

## VOS OUTILS INTERACTIFS

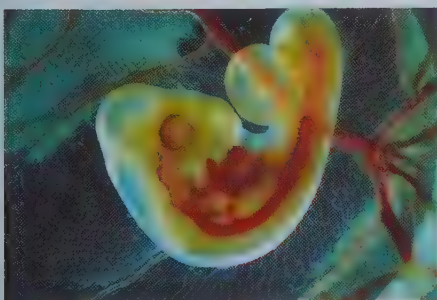


Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

▲ **Figure 47.1** Comment une seule et unique cellule peut-elle engendrer un embryon aussi complexe ?

## CONCEPTS CLÉS

- 47.1 La fécondation et la segmentation amorcent le développement embryonnaire
- 47.2 Chez les animaux, la morphogénèse comporte des modifications touchant la forme, l'emplacement et la survie des cellules
- 47.3 Les déterminants cytoplasmiques et les signaux d'induction régulent la destinée des cellules



▲ Un embryon de poulet.

## Le plan de développement des animaux

L'embryon humain de la **figure 47.1** est âgé de cinq semaines seulement, mais il a déjà franchi un nombre impressionnant d'étapes dans son développement. Son cœur (le point rouge, au centre) a commencé à battre et son tube digestif traverse toute la longueur de son corps. L'encéphale prend forme dans le crâne (en haut, à gauche), tandis que les groupes de tissus précurseurs des vertèbres s'alignent sur le dos.

Grâce aux recherches en embryologie animale, les biologistes savent depuis longtemps que certains stades embryonnaires sont communs à un grand nombre d'espèces animales, comme en témoignent les similitudes de l'embryon humain et de l'embryon de poulet (*Gallus gallus*) sur les photos de cette page. Plus récemment, des expériences ont montré que certains mécanismes d'expression génétique conduisent les cellules embryonnaires vers des fonctions distinctes durant le développement. Même chez les animaux possédant des plans d'organisation corporelle très différents, les mécanismes de développement fondamentaux sont souvent les mêmes, tout comme l'ensemble de gènes régulateurs. Par exemple, le gène qui précise l'emplacement des yeux chez l'embryon de vertébré a une contrepartie dotée d'une fonction presque identique chez la mouche à fruit *Drosophila melanogaster*. En effet, lorsqu'on introduit le gène d'une souris dans un embryon de drosophile, le gène de souris dirige la formation des yeux là où il s'exprimera, quel que soit cet emplacement.

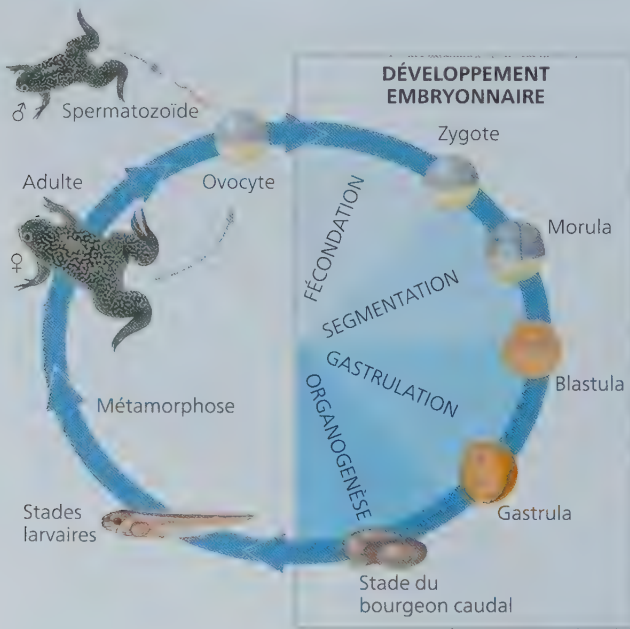
Comme certaines étapes du développement embryonnaire se ressemblent d'une espèce à l'autre, il est souvent possible d'extrapoler à une foule d'autres animaux ce que les études nous apprennent sur un animal en particulier. C'est pourquoi l'étude du développement se prête bien à l'utilisation d'**organismes modèles**,

c'est-à-dire des espèces choisies pour leur facilité d'utilisation en laboratoire. La drosophile (*Drosophila melanogaster*) est l'une de ces espèces : son cycle de vie est court, et les mutants sont faciles à repérer et à étudier (voir les concepts 15.1 et 18.4). Dans le présent chapitre, nous nous concentrerons sur quatre autres organismes modèles : l'oursin, la grenouille, le poulet et le nématode (ver rond). Nous explorerons également certains aspects du développement embryonnaire humain.

Quelle que soit l'espèce étudiée, le cycle de vie d'un animal est marqué par différentes phases de développement (figure 47.2). Chez la grenouille, par exemple, un des stades importants du développement est la métamorphose, durant laquelle la larve (têtard) subit des changements anatomiques radicaux lorsqu'elle se transforme en adulte. D'autres événements du développement ont aussi lieu chez l'animal adulte, par exemple lorsque les gonades adