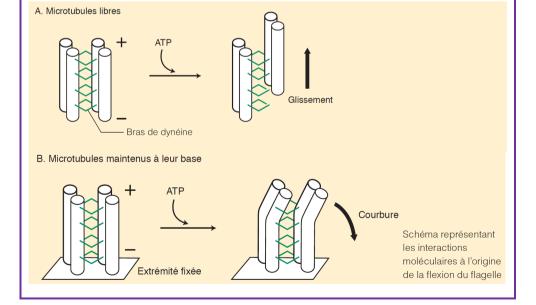
D'après SEGARRA et al. (2014).

Encadré D Cytosquelette et mobilité du spermatozoïde

D'après SEGARRA et al. (2014) – rappels du chapitre 13

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.



- 2. Le zygote, cellule issue de la fécondation possédant une symétrie bilatérale (et conservant une polarité animalo-végétative)
- a. La fécondation, une fusion des cytoplasmes (plasmogamie) suivie d'une mise en commun du matériel génétique (amphimixie) par fusion des pronuclei (caryogamie) avec rétablissement de la diploïdie

Fécondation (incl.	olasmogamie + amp	ohimixie) :		
			→ <u>(</u>	<u>diploïdie</u> rétablie
NB Vraie caryogamie	(fusion des prono)	/aux) chez les Amp	ohibiens	
Zygote = Cellule-œ	uf = Œuf fécondé :			
immédiates :	réaction cortical	le, émission du	ovocyte et ses cor deuxième globul ation d'orientatio	e polaire,
1.			vocabulanc a	ucilili a la page sulvante :
2.				
3.				
4. Phénomènes induit	<u>s</u> :			
-				
>				
>				
-				
-				

Terme « **ovule** » à éviter ; on peut parler d'**ovotide** avant amphimixie.

- 1– Intéraction entre le tubule acrosomien et l'enveloppe vitelline
- Des récepteurs spécifiques assurent cette intéraction.
- 2– Exocytose du contenu des granules corticaux.
- Une fraction du contenu des granules traverse l'enveloppe vitelline, l'autre s'accumule entre la membrane plasmique et l'enveloppe vitelline.
- 3– Modification de la composition moléculaire de l'enveloppe vitelline qui se transforme en *membrane de fécondation*.
- Des enzymes hydrolysent les sites de fixation des spermatozoïdes à la surface de l'enveloppe vitelline.
- Entrée d'H₂O entre l'enveloppe vitelline et la membrane plasmique.
- Formation de l'espace périvitellin.

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.

A FIGURE 5. Fécondation et réaction corticale.
D'après DARRIBÈRE (2002).

Réaction corticale :			
→ Membrane de fécondatio	on:		
→ Espace périvitellin :			
Rotation d'équilibration (=	d'orientation) due à	la gravité :	



A FIGURE 6. Rotation d'équilibration et rotation corticale (formation du croissant gris).

(1) Rotation d'équilibration. (2) Rotation corticale.

D'après DARRIBÈRE (2002). Notez bien les polarités.

c. 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

Rotation corticale :	
→ Croissant gris :	
	→ mise en place du pôle dorsal et donc de la polarité dorso-ventrale !



(!) Ne pas confondre (!)

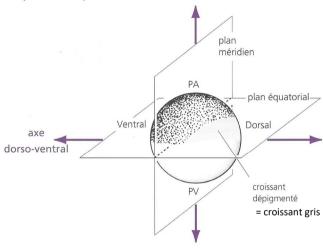
Les trois expressions proches (<u>réaction corticale</u> / <u>rotation d'équilibration</u> / <u>rotation corticale</u>) désignent des phénomènes bien distincts...

Bilan à ce stade Le zygote possède : -

Par rapport au plan d'organisation final :

- Seule la polarité antéropostérieure n'est pas encore présente
- La polarité animalo-végétative est transitoire.

(!) Le zygote est (évidemment) monocellulaire.



axe pôle animal-pôle végétatif

Représentation de l'œuf après la rotation corticale. La rotation corticale conduit à la mise en place xième 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.

A FIGURE 8. <u>Le croissant gris, zone dépigmentée résultant de la rotation corticale.</u>

<u>Deux visions.</u> D'après DARRIBÈRE (2002).

B. 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

Segmentation = clivage :		

Stade 2 cellules Stade 4 cellules Stade 8 cellules

d) Blastula

Stade 16 cellules Stade 32 cellules Vue externe Coupe méridienne

A FIGURE 9. Segmentation chez les Amphibiens (membrane de fécondation et ganque non représentées). D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

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

- L'embryon porte le nom de :
 - Stade 2 cellules.
 - Stade 8 cellules,
 - Stade 16 cellules,
 - Stade 32 cellules,] ⇒ on parle de morula, en lien avec l'allure de « petite mûre »
 - Stade **64 cellules**, ∫
 - Stade 128 cellules, etc. ⇒ à partir du stade 128 cellules, l'embryon porte le nom de blastula.

Les cellules de l'embryon en cours de segmentation s'appellent des blastomères.

2. Des divisions totales mais inégales (à partir de la troisième mitose) mettant en place des micromères (PA) et des macromères (PV)

Mitoses inégales (dès 3e division):	
. P∆ · micromères	

→ PA : micromères
→ PV : macromères

<u>Blastula finale</u> : plus de **10 000 cellules**

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

Cycles biphasiques (seulement phases S et M) sur les 10 à 12 premiers cycles
 (!) pas de transcription

- À partir du 12º cycle :
Transition blastuléenne :
- Cycle tétraphasique :
-

A FIGURE 10. Variation du rythme des cycles cellulaires. D'après SEGARRA et al. (2014).

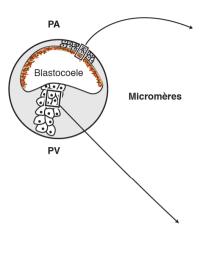
4. Une étape aboutissant à la blastula

a. La blastula, structure pluricellulaire organisée et cohérente

Cellules de type plutôt épithélial

Jonctions intercellulaires :

Présence d'une matrice extracellulaire sur le toit du blastocœle!



Macromères

A FIGURE 12. Organisation et interactions cellulaires au sein d'une blastula : simplification. D'après SEGARRA et al. (2014).

NB acquisition de la pluricellularité.

Important :

- Les axes de polarité hérités du zygote ne sont pas modifiés lors de la segmentation.
- Les feuillets embryonnaires ne sont pas mis en place (bien que « présents » à l'état présomptif, c'est-à-dire que les cellules sont déterminées : cf. point suivant).

b. La blastula, structure contenant des cellules déterminées

a. Méthode d'étude de la détermination des cellules blastuléennes

- Pour connaître le **lignage** des **blastomères**, on peut (figure 13) :
 - le marquer (micro-injection d'un marqueur coloré, immunomarquage...) et de suivre le déplacement du marqueur (figure 13.a).
 - cultiver des fragments de blastula (exemple : expérience de NIEUWKOOP 1969), (figure 13.b) ou encore les greffer sur d'autres embryons.

Réalisation d'une carte des territoires présomptifs

i 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.



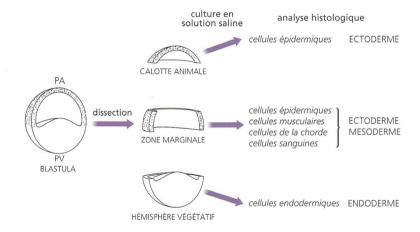
1) Méthode des marques colorées par diffusion du colorant

 Méthode des marques colorées par micro-injection d'un colorant ou d'un fluorochrome



Embryon au stade bourgeon caudal marqué dans certains territoires uniquement

(a) Principe d'étude du devenir des cellules blastuléennes



Représentation schématique de l'expérience de Nieuwkoop. Au stade blastula, l'embryon est disseque selon l'axe pôle animal-pôle végétatif. Chaque région de l'embryon est cultivée quelques jours dans une solution saline. L'analyse histologique révèle différents types de cellules. Les blastomères de la calotte animale produisent des cellules ectodermiques. Les cellules de la zone marginale forment des tissus mésodermiques. Les blastomères de l'hémisphère végétatif évoluent en cellules de types endodermiques. [D'après Nieuwkoop, 1969.]

(b) Résultats de l'expérience NIEUWKOOP en 1969

A FIGURE 12bis. Mise en évidence d'une détermination des blastomères et établissement d'une carte des territoires présomptifs. D'après SEGARRA et al. (2014).

B. Résultats : la réalité de la détermination de ces cellules

- Le suivi des blastomères ou la mise en culture de territoires blastuléens permet de constater que les territoires de blastula âgée ont toujours le même devenir : les cellules sont donc déterminées.
- Les mécanismes moléculaires, faisant notamment intervenir des processus de paracrinie et juxtacrinie, seront abordées dans la partie II.

y. Bilan : la carte des territoires présomptifs

 On appelle carte des territoires présomptifs la cartographie du devenir des différents territoires de la blastula. Il localise les zones des futurs feuillets embryonnaires (encadré E) qui seront mis en place dans la suite du développement.

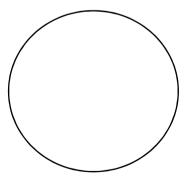
Encadré E Vocabulaire des feuillets et représentation

-derme ou -blaste?

Lire dans le cours.

Couleurs conventionnelles de représentation

- ➤ Les feuillets sont traditionnellement représentés par les **couleurs suivantes** (<u>à respecter dans les copies et au tableau</u>) qui se déclinent en **teintes variées** :
- Ectoderme en bleu (parfois : partie épidermique en blanc ou noir).
- Endoderme en vert
- Mésoderme en rouge (voire orangé, rose)
- > Des variantes existent : par exemple, de nombreux ouvrages modernes utilisent le **vert** pour le (partie de l'ectoderme) et le **jaune** pour l'endoderme. À éviter en prépa (les profs de prépa et les examinateurs de concours sont un peu traditionnalistes.





A FIGURE 15. Carte des territoires présomptifs chez les Amphibiens (stade blastula).

D'après DARRIBÈRE (2002).

- Valable pour les Urodèles

- Valable pour les Anoures (ex. Xénope) si on omet la couche superficielle de cellules

(!) Ne pas oublier de bien orienter le schéma (PA/PV et V/D) (!)

C. La gastrulation, étape de mise en place des feuillets embryonnaires avec acquisition de l'état triploblastique et de la polarité antéropostérieure

Gastrulation:			

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

1. Une étape caractérisée par d'importants mouvements morphogénétiques

Mouvement morphogénétique :

- a. Mise en évidence de la gastrulation : techniques des marques colorées (VOGT, 1929) et observations externes ou de coupes
 - Les mouvements morphogénétiques de la gastrulation ont pu être connus ainsi :
 - Techniques des marques colorées (Vogt. 1929): en 1929, l'embryologiste allemand Walter Vogt (1888-1941) réalisé des dépôts de colorants non toxiques sur des embryons d'Amphibiens; leur suivi a permis de comprendre les mouvements gastruléens externes (figure 16).
 - Observations externes ou de coupes (en 3D ou 2D) par différentes techniques de microscopie de façon à observer le déplacement des masses cellulaires (figure 16).
- b. La formation et l'évolution d'un orifice dorsal lors de la gastrulation : le blastopore
 - a. Les différents stades de la gastrulation basés sur la forme du blastopore

Blastopore:

- Stade « encoche bastoporale »
- Stade « fer à cheval »
- Stade « bouchon vitellin »
- Stade « fente blastoporale ».

NB Blastopore = se ferme en fin de gastrulation et se ré-ouvre en fin de neurulation

β. Un blastopore qui détermine la position de l'anus : la deutérostomie (qui sera confirmée lors de la neurulation)

Deutérostomiens :

c. Les principales étapes de la gastrulation et les mouvements associés

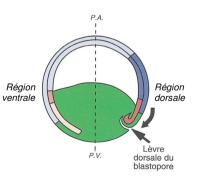
Xénope (Anoures)

Pleurodèle (Urodèles)

A FIGURE 17. La blastula (en coupes sagittales), point de départ de la gastrulation.

D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003), adapté.

a. Le stade « encoche blastoporale » : formation d'une encoche et début d'invagination du mésoderme



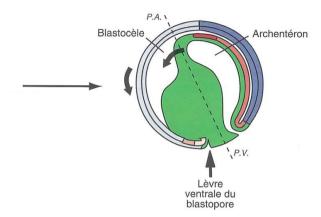
Xénope (Anoures)

Pleurodèle (Urodèles)

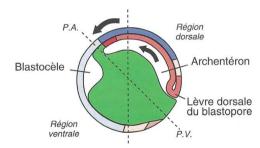
A FIGURE 17bis. Le stade « encoche blastoporale » (coupes sagittales).

D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003), adapté.

β. Le stade « fer à cheval »



A FIGURE 18. <u>Début et fin du stade « fer à cheval » chez le Xénope (Anoures)</u> (coupes sagittales). D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003), adapté.



A FIGURE 19. <u>Début et fin du stade « fer à cheval » chez le Pleurodèle (Urodèles)</u> (coupes sagittales). D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003), adapté.

 i. Des mouvements variés et conjoints : poursuite de l'invagination du mésoderme [avec embolie de l'endoderme entraîné] + glissement du mésoderme sur le toit du blastocœle + début d'épibolie de l'endoderme / extension convergence

Embolie (même si certains auteurs n'aiment pas ce terme) =

Épibolie :

Extension convergence (ou convergente):

ii. La formation de l'archentéron et la résorption progressive du blastocœle

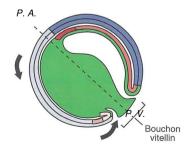
Notons que, chez les **Urodèles (figure 19), l'embolie du mésoderme** aboutit à un **archentéron** largement mais provisoirement limité par du <u>mésoderme</u> (encadré F).

iii. Une rotation associée de l'axe animalo-végétatif

γ. Le stade « bouchon vitellin » : achèvement des mouvements morphogénétiques (avec fin de rotation de l'axe animalo-végétatif chez les Urodèles)

.

•



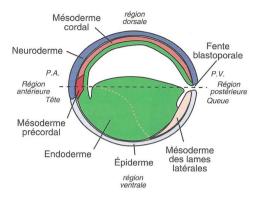
Xénope (Anoures)

Pleurodèle (Urodèles)

A FIGURE 20. Le stade « bouchon vitellin » (en coupes sagittales).

D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003), adapté.

δ. Le stade « fente blastoporale » : oblitération transitoire du blastopore (et fin de rotation animalo-végétatif chez les Anoures)



A FIGURE 21. Le stade « fente blastoporale » (en coupe sagittale) chez le Xénope (Anoures).

D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003), adapté.

- 2. Une étape aboutissant à un embryon triblastique comportant les axes de polarité définitifs de l'embryon (et de l'adulte)
- a. Un organisme triblastique (= triploblastique) : trois feuillets embryonnaires

Diblastie = diploblastie :	
Triblastie = triploblastie :	\rightarrow Ex. Cnidaires
	→ Bilatériens

0

A FIGURE 22. Gastrula âgée en coupe transversale chez un Urodèle montrant clairement la superposition des feuillets (triblastie).

D'après SEGARRA *et al.* (2014). (*Lat.* = latéral, côté indéterminé = droite ou gauche)

Rappelons que, chez les **Urodèles**, **l'archentéron** n'est **pas encore complètement limité** par **l'endoderme** en **fin de gastrulation** (encadré F). En revanche, chez les **Anoures**, il a toujours été seulement **limité par l'endoderme** (figure 21).

- b. Des axes de polarité définitifs en place
 - À l'issue de la gastrulation, on note la mise en place des trois axes de polarité définitifs :

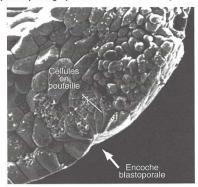
-

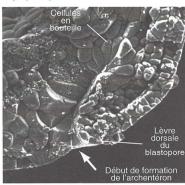
•

- 3. Une étape impliquant des processus cellulaires cytosquelette-dépendants : déformation des cellules, mobilité des cellules et leur interaction avec la matrice
- a. L'initiation de la gastrulation : le rôle des cellules en bouteille dans la formation du blastopore

Cellules en bouteille :					
-					
-					

a) Microphotographies de l'encoche blastoporale du xénope (x 150)





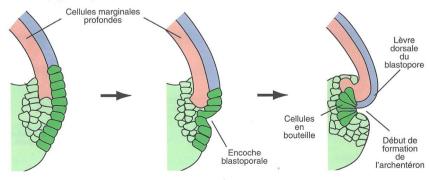
(d'après De Vos et Van Gansen, 1980)

b) Formation des cellules en bouteille

A FIGURE 23. Les cellules en bouteille et le rôle du cytosquelette dans leur formation.

D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

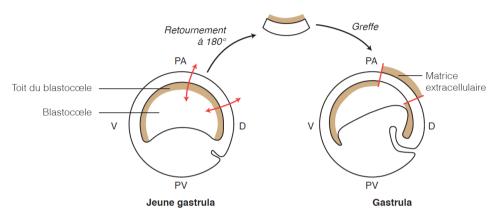
La forme « en bouteille » permet la formation de l'encoche blastoporale et le début de la formation de l'archentéron (figure 24).



A FIGURE 24. Encoche blastoporale et cellules en bouteille.
D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

b. La migration des cellules mésodermiques sur le toit du blastocœle : une déformation des cellules assurant leur avancée couplée à un ancrage matriciel transitoire

α. Mise en évidence expérimentale du rôle de la matrice extracellulaire dans la migration du mésoderme



A FIGURE 24. <u>Une migration du mésoderme empêchée par le retournement d'une portion de calotte animale</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

β. Modalités de migration des cellules mésodermiques : un modèle explicatif

A FIGURE 25-d (+ e ?). Rôle de la matrice extracellulaire lors de la migration des cellules mésodermiques sur le toit du blastocœle.

Les cellules mésodermiques en migration (figure 25, et surtout 25.d) :

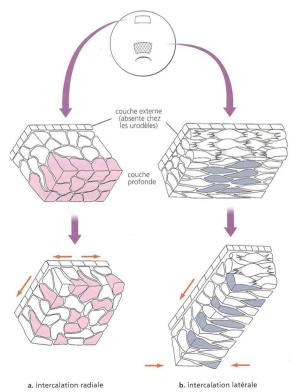
-

>

>

→ cellules associées (par des jonctions cellule-cellule) aux cellules mésodermiques
 = « entraînées » ⇒ phénomène globalisé d'embolie

c. L'épibolie et l'extension-convergence : des mouvements notamment dus à des phénomènes d'intercalations cellulaires

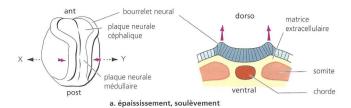


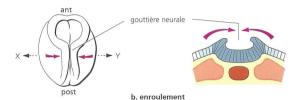
A FIGURE 26. <u>Intercalations cellulaires</u>. D'après DARRIBÈRE (2002).

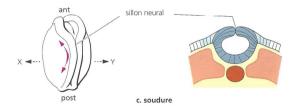
Intercalat	ions de cellules :
a. L Intercalation	'épibolie : un processus dû à une intercalation radiale de cellules n radiale =
NB <i>Les ce</i>	llules changent de niveau cellulaire lors de l'intercalation.
→ extension	n dans toutes les directions
	Notez que, <u>chez les Anoures</u> , la couche superficielle de cellules subit en outre des division cellulaires plus importantes que les couches sous-jacentes , ce qui permet son extension sai intercalations .
	'extension-convergence : un processus dû à une intercalation médio-latérale cellules
Extension	n-convergence (ou convergente) :
	ns orientées Ilules ne changent pas de niveau cellulaire lors de l'intercalation.
	Des phénomènes impliquant là encore des interactions cellule-cellule et cellule trice, ainsi que la déformation et la migration cellulaires
	ganogenèse au sens large, dernière étape du développement yonnaire aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens)
Organoge	enèse (sens large) :
	tion [Embryon = neurula] genèse (sens strict) [Embryon = bourgeon caudal → larve]
	eurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombreuses uctures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome)
Neurulatio	

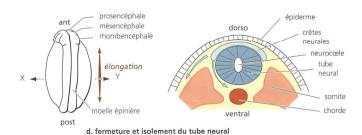
Neurulation :

a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dorsal) en région dorsale



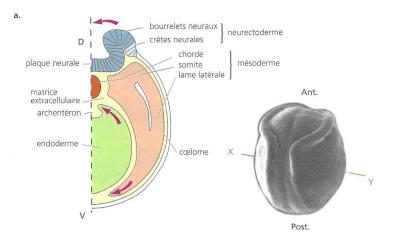


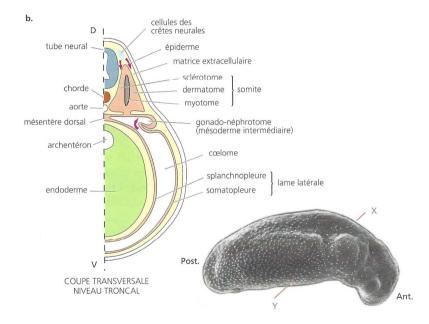




Représentation schématique des différentes étapes de la neurulation. À gauche, vues externes dorsales. À droite, coupes transversales au niveau de l'axe XY (l'endoderme n'est pas figuré).

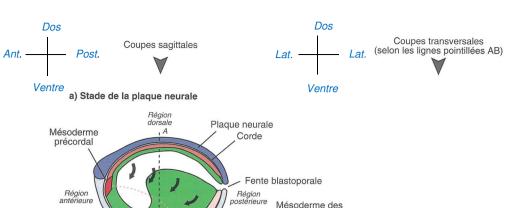
A FIGURE 27. Neurulation (centrée sur le système nerveux) en vue externe et coupes transversale. D'après DARRIBÈRE (2002).





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.]

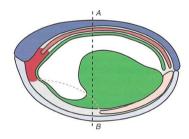
A FIGURE 28. De la neurula au bourgeon caudal (CT). D'après DARRIBÈRE (2002).



Épiderme Endoderme

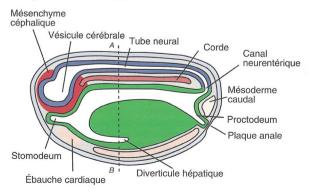
lames latérales

b) Stade de la gouttière neurale



Région ventrale

c) Stade du tube neural



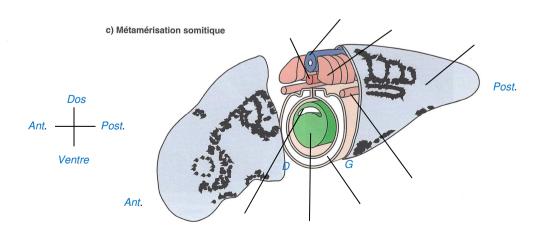
A FIGURE 29. Neurulation: vue d'ensemble (coupes sagittales et transversales).

D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

Bourgeon caudal





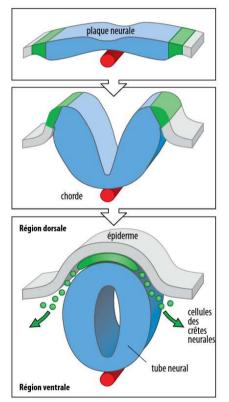


A FIGURE 30. Le stade bourgeon caudal, stade final de la neurulation / stade initial de l'organogenèse au sens strict. D'après FRANQUINET & FOUCRIER (2003).

Épineurie : a. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon Figures 27-28 : il faut savoir représenter la neurulation en coupes transversales. i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux
Figures 27-28 : il faut savoir représenter la neurulation en coupes transversales.
Figures 27-28 : il faut savoir représenter la neurulation en coupes transversales.
Figures 27-28 : il faut savoir représenter la neurulation en coupes transversales.
i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux •
Plaque neurale :
Bourrelets neuraux :
ii. Le stade « gouttière neurale »
•
iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formation
des crêtes neurales
•
•
_
•
Crêtes neurales :
 iv. Le stade « bourgeon caudal » (tail bud) : début de céphalisation et de mise en place des placodes hypophysaires
Bourgeon caudal :
g

 β impliquant là encore la déformabilité des cellules (cytosquelette-dépendante)

A FIGURE 31. <u>Déformation du neuroderme et mise en place du tube nerveux : principaux mécanismes.</u> D'après PEYCRU *et al.* (2017).



Les cellules des crêtes neurales sont spécifiées au niveau des bords latéraux de la plaque neurale. En haut : les cellules des crêtes neurales (en vert) sont spécifiées sur les bords de la plaque neurale (en bleu) où les niveaux de BMP sont juste assez élevés pour empêcher une spécification en plaque neurale. Au centre : formation des bourrelets ou replis neuraux qui transportent ces cellules au niveau des crêtes dorsales du tube neural à partir desquelles elles vont bientôt émigrer (en bas).

A FIGURE 32. Origine des crêtes neurales. D'après WOLPERT et al. (2017).

b. Au niveau mésodermique : l'individualisation progressive de territoires variées

a. La formation d'un axe squelettique sous-neural provisoire : la chorde

C(h)orde = Notoc(h)orde :		
O(II)OIGE = NOTOC(II)OIGE.		
İ		
İ		Į.
1		
İ		I

Son importance systématique ne doit pas être mésestimée : c'est un caractère dérivé qui définit le phylum des Chordés.

Chez la plupart des Vertébrés, elle disparaît chez l'adulte ; en l'occurrence, chez les Amphibiens, elle disparaît lors de la métamorphose.

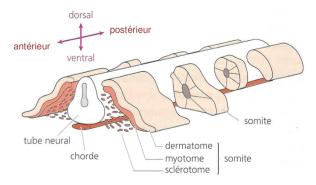
Notons que c'est aussi un **centre inducteur important** pour les **somites** alentour et le **tube neural** sus-jacent.

La chorde se forme par individualisation du mésoderme chordal (= axial) situé au centre des masses mésodermiques héritées de la gastrulation.

β. La formation de masses métamérisées dans le mésoderme para-axial dorsal : les somites (qui progressivement se régionalisent)

Somites :		
Métamérie :		

Leur formation implique **l'individualisation du mésoderme para-axial** et sa **segmentation antéropostérieure en tronçons**.



A FIGURE 33. <u>Différenciation des somites (neurulation et organogenèse s. str.)</u>.

D'après DARRIBÈRE (2002).

Fin de neurulation :

- Sclérotome :

- Myotome :

- Dermatome :

γ. L'initiation de l'individualisation du mésoderme des pièces intermédiaires

Pièces intermédiaires :

→ Blastèmes rénaux :

δ. La formation d'une cavité liquidienne, le cœlome, limitée par un péritoine (somatopleure + splanchnopleure) au niveau du mésoderme des lames latérales

Cœlome :

NB Paroi = péritoine

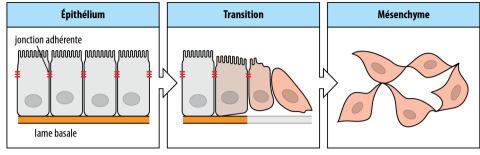
→ cavité générale de l'adulte

NB Splanchnopleure = Somatopleure =

→ Crêtes génitales :

ε. La formation de nombreux mésenchymes et d'une ébauche cardiaque

Mesenchyme :	
Transition épithélio-mésenchymateuse :	
•	



Transition épithélio-

mésenchymateuse. La conversion d'un épithélium en un mésenchyme à l'organisation plus lâche est courante au cours de l'embryogenèse. Elle implique la disparition des jonctions adhérentes entre cellules épithéliales voisines, le détachement des cellules de la lame basale et leur conversion par étapes en cellules mésenchymateuses individuelles ou peu adhérentes entre elles.

A FIGURE 34. Les mésenchymes et leur origine épithéliale. D'après WOLPERT et al. (2017).

Exemple de mésenchymes :

NB Formation progressive du cœur

- c. Au niveau endodermique
- a. Chez les Urodèles uniquement : la fermeture endodermique de l'archentéron
- **β.** Chez tous les Amphibiens : en fin de neurulation, la réouverture de l'anus qui confirme la deutérostomie (bouche pas encore ouverte)
- d. Bilan: le bourgeon caudal, un embryon triploblastique, cœlomate, deutérostomien, épineurien, métamérisé et organisé autour des axes définitifs de polarité (dos/ventre; droite/gauche; avant-arrière)
 - Enfin de neurulaiton, bourgeon caudal (figure 30) :
 - triblastique =
 - cœlomate =
 - deutérostomien =
 - épineurien =
 - métamérisé =

- Organisé autour des axes définitifs de polarité :
 - 0
 - 0
 - 0
- 2. Devenir des tissus et territoires primordiaux lors de l'organogenèse au sens strict... et après!
- a. Une mise en place d'organes fonctionnels lors de l'organogenèse (s. str.) aboutissant au têtard...



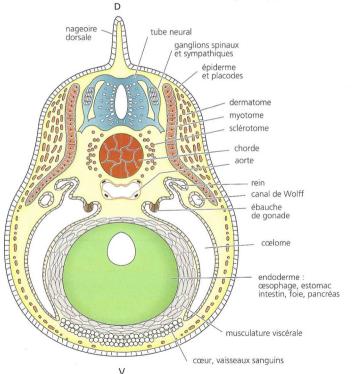


FIGURE 35. Coupe transversale d'un embryon lors de l'organogenèse au sens strict.

D'après DARRIBÈRE (2002).

Hors programme!



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

	Feuillet	Structure pendant l'organogenèse au sens large	Structure dans le plan d'organisation adulte
		555 181.95	
	<u> </u>	<u> </u>	

b. ... qui s'achève et est remaniée après éclosion, lors de la métamorphose, [limite programme]

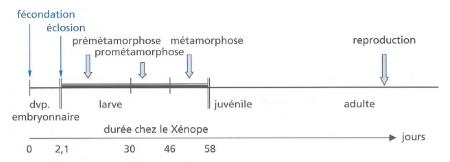


FIGURE 36. <u>Le développement post-embryonnaire des Amphibiens</u>.

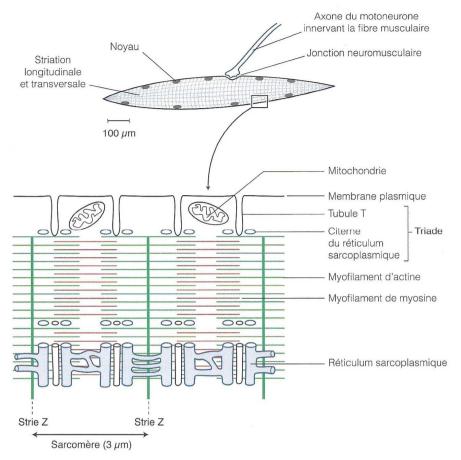
D'après PEYCRU *et al.* (2002).

3. Une organogenèse (s. l.) où s'opère la différenciation des cellules : l'exemple de la CMSS

Différenciation :		

Capacités exigibles

- ✓ Présenter un exemple de différenciation cellulaire, ainsi que les évènements génétiques associés (exemple préconisé : la différenciation du myocyte squelettique).
- √ Transposer le modèle établi à d'autres cas de différenciation cellulaire à partir de documents.
- a. Un exemple de cellule différenciée : la cellule musculaire striée squelettique

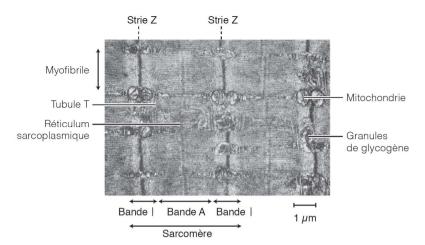


A FIGURE 37. La cellule musculaire striée squelettique : quelques rappels.

D'après SEGARRA et al. (2014).

Bien entendu, vous devez **revoir** et **maîtriser** l'ensemble des **informations vues au sujet de la cellule musculaire striée squelettique** dans le cours de **première année** (chapitre 1 sur la cellule eucaryote) et le cours de **seconde année** (chapitre 5 sur le métabolisme). Vous devez aussi en maîtriser la microscopique optique ou électronique (*cf.* TP 1.1. + figure 38).

N'oubliez pas de parler du développement dans le cas d'un sujet général sur le muscle !



A FIGURE 38. <u>La cellule musculaire striée squelettique : rappel de l'ultrastructure (MET)</u>.

D'après SEGARRA *et al.* (2014).

b. Les modalités de la mise en place des muscles (myogenèse) et notamment des CMSS

a. La myogenèse, un processus qui s'opère à partir de cellules-souches lors du développement embryonnaire... mais aussi lors du développement postembryonnaire et même à l'âge adulte

Myogenèse :	

β. Les muscles embryonnaires, des structures ayant une origine somitique : le

La notion de cellule-souche est explicitée dans la partie II.

γ. La myogenèse embryonnaire, un processus séquentiel

myotome

4	
DETERMINATION	DIFFERENCIATON

Détermination

1.

*Les futurs myoblastes pas encore déterminés à le devenir peuvent être appelés précurseurs mésodermiques des myoblastes (ou encore progéniteurs mésodermiques des myoblastes). Les myoblastes sont des cellules-souches qui sont engagées (« déterminées ») dans la voie musculaire mais ne montrent aucun signe visible de différenciation.

- 2.
- 3.
- 4.

Différenciation au sens strict

- 5.
- 6.
- 7.

Parallèlement, on observe la mise en place de cellules associées (tissu conjonctif, neurones, vascularisation...) aux CMSS.

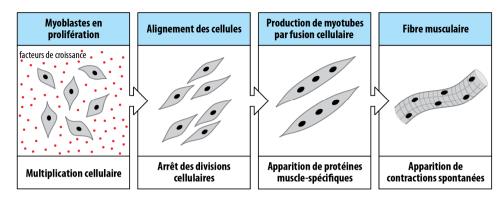


A FIGURE 39. Étapes de la différenciation musculaire. D'après SEGARRA et al. (2014).

i. Une détermination des myoblastes qui migrent vers le lieu de différenciation

Les *cellules-souches engagées dans la différenciation mais qui n'en manifestent encore aucune caractéristique visible* peuvent être appelées *cellules déterminées*. lci, ce sont des *myoblastes*.

ii. Une différenciation (au sens strict) qui, à partir de myoblastes regroupés, aboutit à la formation d'un myotube puis d'une CMSS



A FIGURE 40. La différenciation musculaire: une autre vision. D'après Wolpert et al. (2017).

c.La différenciation, un processus qui aboutit à un blocage du cycle cellulaire (phase G₀)

Revoir le **cycle cellulaire** (chapitre 5)

E. Des similitudes entre organismes animaux et notamment entre Vertébrés dans les phases initiales du développement embryonnaire

Principe de récapitulation (HAECKEL) :

- Il s'agit d'admettre que l'ordre chronologique d'apparition des états dans le développement correspond à l'ordre d'apparition des états dans l'histoire évolutive des organismes... ce qui peut sembler juste en première approximation, tant les similitudes aux phases précoces de développement embryonnaire sont importantes entre organismes apparentés (figure 41).
- Attention toutefois: le principe de récapitulation présente de très nombreuses contre-preuves et ne doit aujourd'hui pas être considéré comme un absolu, mais simplement une vague approximation.

F. Bilan

✓ Le développement embryonnaire animal se déroule suivant plusieurs étapes continues (segmentation, gastrulation, organogenèse) et permet la mise en place d'un plan d'organisation (larvaire ou juvénile).

- ✓ Dans ses grands traits, cette succession est évolutivement assez conservée chez les Métazoaires et notamment les Vertébrés.
- ✓ Différents mécanismes cellulaires interviennent qui permettent d'expliquer la multiplication des cellules (mitoses), la mobilité des cellules et des ensembles de cellules.

Bilan (adapté du

programme)

- √ L'organogenèse repose sur la différenciation des tissus et des cellules.
- ✓ Des cellules issues par mitose du zygote, donc avec un même génome, se différencient progressivement en fonction de leur position, ce qui aboutit à la formation de territoires, d'organes, de tissus spécialisés occupant une place spécifique dans le plan d'organisation.

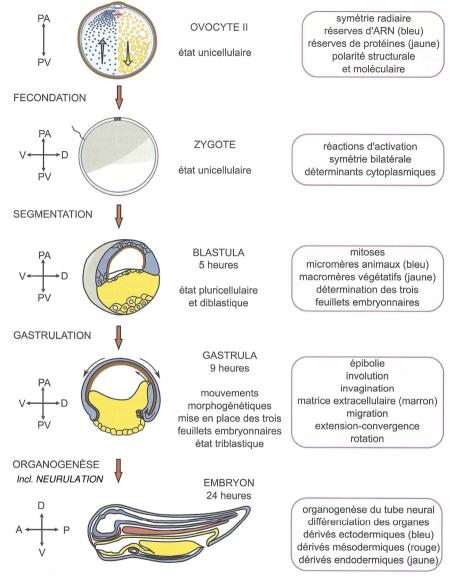
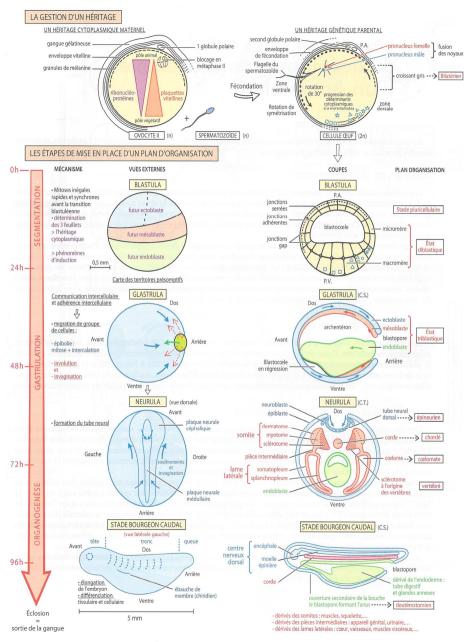


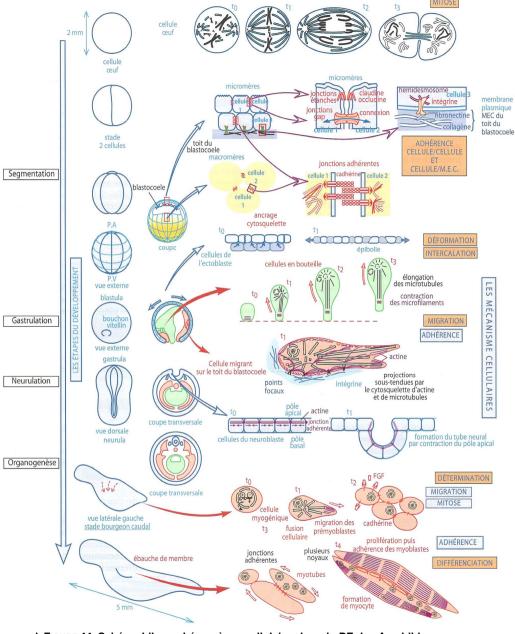
FIGURE DE SYNTHÈSE Représentation schématique des différentes étapes du développement embryonnaire.

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 dorsoventral et antéro-postérieur caractéristique des vertébrés. A : antérieur ; D : dorsal ; P : postérieur ; PA : pôle animal ; PV : pôle végétatif ; V : ventral.



A FIGURE 42. Schéma bilan. D'après PEYCRU et al. (2013).





A FIGURE 44. Schéma bilan: phénomènes cellulaires lors du DE des Amphibiens.

D'après SAINTPIERRE et al. (2017).



A FIGURE 43. Schéma bilan: mise en place du plan d'organisation.

D'après SAINTPIERRE et al. (2017).



▼ TABLEAU V. <u>L'essentiel du développement embryonnaire chez les Amphibiens</u>.

Document de Joseph SEGARRA (Lycée Pierre-Gilles de Gennes, ENCPB, Paris 13), adapté Bleu : plan d'organisation transitoire ; Rouge : plan d'organisation adulte.

Stade	Caractéristiques	Durée (Xénope, 23°C)
		23 0)

II. Contrôle du développement embryonnaire

 Définir et présenter les gènes de développement à partir de l'exemple des gènes homéotiques. Plus globalement, présenter un modèle de lien entre les phénomènes (induction, compétences), les signaux en jeu et l'évolution progressive des cellules au cours du développement embryonnaire. 	Capacités exigibles	des gènes homéotiques. ✓ Plus globalement, présenter un modèle de lien entre les phénomènes (induction, compétences), les signaux en jeu et l'évolution progressive
---	---------------------	---

A. Les principes généraux du déterminisme du développement

- 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement embryonnaire
 - a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation

* à quelques erreurs de réplication près...

Taux admis de mutation :

10⁻⁶ après réplication mais 10⁻⁹ par cycle cellulaire intégrant les corrections.

Revoir le chapitre 5 (Cycle cellulaire)

Expression différentielle des gènes =
→ diversité des types cellulaires.

- b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches
- α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche

Cellule indifférenciée = cellule-souche :	

 β . Des cellules-souches embryonnaires... mais aussi somatiques (chez la larve, le jeune ou l'adulte)

CS embryonnaire :			

CS somatique :	c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécification et une détermination				nt une
Deux caractères constants :	I	Destinée normale	Région B non déterminée	Région B déterminée	Région B spécifiée
Ces deux capacités sont néanmoins d'autant plus poussées qu'on considère les cellules précocement au cours du développement (et particulièrement du développement embryonnaire).	Carte des destinées régionales	Région A	transplantation de la région marquée	transplantation de la région marquée	Culture seule
Les cellules-souches somatiques assurent le développement post-embryonnaire mais aussi des fonctions à <u>l'âge adulte</u> : Motez que, chez les Amphibiens , les capacités de régénération – même à l'âge adulte – son.	Tissu différencié	Région B			→
 étonnantes : des membres entiers peuvent ainsi « repousser » ! γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence, unipotence 	indit		Différenciation de type A an: phénomènes cellu D'après WOLPERT et a	laires lors du DE des	Différenciation de type B Amphibiens.
\rightarrow	Cellule	non déterminée :			
- →	Cellule	spécifiée :			
- →	Cellule	déterminée :			
-		Des cellules souch	es spécifiées / déter	minées qui subisse	ent la
\rightarrow	Cellule	en cours de différenci	ation (sens strict) :		
	Cellule	différenciée :			

Normalement, les **cellules en cours de différenciation (au sens <u>strict</u>)** et les **cellules différenciées** perdent leur capacité proliférative.

- 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposent une induction moléculaire
- a. La notion d'induction : des mécanismes moléculaires qui déterminent et contrôlent la spécification, la détermination et, par voie de conséquence, la différenciation des cellules

Induction :	 		
Í			

A FIGURE 46. Principe de l'induction. D'après DARRIBÈRE (2002).

- b. Un processus qui suppose des cellules inductrices et des cellules compétentes
- α. Les cellules inductrices, cellules initiatrices d'une induction

Cellule inductrice :

β. Les cellules compétentes, cellules capables de répondre à des signaux inducteurs donnés	
Cellule compétente :	
Compétence d'une cellule :	

y. Une compétence contrôlée par...

régulation de la compétence

- pas de récepteur



- pas de transduction du signal



- pas d'activation de la transcription



A FIGURE 47. Exemple d'états induisant la non-compétence de cellules.

D'après DARRIBÈRE (2002).

- i. La présence ou l'absence (ou inactivation) des récepteurs à l'inducteur
- ii. Le bon fonctionnement de la chaîne de transduction du signal
- iii. L'accessibilité des gènes à activer

c. Le principe : les modalités générales de l'induction

- α. Des communications intercellulaires à courte distance...
- i. La communication par émission d'un facteur diffusif agissant sur les cellules-cibles proches selon un gradient de concentration : la paracrinie

A FIGURE 48. Communication paracrine. D'après Wolpert et al. (2017).

ii. La communication par un contact jonctionnel transitoire entre cellules proches (ou avec la matrice) : la juxtacrinie

Juxtacrinie :			

NB Contact cellule-matrice (par intégrines) = possible

Reconnaissance cellulaire

<u>Diffusion d'une substance</u> <u>inductrice entre cytosols adjacents</u>

▲ FIGURE 49. Communication juxtacrine. D'après Wolpert et al. (2017).

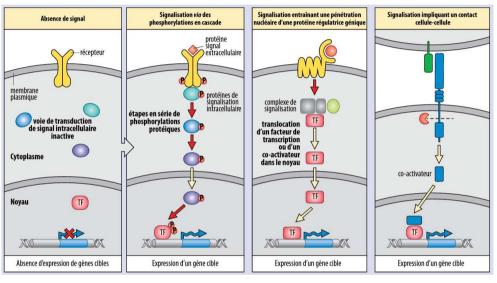
 $\beta. \dots qui \ activent \ des \ voies \ de \ transduction \ (« \ communications \ intracellulaires \ ») \dots$

Transduction :			

Processus impliqués (possiblement) :

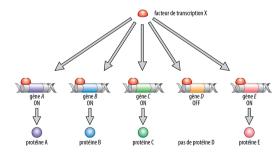
γ.... à l'origine de l'activation ou de l'inactivation de gènes *via* des facteurs spécifiques de transcription...

Revoir le chapitre 4 sur l'expression génétique



A FIGURE 50. <u>Transduction du signal inducteur et contrôle de l'expression génétique</u>.

D'après WOLPERT *et al.* (2017). [pour information ?]



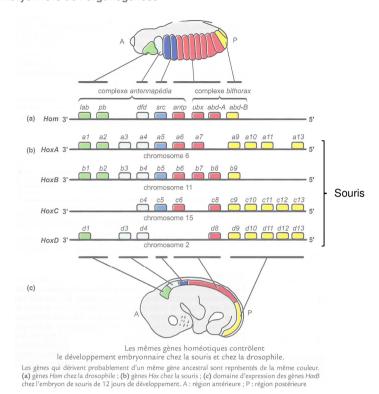
A FIGURE 51. <u>L'activité enhancing ou silencing d'un même facteur spécifique de transcription</u>.

D'après WOLPERT *et al.* (2017).

δ. ... souvent en cascade : des inductions qui se suivent et se succèdent séquentiellement dans le temps et dans l'espace Induction en cascade = cascade d'induction : 3. La diversité des gènes du développement a. Gènes du développement vs. gènes de structure Gène du développement : Gène de structure : b. Quelques exemples de gènes du développement a. Les gènes à effet maternel, des gènes de polarité hérités de l'ovocyte Gènes à effet maternel : Ex. β. D'autres gènes de polarité exprimés lors de la fécondation ou la segmentation (Autres) gènes de polarité : Ex. y. Les gènes homéotiques, des gènes codant des facteurs de transcription responsables du positionnement des structures i. Des gènes délivrant une information de position Gènes homéotiques :

> Le terme « homéotique » vient du fait que, si un tel gène est muté, il induit une homéosis (= homéose), c'est-à-dire la mise en place d'un organe ou d'une structure à un endroit inadéquat de l'organisme.

ii. L'exemple des gènes Hox, responsables de la régionalisation antéro-postérieure de l'embryon lors de l'organogenèse



A FIGURE 52. Les gènes Hox (ou Hom) chez la Drosophile et la Souris. D'après PEYCRU et al. (2017).

Gènes Hox:
→ facteurs spécifiques de transcription
Homéoboîte = boîte homéotique :
Homéodomaine :
Homéogène = gène à homéoboîte :
→ tous produisent des facteurs spécifiques de transcription

Attention:

- Tous les **gènes homéotiques** ne sont <u>pas forcément des homéogènes</u> et ne possèdent donc <u>pas</u> toujours une homéoboîte... même si c'est le cas de **l'immense majorité**.
- Tous les homéogènes ne sont pas des gènes homéotiques.

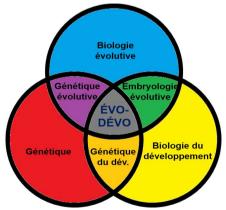
Gènes paralogues = famille multigénique :	

Cluster génique = complexe chromosomique de gènes :

iii. Un autre exemple de gènes homéotiques animaux hautement conservés : les gènes Pax

Gènes Pax (Paired Homebox):

- 4. Des processus d'interactions qui se retrouvent chez tous les Métazoaires voire les 'plantes'
 - a. Des similitudes dans le déterminisme du développement...
- Mécanismes proches chez de nombreux Animaux
- Parallèle possible avec les 'plantes' : phytohormones, gènes homéotiques (modèle ABCDE)
 - b. ... qui ont amené les biologistes à étudier le développement sous l'angle évolutif : l'évo-dévo



A FIGURE 53. La biologie évolutive du développement, une confluence entre évolution, développement et génétique.

D'après M. MANUEL (UPMC Paris 6).

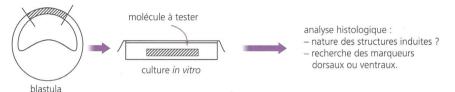
Biologie évolutive du développement = évo-dévo :

De **petites modifications du déterminisme génétique** du **développement** (même sur un seul gène) peuvent **modifier drastiquement** un **plan d'organisation**.

- 5. Quelques méthodes d'étude expérimentale du déterminisme du développement
- a. La mise en culture *in vitro* de portions embryonnaires avec recherches des inducteurs exprimés

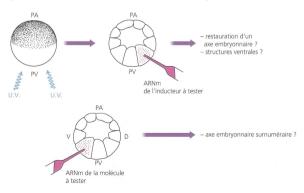
<u>Exemple historique</u>: expériences de **Nieuwkoop en 1969** (revoir figure 12 page 16). (sans recherche des inducteurs à l'époque...)

b. La mise en culture *in vitro* de portions embryonnaires en présence d'inducteurs dont on cherche à identifier le rôle



A FIGURE 54. <u>Culture in vitro avec molécule à tester.</u> D'après DARRIBÈRE (2002).

c. La micro-injection d'ARNm d'un gène inducteur (ou de protéines) dans une cellule pour en déterminer le rôle (surexpression)



A FIGURE 55. <u>Injections d'ARNm dans des blastomères</u>.

D'après DARRIBÈRE (2002).

Le traitement aux UV sert à *perturber la rotation corticale et donc la mise en place de l'axe dorso*ventral, sans qu'on en comprenne parfaitement le mode d'action.

d. Des greffes de territoires ou de blastomères déterminés

Exemple historique : expériences de SPEMANN & MANGOLD en 1934 (voir plus loin).

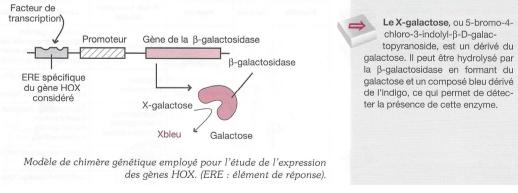
e. Des hybridations *in situ* empêchant des ARNm ou protéines d'agir, ou seulement pour les localiser

Hybridation in situ:

- a. Des sondes anticorps pour bloquer ou localiser des protéines
- (1) <u>Exemple historique</u> : l'expérience de HOLTFRETER (1933). **L'injection massive d'anticorps anti-fibronectine** empêche la **gastrulation** (nuisant à la **migration des cellules mésodermiques**).
 - β. Des sondes antisens (ARN interférents) permettant le blocage de la traduction d'un ARNm (sous-expression du gène) [ou pour les localiser : sondes radioactives]

f. Des OGM exprimant un gène rapporteur ayant même séquence régulatrice que le gène dont on cherche à localiser et dater l'expression

<u>Exemple</u>: le **gène** *Lac Z* de la **bêta-galactosidase** permet, en présence de **X-galactose**, la formation d'un **composé bleu** (figure 56).



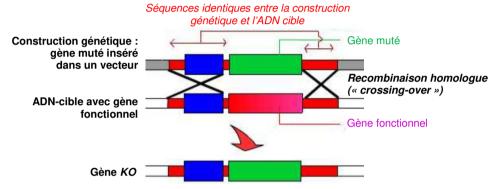
A FIGURE 56. Fonctionnement d'un gène rapporteur : le gène de la bêta-qal.

D'après GODINOT et al. (2010).

g. Des embryons possédant un gène dont on cherche à évaluer la fonction artificiellement éteint par *knock-out* (KO)

Knock-out de gène :			

Une recombinaison homologue est un processus où deux portions d'ADN sont échangées entre deux molécules d'ADN similaires grâce à un enjambement (crossing-over) au niveau de séquences semblables.



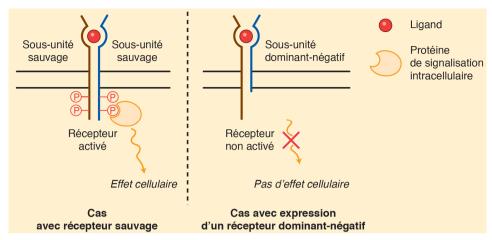
A FIGURE 57. Fonctionnement d'un gène rapporteur : le gène de la bêta-gal.

Document G. FURELAUD (*Planet-vie.ens.fr*), modifié.

h. Des embryons avec des récepteurs modifiés – obtenus par la technique des dominants négatifs – qui annihilent la transduction

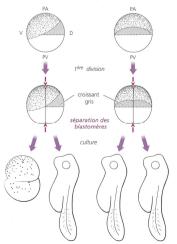
Technique des	s dominants ne	égatifs :		
Variante:				

- → Surexpression du gène (ou de l'ARNm) défectueux par rapport à la version sauvage
- → Activité du gène très réduite ou invalidée



A FIGURE 58. <u>Technique du dominant-négatif appliquée</u> <u>au récepteur d'une molécule inductrice</u>. D'après SEGARRA *et al.* (2014).

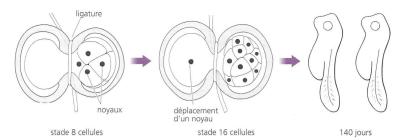
- B. L'induction embryonnaire précoce : l'exemple de l'induction du mésoderme et de sa zonation chez les Amphibiens
- 1. Mise en évidence de certaines modalités de l'induction par des manipulations historiques
- a. Mise en évidence de la totipotence (incomplète...) des jeunes blastomères : expériences de SPEMANN (1903)



≺ FIGURE 59. <u>Première expérience de</u> SPEMANN (1903).

D'après DARRIBÈRE (2002).

Asymétrie du développement. Au stade deux blastomères, les cellules sont séparées. Si le blastomère isolé contient tout ou partie du territoire du croissant gris (croissant dépigmenté), il se développe et produit un embryon. Dans le cas contraire, le blastomère isolé donne une masse de tissus constituée de cellules épidermiques, de mésenchyme et de cellules endodermiques. [D'après Spemann, 1903, 1938.]

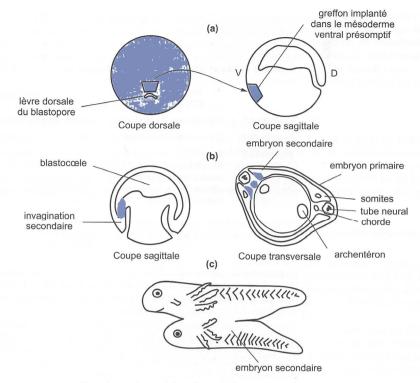


Equivalence des noyaux. Chez l'embryon de triton, une constriction est réalisée après la fécondation de façon à isoler le noyau dans un des compartiments cytoplasmiques. L'œuf se divise d'un côté mais pas de l'autre. Au stade 16 cellules, Spemann libère un peu la ligature de telle sorte qu'un noyau passe du côté non divisé puis serre à nouveau la ligature. 140 jours plus tard, naissent deux têtards, viables. [D'après Spemann 1903. 1938.]

A FIGURE 60. <u>Deuxième expérience de SPEMANN (1903)</u>. D'après DARRIBÈRE (2002).

b. Mise en évidence du rôle dorsalisant de la lèvre dorsale du blastopore lors de la gastrulation : travaux de SPEMANN & MANGOLD (1924)

Déductions :	
-	
-	
-	
Centre inducteur = centre organisateur = organisateur :	



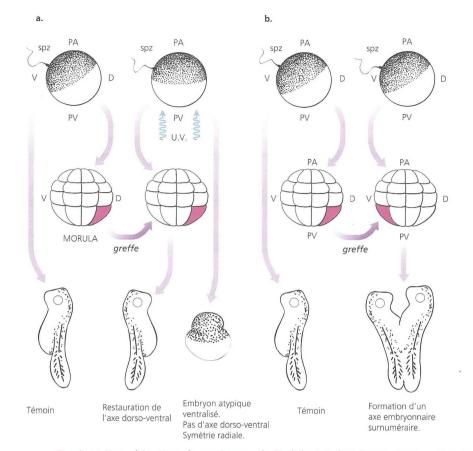
Représentation schématique de l'expérience de Spemann et Mangold.

(a) prélèvement et greffe de la lèvre dorsale du blastopore ; (b) coupes à deux stades du développement, les territoires provenant du greffon sont représentés en bleu. (c) embryon siamois ; D = région dorsale, V = région ventrale.

A FIGURE 61. Expérience de SPEMANN & MANGOLD (1924). D'après PEYCRU et al. (2017).

c. Mise en évidence de l'action inductrice des blastomères végétatifs sur les blastomères animaux

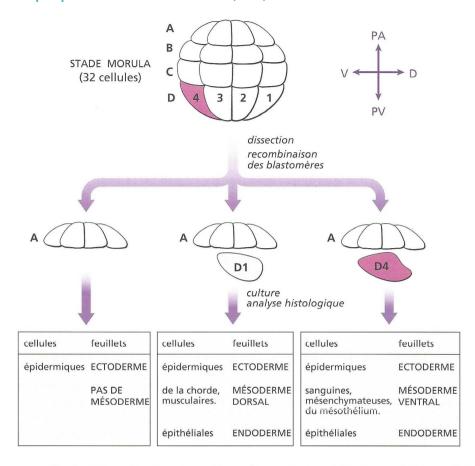
a. Expérience in vivo de GIMLICH & GERHART (1984)



Représentation schématique des expériences de Gimlich et Gerhart (1984, 1986). a. Chez le xénope, le blastomère dorso-végétatif prélevé au stade morula (64 cellules) restaure la polarité dorso-ventrale d'un embryon irradié par les UV. b. Chez le xénope, le blastomère dorso-végétatif transplanté en position ventrale sur une morula receveuse (64 cellules) conduit à la formation d'un axe embryonnaire secondaire. Si le blastomère greffé est marqué par un traceur fluorescent, l'analyse histologique montre que les structures mésodermiques induites sont exclusivement issues des cellules de l'hôte.

A FIGURE 62. Expérience de GIMLICH & GERHART (1984).
D'après DARRIBÈRE (2002).

β. Expérience *in vitro* de DALE & SLACK (1987)

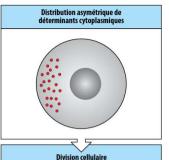


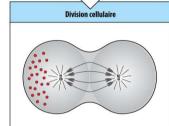
Représentation schématique des expériences de recombinaison de blastomères réalisées par Dale et Slack (1987). Chez le xénope, les blastomères du pôle animal sont associés avec un blastomère végétatif. Chaque recombinaison est cultivée puis l'analyse des tissus obtenus est réalisée sur coupe histologique.

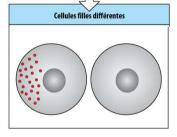
A FIGURE 63. Expérience de DALE & SLACK (1987).
D'après DARRIBÈRE (2002).

2. Les mécanismes (simplifiés) de l'induction mésodermique : une cascade séquentielle d'inductions

a. Un héritage maternel : les déterminants cytoplasmiques de l'ovocyte







Division cellulaire avec distribution asymétrique de déterminants cytoplasmiques. Si une molécule donnée n'est pas distribuée de façon homogène dans le cytoplasme d'une cellule mère, la division cellulaire la répartira de façon inégale entre les deux cellules filles. Plus le déterminant cytoplasmique est localisé en un endroit précis dans la cellule mère, plus il y a de chance qu'il soit affecté à une seule des cellules filles, l'autre ne recevant rien, ce qui conduit à distinguer les deux cellules filles.

✓ FIGURE 64. <u>Répartition des déterminants</u>
<u>cytoplasmiques lors d'une division</u>.

D'après WOLPERT *et al.* (2017).

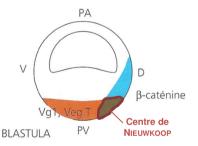
Déterminants	cytop	lasmiques :	
--------------	-------	-------------	--

Dans l'ovocyte avant fécondation :

-

- b. Des événements post-fécondation qui aboutissent à la mise en place du centre organisateur de NIEUWKOOP
- α. Une accumulation végétative (héritée de l'ovocyte) d'ARNm codant des facteurs spécifiques de transcription : *Vg1*, *VegT*
- β. Une rotation des déterminants corticaux (notamment la protéine Dsh) après la fécondation
- γ . Une accumulation de β -caténine au niveau dorso-végétatif au cours de la segmentation, notamment induite par la protéine Dsh
 - La bêta-caténine est une protéine qui a deux grandes fonctions :
 - Protéine de liaison entre cytosquelette et protéines de jonctions intercellulaires (typiquement les cadhérines),
 - Facteur spécifique de transcription.
- δ. Une expression des facteurs de transcription Vg1 et VegT qui induisent l'endodermisation et, là il y a aussi de la β-caténine, le centre de Νιευψκοορ

Centre organisateur de NIEUWKOOP:



A FIGURE 66. <u>Mise en place du centre de NIEUWKOOP.</u>
D'après DARRIBÈRE (2002), adapté.

- c. La mise en place de deux gradients morphogènes le long de l'axe dorsoventral : Nodal vs. FGF
- α . Une production graduée de facteur paracrine Nodal du dos vers le ventre (contrôlée par la β -caténine et Vg1 / VegT)
- β. Une production graduée de facteur paracrine FGF du ventre vers le dos

- d. Deux gradients qui induisent une induction dorso-ventralisée du territoire sus-jacent (zone marginale de l'embryon) en mésoderme
 - a. Une induction de mésoderme par Nodal et les FGF

Centre organisateur de SPEMANN:

β. Une induction dorsalisante par la protéine Nodal (en forte concentration) et la mise en place du centre de Spemann



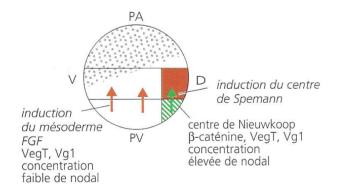
A FIGURE 69. Rôle de la protéine (facteur paracrine) Nodal.

D'après DARRIBÈRE (2002), adapté.

de Nodal

concentration 🛁

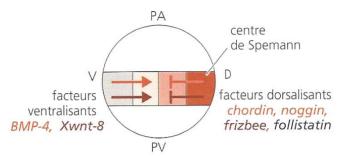
γ. Une induction ventralisante par les FGF et une faible concentration de la protéine Nodal



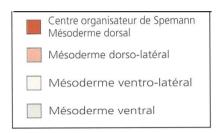
STADE 32 CELLULES \rightarrow BLASTULA MOYENNE Induction de la zone marginale

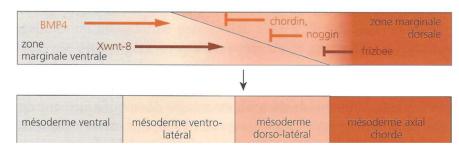
A FIGURE 70. Rôle de la protéine (facteur paracrine) Nodal.
D'après DARRIBÈRE (2002), adapté.

e. Une production de facteurs ventralisants et dorsalisants qui induit l'induction du patron d'organisation mésodermique



STADE BLASTULA → JEUNE GASTRULA Réalisation du patron mésodermique



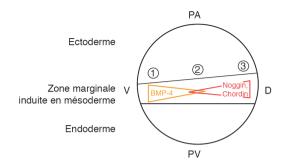


A FIGURE 71. L'induction du patron d'organisation mésodermique.

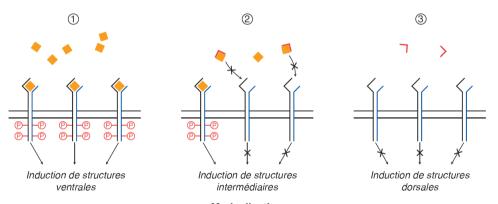
D'après DARRIBÈRE (2002), adapté.

a. La production de facteurs ventralisants au niveau de la zone marginale ventrale : les facteurs paracrines BMP4 et Wnt-8

β. La production de facteurs dorsalisants au niveau de la zone marginale dorsale (centre de Spemann) : les inhibiteurs de facteurs ventralisants Noggin / Chordin et Frizbee

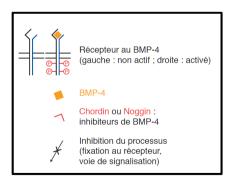


Gradients morphogènes de BMP4 vs. Noggin et Chordin



Mode d'action

Le récepteur au BMP4 est un récepteur membranaire hétérodimérique. La fixation de son ligand induit une voie de transduction. La présence de Noggin et Chordin, <u>inhibiteurs</u> de BMP4, empêche la fixation du BMP4 sur son récepteur. Plus la présence de Noggin / Chordin est élevée, plus le signal BMP4 sera faiblement transduit, ce qui induit la ventralisation ou la dorsalisation.

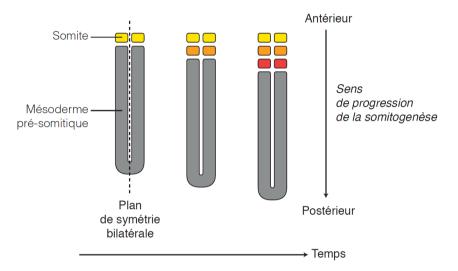


A FIGURE 72. Modèle de fonctionnement des gradients morphogènes induisant le patron mésodermique. D'après SEGARRA et al. (2014).

f. Bilan: une vue d'ensemble de la cascade d'inductions

- C. Le contrôle de l'acquisition de l'identité des territoires lors de l'organogenèse (au sens large) : l'exemple des somites
- 1. La mise en place des somites, un processus antéropostérieur progressif lors de la neurulation et du début de l'organogenèse (s. str.)...
- a. Le mésoderme somitique, une zone embryonnaire qui se structure métamériquement de l'avant vers l'arrière de l'animal

Revoir la figure 33 page 27



A FIGURE 75. La somitisation, un processus progressif qui se déroule de l'avant vert l'arrière.

D'après SEGARRA et al. (2014).

- b. Les somites, des territoires initialement semblables mais déjà spécifiés
- c. Des traces de métamérie qui perdurent dans le plan d'organisation final (vertèbres, nerfs rachidiens)
- 2. ... contrôlé par l'expression séquentielle des gènes Hox
- a. Des gènes paralogues (famille multigénique) organisés en complexes présents sur quatre chromosomes chez les Vertébrés

Revoir la page 43



A FIGURE 73-74. L'induction (spécification, détermination) du mésoderme et de sa régionalisation.

qui suit leur position chromosomique (colinéarité position / expression - Expression des gènes <i>Hox</i> :	n)
>	
>	
Principe de colinéarité	

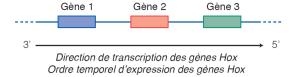
b. Des chromosomes qui s'expriment selon un patron spatial et temporel

Chaque complexe est représenté sur une ligne. Les gènes sont numérotés de 1 à 13. Certains gènes sont absents dans chacun des complexes. Les différentes régions de l'axe antéro-postérieur sont repérées par des couleurs différentes. Les mêmes couleurs sont utilisées pour signifier les limites antérieures d'expression des différents gènes *Hox* selon l'axe antéro-postérieur. Par exemple, les gènes paralogues n°4 et n°5 présentent une limite antérieure d'expression au niveau de la région cervicale.

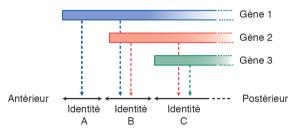
A FIGURE 75bis. Les gènes Hox chez la Souris et la colinéarité entre leur position chromosomique et les structures dont ils contrôlent la mise en place le long de l'axe antéropostérieur. D'après SEGARRA et al. (2014).

c. Des gènes dont l'information de position est délivrée sur un mode combinatoire

Organisation chromosomique des gènes Hox



Patron d'expression spatial des gènes Hox



Chaque gène *Hox* est défini par une limite antérieure d'expression. Chaque région de l'embryon est caractérisée par l'expression d'un ou de plusieurs gènes homéotiques. La combinaison d'expression de ces gènes spécifie ainsi l'identité de la région et la distingue des régions plus antérieure et postérieure.

- A FIGURE 76. Les gènes Hox: des gènes qui agissent en synergie dans la délivrance d'une information de position aux territoires embryonnaires. D'après SEGARRA et al. (2014).
 - d. Des gènes qui codent des facteurs de transcription agissant sur d'autres gènes en aval

Protéines Hox :			

Chaque gène Hox code un facteur de transcription HOX. La combinatoire de ces facteurs active ou réprime des gènes spécifiant l'identité des territoires de l'embryon dans lesquels ils sont régulés. En outre, les facteurs HOX contribuent eux-mêmes au contrôle spatio-temporel de leur expression : auto-activation, activation des gènes plus en 5' du complexe, répression des gènes plus en 3' du complexe.

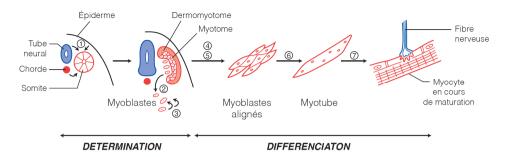
flèches -, +: action respectivement répressive ou activatrice du facteur HOX.

- A FIGURE 77. Les gènes <u>Hox</u>: des gènes générant des facteurs de transcription.

 D'après SEGARRA et al. (2014).
- e. Des gènes activés / réprimés par d'autres signaux inducteurs... et pouvant parfois faire l'objet d'un rétrocontrôle
- D. Le contrôle de la différenciation au sens strict : l'exemple de la cellule musculaire striée squelettique

Capacités exigibles

- ✓ Présenter un exemple de différenciation cellulaire, ainsi que les évènements génétiques associés (exemple préconisé : la différenciation du myocyte squelettique).
- Transposer le modèle établi à d'autres cas de différenciation cellulaire à partir de documents.



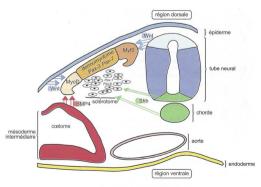
 \Diamond

A FIGURE 78. Modèle simplifié de contrôle génétique de la détermination et de la différenciation des CMSS.

D'après SEGARRA et al. (2014).

Ce modèle est très simplifié et, en réalité, les interactions sont plus nombreuses, plus complexes et encore discutées en fonction des auteurs.

1. Une détermination initiée par des facteurs paracrines produits par les structures environnantes des somites



Les inductions qui contrôlent le développement des somites.

Les tissus environnant les somites sécrètent des molécules inductrices (BMP, Shh, Wnt) qui activent ou répriment des facteurs de transcription de la famille des proteines Pax. Les proteines Pax, à leur tour, contrôlent la transcription de gènes codant des facteurs myogéniques (MyTs, dans les muscles

A FIGURE 79. Inductions contrôlant le développement des somites.

D'après PEYCRU et al. (2017).

- a. Des facteurs paracrines Wnt, Shh et BMP4 produits par le tube neural, l'épiderme, la chorde et le mésoderme intermédiaire
- b. 1° action : une induction des progéniteurs mésodermiques par une activation des facteurs myogéniques à l'origine de la détermination des cellules en myoblastes

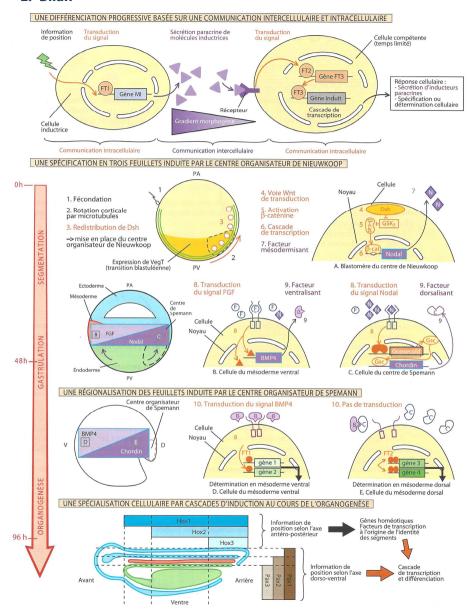
Facteurs myogéniques :		

- c. 2e action : une stimulation de la prolifération cellulaire
- d. 3° action : une activation de gènes homéotiques *Pax* qui semblent délivrer une information de positionnement dorso-ventral des futurs muscles
- 2. Une détermination qui se manifeste ensuite par une migration et une prolifération notamment contrôlées par les facteurs Myf5 et MyoD
- 3. Un « basculement » dans la différenciation manifesté par un arrêt de la multiplication et un agglutinement des cellules : l'effet de commutation en partie contrôlé par MyoD

Commutation :		

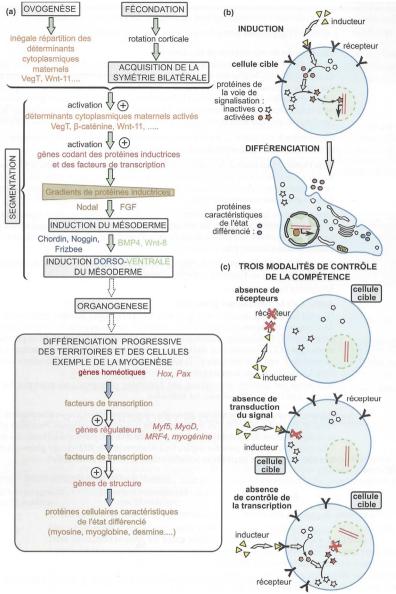
- 4. Une différenciation qui aboutit à la formation de CMSS
- a. Une action des facteurs myogénine et Mrf4 qui induisent la fusion des myoblastes en myotubes et la production de protéines musculaires...
- b. ... aboutissant à une maturation en CMSS fonctionnelles

E. Bilan



A FIGURE 80. Le contrôle du développement embryonnaire : un panorama synthétique.

D'après SAINTPIERRE et al. (2017).



A FIGURE 81. Une autre vision synthétique du contrôle du développement embryonnaire.

D'après PEYCRU et al. (2017).

- (a) L'induction et la différenciation chez le Xénope (exemple du mésoderme)
- (b) Le principe de l'induction
- (c) Le contrôle de la compétence

✓ [La spécialisation cellulaire et la régionalisation de l'organisme sont] contrôlée[s] dans l'espace et dans le temps par des échanges d'informations reposant sur des communications intere et intracellulaires.

Bilan (adapté du programme)

- ✓ Des cascades d'induction spécifient et modulent progressivement la différenciation des cellules et des territoires, modifient les caractéristiques de leurs réponses aux signaux (compétence) et spécifient de proche en proche leur devenir. In fine, ces systèmes d'information interagissent avec des réseaux de gènes, conservés dans l'évolution, dont l'expression est contrôlée par des facteurs de transcription et qui orchestrent le développement embryonnaire.
- ✓ Dans les grandes lignes, ces modèles d'interaction se retrouvent, non seulement chez tous les Animaux, mais aussi chez les 'plantes'.

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 + 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 <u>orienter</u> toutes les représentations et les coupes!

- Embryologie descriptive
- ° 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)

[Revoir la mitose !]

- Gastrulation: vues externes + vues en coupes sagittales (choisir par exemple les Urodèles)
- ° 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)
- Mécanismes cellulaires
- ° Cellules en bouteilles, cellules mésodermiques / MEC, intercalations
- ° Formation du tube neural
- ° Myogenèse (différenciation musculaire)
- Contrôle du développement
- ° Paracrinie
- Juxtacrinie
- [° Techniques d'étude du déterminisme du développement]
- [° Quelques manips historiques ?]
- ° Modèle d'induction du mésoderme
- ° Lien entre gènes Hox et position des structures déterminées
- ° Modèle de contrôle de la myogenèse

Vous devez en outre savoir / pouvoir (en lien avec le TP 3.5) :

- ° 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)
- ° Exploiter des données expérimentales sur le développement

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. 2º édition (1º 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. Á. 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 2º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). Biologie-Géologie BCPSTvéto 1º 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 2º année. Tec & Doc, Lavoisier, Paris.
- FRANQUINET, R. & J. FOUCRIER (2003). Atlas. Embryologie descriptive. Dunod, Paris, 2º édition (1º édition 1998).
- GILBERT, S. F. (coll. S. R. SINGER) (2004). Biologie du développement. Traduction de la 7° édition américaine par S. ROLIN & É. BRACHET (2003). De Boeck, Bruxelles, 2° édition (1° édition 1996).
- GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). Biologie-Géologie 1^{re} 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 colloborateurs (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 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^e édition 2006).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). Biologie tout-en-un BCPST 2º année. Dunod, Paris, 2º édition (1º 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 1^{re} année*. Dunod, Paris, 3^e édition (1^e 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 2º année*. Dunod, Paris, 3º édition (1º 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 (2017). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 4^e édition (1^e édition 2006).
- PEYCRU, P., C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2019). *Biologie et géologie. BCPST 1 et 2. Tout-en-fiches.* Dunod, Paris.
- 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, 2º édition (1º 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, 3° édition (1° édition 2010).
- SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST* 1^{re} et 2^e années. Vuibert, Paris.
- SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). Biologie BCPST 1^{re} année. Ellipses, Paris.

- SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ, C. MEUNIER (2015). Biologie BCPST 2º année. Ellipses. Paris.
- WOLPERT, L., C. TICKLE, A. MARTINEZ ARIAS, P. LAWRENCE, A. LUMSDEN, E. ROBSERTON & J. SMITH (2017). *Biologie du développement. Les grands principes*. Trad. J. FOUCRIER (5^e édition anglaise). Dunod. Paris.

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme Introduction	1 1
À connaître dans l'introduction et les encadrés initiaux	7
I. Développement embryonnaire et acquisition du plan d'organisation chez les Amphibi A. L'acquisition d'une polarité animalo-végétative, d'une polarité dorso-ventrale et symétrie bilatérale lors de la fécondation qui met en jeu deux gamètes Les gamètes, cellules haploïdes actrices de la fécondation 	
a. Le gamète femelle : l'ovocyte des Amphibiens, une cellule polarisée, à symétrie ra	
gorgée de réserves et entourée d'enveloppes protectrices	8
α. Le gamète femelle : un ovocyte secondaire entouré d'enveloppes protectrices	8
i. Un ovocyte bloqué en métaphase II (ovocyte II)	8
ii. Un ovocyte entouré de deux enveloppes protectrices	8
β. Un gamète gorgé de réserves qui seront utilisées lors du DE	9 olovitá
 y. Une distribution asymétrique des constituants cellulaires caractérisée par une p (pôles animal et végétatif) avec la présence de gradients et une symétrie radiaire b. Le spermatozoïde, gamète mâle motile hautement différencié 	10
2. Le zygote, cellule issue de la fécondation possédant une symétrie bilatérale (et cons	
une polarité animalo-végétative)	11
 a. La fécondation, une fusion des cytoplasmes (plasmogamie) suivie d'une mise en co du matériel génétique (amphimixie) par fusion des pronuclei (caryogamie) avec rétabliss 	ement
de la diploïdie	11 cotion
 b. La pénétration du spermatozoïde dans l'ovocyte et ses conséquences immédiates : ré corticale, émission du deuxième globule polaire, caryogamie et rotation d'équilibrat rotation d'orientation) 	
c. 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	13
B. La segmentation ou clivage, étape de divisions cellulaires permettant l'acquisition	
pluricellularité	14
Une étape caractérisée par de nombreuses mitoses et le creusement d'un blastocœle Des divisions totales mais inégales (à partir de la trainième mitose) mettent en place.	14
 Des divisions totales mais inégales (à partir de la troisième mitose) mettant en plac micromères (PA) et des macromères (PV) 	e des 14
3. Une étape caractérisée par une variation du rythme des divisions cellulaires suite à la trai	
blastuléenne	14
Une étape aboutissant à la blastula	14
a. La blastula, structure pluricellulaire organisée et cohérente	14
b. La blastula, structure contenant des cellules déterminées	15
α. Méthode d'étude de la détermination des cellules blastuléennes	15
β. Résultats : la réalité de la détermination de ces cellules	16
γ. Bilan : la carte des territoires présomptifs	16
C. La gastrulation, étape de mise en place des feuillets embryonnaires avec acquisiti	on de 18
l'état triploblastique et de la polarité antéro-postérieure 1. Une étape caractérisée par d'importants mouvements morphogénétiques	18
a. Mise en évidence de la gastrulation : techniques des marques colorées (VOGT, 19	
observations externes ou de coupes	18
b. La formation et l'évolution d'un orifice dorsal lors de la gastrulation : le blastopore	19
α. Les différents stades de la gastrulation basés sur la forme du blastopore	19
β. Un blastopore qui détermine la position de l'anus : la deutérostomie (qui sera con	firmée
lors de la neurulation)	19
c. Les principales étapes de la gastrulation et les mouvements associés	19

mésoderme β. Le stade « fer à cheval »	ion du 19 19
 i. Des mouvements variés et conjoints : poursuite de l'invagination du mésoderme embolie de l'endoderme entraîné] + glissement du mésoderme sur le toit du blasto 	[avec cœle +
début d'épibolie de l'endoderme / extension convergence	20
ii. La formation de l'archentéron et la résorption progressive du blastocœle iii. Une rotation associée de l'axe animalo-végétatif	20 20
y. Le stade « bouchon vitellin » : achèvement des mouvements morphogénétiques (a	-
de rotation de l'axe animalo-végétatif chez les Urodèles)	20
δ. Le stade « fente blastoporale » : oblitération transitoire du blastopore (et fin de r	otation
animalo-végétatif chez les Anoures)	21
2. Une étape aboutissant à un embryon triblastique comportant les axes de polarité défin	
l'embryon (et de l'adulte)	21
a. Un organisme triblastique (= triploblastique) : trois feuillets embryonnaires	21
 b. Des axes de polarité définitifs en place 3. Une étape impliquant des processus cellulaires cytosquelette-dépendants : déformation 	21
cellules, mobilité des cellules et leur interaction avec la matrice	22
a. L'initiation de la gastrulation : le rôle des cellules en bouteille dans la formation du blas 22	
b. La migration des cellules mésodermiques sur le toit du blastocœle : une déformation	n des
cellules assurant leur avancée couplée à un ancrage matriciel transitoire	22
α. Mise en évidence expérimentale du rôle de la matrice extracellulaire dans la migra	ion du
mésoderme	22
β. Modalités de migration des cellules mésodermiques : un modèle explicatif	23
c. L'épibolie et l'extension-convergence : des mouvements notamment dus à des phénor	
d'intercalations cellulaires α. L'épibolie : un processus dû à une intercalation radiale de cellules	23 24
 β. L'extension-convergence : un processus dû à une intercalation médio-latérale de centres 	
p. 2 extension convergence . un processus du a une intercaration medio laterale de c	
Descriptions and the second se	24
y. Des phénomènes impliquant là encore des interactions cellule-cellule et cellule-m	
γ. Des prienomenes impliquant la encore des interactions cellule-cellule et cellule-mainsi que la déformation et la migration cellulaires	
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryon	atrice, 24 nnaire
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryo aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens)	atrice, 24 nnaire 24
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombre	atrice, 24 nnaire 24 reuses
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome)	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryoi aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombi structures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale	nnaire 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryoi aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombi structures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon	ratrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26 26
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nomb structures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale »	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26 26 26
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26 26 26 26 on des
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombs structures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formatic crêtes neurales	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26 26 26 on des 26
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombe structures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formation	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26 26 26 on des 26
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formatic crêtes neurales iv. Le stade « bourgeon caudal » (tail bud) : début de céphalisation et de mise en pla placodes hypophysaires β impliquant là encore la déformabilité des cellules (cytosquelette-dépendante)	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26 26 26 26 on des 26 ce des 26 26
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formation crêtes neurales iv. Le stade « bourgeon caudal » (tail bud) : début de céphalisation et de mise en pla placodes hypophysaires β impliquant là encore la déformabilité des cellules (cytosquelette-dépendante) b. Au niveau mésodermique : l'individualisation progressive de territoires variées	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26 26 26 20 des 26 ce des 26 26 26 26 27
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formation crêtes neurales iv. Le stade « bourgeon caudal » (tail bud) : début de céphalisation et de mise en plate placodes hypophysaires β impliquant là encore la déformabilité des cellules (cytosquelette-dépendante) b. Au niveau mésodermique : l'individualisation progressive de territoires variées α. La formation d'un axe squelettique sous-neural provisoire : la chorde	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 sal) en 24 26 26 26 20 des 26 26 ce des 26 26 26 27 27
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formatic crêtes neurales iv. Le stade « bourgeon caudal » (tail bud) : début de céphalisation et de mise en pla placodes hypophysaires β impliquant là encore la déformabilité des cellules (cytosquelette-dépendante) b. Au niveau mésodermique : l'individualisation progressive de territoires variées α. La formation d'un axe squelettique sous-neural provisoire : la chorde β. La formation de masses métamérisées dans le mésoderme para-axial dorsal : les s	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 26 26 26 26 26 ce des 26 26 26 27 27 omites
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formatic crêtes neurales iv. Le stade « bourgeon caudal » (tail bud) : début de céphalisation et de mise en plat placodes hypophysaires β impliquant là encore la déformabilité des cellules (cytosquelette-dépendante) b. Au niveau mésodermique : l'individualisation progressive de territoires variées α. La formation d'un axe squelettique sous-neural provisoire : la chorde β. La formation de masses métamérisées dans le mésoderme para-axial dorsal : les s (qui progressivement se régionalisent)	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 cal) en 24 26 26 26 26 ce des 26 26 26 26 26 27 27 omites
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formatic crêtes neurales iv. Le stade « bourgeon caudal » (tail bud) : début de céphalisation et de mise en plate placodes hypophysaires β impliquant là encore la déformabilité des cellules (cytosquelette-dépendante) b. Au niveau mésodermique : l'individualisation progressive de territoires variées α. La formation d'un axe squelettique sous-neural provisoire : la chorde β. La formation de masses métamérisées dans le mésoderme para-axial dorsal : les s (qui progressivement se régionalisent) γ. L'initiation de l'individualisation du mésoderme des pièces intermédiaires	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 cal) en 24 26 26 26 26 ce des 26 26 26 26 27 27 omites 27
ainsi que la déformation et la migration cellulaires D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryor aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombistructures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) a. Au niveau ectodermique : une mise en place de l'épineurie (système nerveux dors région dorsale α. Des processus morphogénétiques dans la partie dorsale de l'embryon i. Le stade « plaque neurale » : plaque neurale et bourrelets neuraux ii. Le stade « gouttière neurale » iii. Le stade « tube neural » : formation et enfouissement du tube neural puis formatic crêtes neurales iv. Le stade « bourgeon caudal » (tail bud) : début de céphalisation et de mise en plat placodes hypophysaires β impliquant là encore la déformabilité des cellules (cytosquelette-dépendante) b. Au niveau mésodermique : l'individualisation progressive de territoires variées α. La formation d'un axe squelettique sous-neural provisoire : la chorde β. La formation de masses métamérisées dans le mésoderme para-axial dorsal : les s (qui progressivement se régionalisent)	atrice, 24 nnaire 24 reuses 24 cal) en 24 26 26 26 26 ce des 26 26 26 26 27 27 omites 27

 c. Au niveau endodermique α. Chez les Urodèles uniquement : la fermeture endodermique de l'archentér β. Chez tous les Amphibiens : en fin de neurulation, la réouverture de l'anus deutérostomie (bouche pas encore ouverte) d. Bilan : le bourgeon caudal, un embryon triploblastique, cœlomate, c épineurien, métamérisé et organisé autour des axes définitifs de polarit droite/gauche ; avant-arrière) 2. Devenir des tissus et territoires primordiaux lors de l'organogenèse au sens st 29 	qui confirme la 29 deutérostomien, é (dos/ventre; 29
a. Une mise en place d'organes fonctionnels lors de l'organogenèse (s. str.)	aboutissant au 29
têtard b qui s'achève et est remaniée après éclosion, lors de la métamorphose, [<i>lim</i>	
 Une organogenèse (s. l.) où s'opère la différenciation des cellules : l'exemple a. Un exemple de cellule différenciée : la cellule musculaire striée squelettique Les modalités de la mise en place des muscles (myogenèse) et notamment α. La myogenèse, un processus s'opère à partir de cellules-souches lors du embryonnaire mais aussi lors du développement post-embryonnaire et mêm 	des CMSS 32 développement ne à l'âge adulte 32
β. Les muscles embryonnaires, des structures ayant une origine somitique : l	
 γ. La myogenèse embryonnaire, un processus séquentiel i. Une détermination des myoblastes qui migrent vers le lieu de différenciat 	33 ion 33
ii. Une différenciation (au sens strict) qui, à partir de myoblastes regroup	
formation d'un myotube puis d'une CMSS	33
c. La différenciation, un processus qui aboutit à un blocage du cycle cellulaire	
E. Des similitudes entre organismes animaux et notamment entre Vertébrés da	•
initiales du dévelonnement embryonnaire	
initiales du développement embryonnaire F. Bilan	34 34
F. Bilan	34
F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire	-
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement 	34 37 37
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 	34 37 37 at embryonnaire
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation 	34 37 37 st embryonnaire
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 	34 37 37 at embryonnaire
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches 	34 37 37 37 at embryonnaire n 37 37 37
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la lair 	34 37 37 at embryonnaire 37 37 37 rve, le jeune ou 38
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la la l'adulte) 	34 37 37 38 37 37 37 37 37 37 37 38 4, unipotence 38 5 fication et une
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la lat l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécie 	34 37 37 38 at embryonnaire 37 37 37 37 arve, le jeune ou 38 4, unipotence 38 6 fication et une 38
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la lat l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécif détermination 	34 37 37 38 39 39 39
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développemen 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la lat l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécifiétermination d. Des cellules souches spécifiées / déterminées qui subissent la différenciatio 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposer 	34 37 37 38 37 37 37 37 37 37 37 38 4 4 4 4 4 4 5 5 7 7 7 7 7 8 7 8 8 9 8 9 1 9 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la lai l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence. c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécifiétermination d. Des cellules souches spécifiées / déterminées qui subissent la différenciatio 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposer moléculaire a. La notion d'induction : des mécanismes moléculaires qui déterminent es spécification, la détermination et, par voie de conséquence, la différenciation des 	34 37 37 38 39 39 31 39 31 39 31 39 31 31 31 32 33 33 34 35 37 37 37 37 37 37 37 37 37 37 37 37 37
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la la l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécif détermination d. Des cellules souches spécifiées / déterminées qui subissent la différenciatio 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposer moléculaire a. La notion d'induction : des mécanismes moléculaires qui déterminent es spécification, la détermination et, par voie de conséquence, la différenciation de b. Un processus qui suppose des cellules inductrices et des cellules compéten 	34 37 37 37 at embryonnaire 37 37 37 ave, le jeune ou 38 a unipotence 38 fication et une 38 an 39 at une induction 39 at contrôlent la as cellules 39 at es cellules 39 at es 39
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la la l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécif détermination d. Des cellules souches spécifiées / déterminées qui subissent la différenciatio 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposer moléculaire a. La notion d'induction : des mécanismes moléculaires qui déterminent es spécification, la détermination et, par voie de conséquence, la différenciation de b. Un processus qui suppose des cellules inductrices et des cellules compéten α. Les cellules inductrices, cellules initiatrices d'une induction 	34 37 37 37 at embryonnaire 37 37 37 ave, le jeune ou 38 a unipotence 38 fication et une 38 an 39 at une induction 39 at contrôlent la as cellules 39 ates 39 39
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la la l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécif détermination d. Des cellules souches spécifiées / déterminées qui subissent la différenciatio 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposer moléculaire a. La notion d'induction : des mécanismes moléculaires qui déterminent es spécification, la détermination et, par voie de conséquence, la différenciation de b. Un processus qui suppose des cellules inductrices et des cellules compéten 	34 37 37 37 at embryonnaire 37 37 arve, le jeune ou 38 a, unipotence 38 fication et une 38 an 39 at une induction 39 et contrôlent la es cellules 39 attes 39 ucteurs donnés
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées : les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la la l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables : totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécif détermination d. Des cellules souches spécifiées / déterminées qui subissent la différenciatio 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposer moléculaire a. La notion d'induction : des mécanismes moléculaires qui déterminent es spécification, la détermination et, par voie de conséquence, la différenciation de b. Un processus qui suppose des cellules inductrices et des cellules compéten α. Les cellules inductrices, cellules initiatrices d'une induction 	34 37 37 37 at embryonnaire 37 37 37 ave, le jeune ou 38 a unipotence 38 fication et une 38 an 39 at une induction 39 at contrôlent la as cellules 39 ates 39 39
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées: les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la la l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables: totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécifétermination d. Des cellules souches spécifiées / déterminées qui subissent la différenciatio 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposer moléculaire a. La notion d'induction: des mécanismes moléculaires qui déterminent es spécification, la détermination et, par voie de conséquence, la différenciation de b. Un processus qui suppose des cellules inductrices et des cellules compéten α. Les cellules inductrices, cellules initiatrices d'une induction β. Les cellules compétentes, cellules capables de répondre à des signaux ind 	34 37 37 37 at embryonnaire 37 37 37 arve, le jeune ou 38 a, unipotence 38 fication et une 38 an 39 at une induction 39 at contrôlent la as cellules 39 at contrôlent la as cellules 39 at une induction 39 at contrôlent la as cellules 39 at contrôlent la as cellules 39 at contrôlent la as cellules 39 at contrôlent la as cellules 39 at contrôlent la as 39 at contrôlent la as 39 at contrôlent la as 39 at contrôlent la as 39 at contrôlent la as 39 at contrôlent la as 39 at contrôlent la as 39 at contrôlent la
 F. Bilan II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement 37 a. Des cellules qui possèdent toutes un même génome hérité de la fécondation b. Les cellules indifférenciées: les cellules-souches α. Notion de cellule indifférenciée = cellule-souche β. Des cellules-souches embryonnaires mais aussi somatiques (chez la la l'adulte) γ. Une palette de devenirs variables: totipotence, pluripotence, multipotence, c. Des cellules indifférenciées (cellules-souches) qui subissent une spécifétermination d. Des cellules souches spécifiées / déterminées qui subissent la différenciatio 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposer moléculaire a. La notion d'induction: des mécanismes moléculaires qui déterminent espécification, la détermination et, par voie de conséquence, la différenciation de b. Un processus qui suppose des cellules inductrices et des cellules compéten α. Les cellules inductrices, cellules initiatrices d'une induction β. Les cellules compétentes, cellules capables de répondre à des signaux ind γ. Une compétence contrôlée par 	34 37 37 37 at embryonnaire 37 37 arve, le jeune ou 38 a, unipotence 38 fication et une 38 an 39 at une induction 39 at contrôlent la as cellules 39 at es cellules 39 at ucteurs donnés 39 ag

α. Des communications intercellulaires à courte distance…	40
i. La communication par émission d'un facteur diffusif agissant sur les cellules-ci	
proches selon un gradient de concentration : la paracrinie	40
ii. La communication par un contact jonctionnel transitoire entre cellules proches (ou a	ivec
la matrice) : la juxtacrinie	41
β qui activent des voies de transduction (« communications intracellulaires »)	41
γ à l'origine de l'activation ou de l'inactivation de gènes <i>via</i> des facteurs spécifiques	s de
transcription	41
δ souvent en cascade : des inductions qui se suivent et se succèdent séquentiellen	nent
dans le temps et dans l'espace	42
3. La diversité des gènes du développement	42
a. Gènes du développement vs. gènes de structure	42
b. Quelques exemples de gènes du développement	42
α. Les gènes à effet maternel, des gènes de polarité hérités de l'ovocyte	42
β. D'autres gènes de polarité exprimés lors de la fécondation ou la segmentation	42
y. Les gènes homéotiques, des gènes codant des facteurs de transcription responsables	s du
positionnement des structures	43
i. Des gènes délivrant une information de position	43
ii. L'exemple des gènes Hox, responsables de la régionalisation antéro-postérieure	de
l'embryon lors de l'organogenèse	43
iii. Un autre exemple de gènes homéotiques animaux hautement conservés : les gènes	Pax
·	43
 Des processus d'interactions qui se retrouvent chez tous les Métazoaires voire les 'plar 43 	ıtes'
a. Des similitudes dans le déterminisme du développement	43
 b qui ont amené les biologistes à étudier le développement sous l'angle évolutif : l'évo-d 44 	lévo
5. Quelques méthodes d'étude expérimentale du déterminisme du développement	44
a. La mise en culture in vitro de portions embryonnaires avec recherches des inducte	eurs
exprimés	44
b. La mise en culture in vitro de portions embryonnaires en présence d'inducteurs don	t on
cherche à identifier le rôle	44
c. La micro-injection d'ARNm d'un gène inducteur (ou de protéines) dans une cellule pou	r en
déterminer le rôle (surexpression)	44
d. Des greffes de territoires ou de blastomères déterminés	45
e. Des hybridations in situ empêchant des ARNm ou protéines d'agir, ou seulement pour	r les
localiser	45
 α. Des sondes anticorps pour bloquer ou localiser des protéines 	45
β. Des sondes antisens (ARN interférents) permettant le blocage de la traduction d'un AF	≀Nm
(sous-expression du gène) [ou pour les localiser : sondes radioactives]	45
f. Des OGM exprimant un gène rapporteur ayant même séquence régulatrice que le gène d	dont
on cherche à localiser et dater l'expression	45
g. Des embryons possédant un gène dont on cherche à évaluer la fonction artificiellen	nent
éteint par <i>knock-out</i> (KO)	45
h. Des embryons avec des récepteurs modifiés – obtenus par la technique des domina	ants
négatifs – qui annihilent la transduction	46
B. L'induction embryonnaire précoce : l'exemple de l'induction du mésoderme et de	sa
zonation chez les Amphibiens	46
1. Mise en évidence de certaines modalités de l'induction par des manipulations historiques	
a. Mise en évidence de la totipotence (incomplète) des jeunes blastomères : expériences	s de
SPEMANN (1903)	46
b. Mise en évidence du rôle dorsalisant de la lèvre dorsale du blastopore lors de la gastrulati	on:
travaux de Spemann & Mangold (1924)	47

40

c. Le principe : les modalités générales de l'induction

c. Mise en évidence de l'action inductrice des blastomères végétatifs sur les blastomè	
animaux	47
a. Expérience <i>in vivo</i> de GIMLICH & GERHART (1984)	47 48
 β. Expérience <i>in vitro</i> de DALE & SLACK (1987) 2. Les mécanismes (simplifiés) de l'induction mésodermique : une cascade séquenti 	
d'inductions	49
a. Un héritage maternel : les déterminants cytoplasmiques de l'ovocyte	49
b. Des événements post-fécondation qui aboutissent à la mise en place du centre organisat	
de Nieuwkoop	50
α. Une accumulation végétative (héritée de l'ovocyte) d'ARNm codant des facte	
spécifiques de transcription : Vg1, VegT	50
β. Une rotation des déterminants corticaux (notamment la protéine Dsh) après la féconda	tion
	50
 γ. Une accumulation de β-caténine au niveau dorso-végétatif au cours de la segmentation 	
notamment induite par la protéine Dsh	50
δ. Une expression des facteurs de transcription Vg1 et VegT qui induisent l'endodermisat	
et, là il y a aussi de la β-caténine, le centre de NIEUWKOOP	50
 c. La mise en place de deux gradients morphogènes le long de l'axe dorso-ventral : Nodal FGF 	50
α. Une production graduée de facteur paracrine Nodal du dos vers le ventre (contrôlée pa	ar la
β-caténine et Vg1 / VegT)	50
β. Une production graduée de facteur paracrine FGF du ventre vers le dos	51
d. Deux gradients qui induisent une induction dorso-ventralisée du territoire sus-jacent (zo	
marginale de l'embryon) en mésoderme	51
α. Une induction de mésoderme par Nodal et les FGF	51
β. Une induction dorsalisante par la protéine Nodal (en forte concentration) et la mise en pl du centre de SPEMANN	51
y. Une induction ventralisante par les FGF et une faible concentration de la protéine No	-
The induction vontraineante par local of and failed consentiation as la proteins rec	51
e. Une production de facteurs ventralisants et dorsalisants qui induit l'induction du pat	tron
d'organisation mésodermique	52
$\alpha.$ La production de facteurs ventralisants au niveau de la zone marginale ventrale :	
facteurs paracrines BMP4 et Wnt-8	53
β. La production de facteurs dorsalisants au niveau de la zone marginale dorsale (centre	
SPEMANN) : les inhibiteurs de facteurs ventralisants Noggin / Chordin et Frizbee	53
 f. Bilan : une vue d'ensemble de la cascade d'inductions C. Le contrôle de l'acquisition de l'identité des territoires lors de l'organogenèse (au se 	53
large) : l'exemple des somites	54
1. La mise en place des somites, un processus antéropostérieur progressif lors de la neurulai	tion
et du début de l'organogenèse (s. str.)	54
a. Le mésoderme somitique, une zone embryonnaire qui se structure métamériquement	
l'avant vers l'arrière de l'animal	54
b. Les somites, des territoires initialement semblables mais déjà spécifiés	54
c. Des traces de métamérie qui perdurent dans le plan d'organisation final (vertèbres, no	
rachidiens)	55 55
 contrôlé par l'expression séquentielle des gènes Hox Des gènes paralogues (famille multigénique) organisés en complexes présents sur qua 	
chromosomes chez les Vertébrés	55
b. Des chromosomes qui s'expriment selon un patron spatial et temporel qui suit leur posi	
chromosomique (colinéarité position / expression)	
	55
c. Des gènes dont l'information de position est délivrée sur un mode combinatoire	55 55
 d. Des gènes dont l'information de position est delivree sur un mode combinatoire d. Des gènes qui codent des facteurs de transcription agissant sur d'autres gènes en aval 	55
	55 55

 D. Le contrôle de la différenciation au sens strict : l'exemple de la cellule musculaire si squelettique 	triée 56
1. Une détermination initiée par des facteurs paracrines produits par les structures environna	ntes
des somites	57
 a. Des facteurs paracrines Wnt, Shh et BMP4 produits par le tube neural, l'épiderme, la chet le mésoderme intermédiaire 	57
 b. 1º action : une induction des progéniteurs mésodermiques par une activation des fact 	
myogéniques à l'origine de la détermination des cellules en myoblastes	57
c. 2 ^e action : une stimulation de la prolifération cellulaire	57
d. 3e action : une activation de gènes homéotiques Pax qui semblent délivrer une informa	ation
de positionnement dorso-ventral des futurs muscles	57
2. Une détermination qui se manifeste ensuite par une migration et une prolifération notamn	nent
contrôlées par les facteurs Myf5 et MyoD	57
3. Un « basculement » dans la différenciation manifesté par un arrêt de la multiplication e	et un
agglutinement des cellules : l'effet de commutation en partie contrôlé par MyoD	57
4. Une différenciation qui aboutit à la formation de CMSS	57
a. Une action des facteurs myogénine et Mrf4 qui induisent la fusion des myoblastes	
myotubes et la production de protéines musculaires	57
b aboutissant à une maturation en CMSS fonctionnelles	57
E. Bilan	58
L. Dilaii	50
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes Références Plan du chapitre Plan simplifié Plan très simplifié	59 60 61 64 65
•	_

Plan simplifié

Objectifs : extraits du programme 1 Introduction 1
À connaître dans l'introduction et les encadrés initiaux 7
I. Développement embryonnaire et acquisition du plan d'organisation chez les Amphibiens 8 A. L'acquisition d'une polarité animalo-végétative, d'une polarité dorso-ventrale et d'une symétrie bilatérale lors de la fécondation qui met en jeu deux gamètes 1. Les gamètes, cellules haploïdes actrices de la fécondation 2. Le zygote, cellule issue de la fécondation possédant une symétrie bilatérale (et conservant une polarité animalo-végétative) 11 B. 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 14 2. Des divisions totales mais inégales (à partir de la troisième mitose) mettant en place des micromères (PA) et des macromères (PV) 3. Une étape caractérisée par une variation du rythme des divisions cellulaires suite à la transition blastuléenne 4. Une étape aboutissant à la blastula
C. La gastrulation, étape de mise en place des feuillets embryonnaires avec acquisition de l'état triploblastique et de la polarité antéro-postérieure 1. Une étape caractérisée par d'importants mouvements morphogénétiques 2. Une étape aboutissant à un embryon triblastique comportant les axes de polarité définitifs de l'embryon (et de l'adulte) 21 3. Une étape impliquant des processus cellulaires cytosquelette-dépendants : déformation des cellules, mobilité des cellules et leur interaction avec la matrice 22 D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embryonnaire aboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) 24 1. La neurulation, mise en place du tube nerveux dorsal et de nombreuses structures mésodermiques (chorde, métamérie, cœlome) 24 2. Devenir des tissus et territoires primordiaux lors de l'organogenèse au sens strict et après!
 3. Une organogenèse (s. l.) où s'opère la différenciation des cellules : l'exemple de la CMSS 32 E. Des similitudes entre organismes animaux et notamment entre Vertébrés dans les phases initiales du développement embryonnaire 34 F. Bilan
II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement 37 1. Des cellules à un état de différenciation variable au cours du développement embryonnaire 37 2. Des cellules dont la spécification-détermination et la différenciation supposent une induction moléculaire 39 3. La diversité des gènes du développement 42 4. Des processus d'interactions qui se retrouvent chez tous les Métazoaires voire les 'plantes' 43
5. Quelques méthodes d'étude expérimentale du déterminisme du développement 44 B. L'induction embryonnaire précoce : l'exemple de l'induction du mésoderme et de sa zonation chez les Amphibiens 46 1. Mise en évidence de certaines modalités de l'induction par des manipulations historiques 46

2. Les mecanismes (simplifies) de l'induction mesodermique : une cascade si d'inductions	equentielle 49
C. Le contrôle de l'acquisition de l'identité des territoires lors de l'organogenèse	
large) : l'exemple des somites	54
1. La mise en place des somites, un processus antéropostérieur progressif lors de la r	
et du début de l'organogenèse (s. str.)	54
2 contrôlé par l'expression séquentielle des gènes <i>Hox</i>	55
D. Le contrôle de la différenciation au sens strict : l'exemple de la cellule muscul	
squelettique	56
 Une détermination initiée par des facteurs paracrines produits par les structures env des somites 	ironnantes 57
 Une détermination qui se manifeste ensuite par une migration et une prolifération r contrôlées par les facteurs Myf5 et MyoD 	notamment 57
3. Un « basculement » dans la différenciation manifesté par un arrêt de la multiplica agglutinement des cellules : l'effet de commutation en partie contrôlé par MyoD	ation et un 57
4. Une différenciation qui aboutit à la formation de CMSS	57
E. Bilan	58
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes Références Plan du chapitre Plan simplifié	59 60 61 64
Plan très simplifié	65

Plan très simplifié

Objectifs : extraits du programme Introduction	1 1
À connaître dans l'introduction et les encadrés initiaux	7
I. Développement embryonnaire et acquisition du plan d'organisation chez les Amp A. L'acquisition d'une polarité animalo-végétative, d'une polarité dorso-ventrale symétrie bilatérale lors de la fécondation qui met en jeu deux gamètes B. La segmentation ou clivage, étape de divisions cellulaires permettant l'acquisir pluricellularité C. La gastrulation, étape de mise en place des feuillets embryonnaires avec acqui l'état triploblastique et de la polarité antéro-postérieure D. L'organogenèse au sens large, dernière étape du développement embraboutissant au têtard (larve d'Amphibiens) E. Des similitudes entre organismes animaux et notamment entre Vertébrés dans le initiales du développement embryonnaire F. Bilan	et d'une 8 tion de la 14 isition de 18 ryonnaire 24
 II. Contrôle du développement embryonnaire A. Les principes généraux du déterminisme du développement B. L'induction embryonnaire précoce : l'exemple de l'induction du mésoderme zonation chez les Amphibiens C. Le contrôle de l'acquisition de l'identité des territoires lors de l'organogenèse large) : l'exemple des somites D. Le contrôle de la différenciation au sens strict : l'exemple de la cellule muscula squelettique E. Bilan 	46 (au sens 54
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes Références Plan du chapitre Plan simplifié Plan très simplifié	59 60 61 64 65

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

Document produit en février 2019 • Dernière actualisation : janvier 2020. Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com Inspiré très partiellement d'un cours d'ATS Bio (octobre 2015, août 2016)

Je remercie très vivement Frédéric SAURETY et Joseph SEGARRA pour leurs documents de synthèse.

Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/



Ces données sont placées sous licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utili commerciale 4.0 CC BY NC qui autorise la reproduction et la diffusion du docum condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerce

1 1 7 iens 8
1 7
7
ana 0
0
enso
d'une
8
de la
14
on de
18
naire
24
hases
34
34 34
37
37
de sa
46
sens
54
54 striée
54 striée
54
54 striée 56 58
54 striée 56 58
54 striée 56 58 59 60
54 striée 56 58 59 60
54 striée 56 58 59 60
54 striée 56 58 59 60
54 striée 56 58
54 striée 56 58 59 60
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65
54 striée 56 58 59 60 61 64 65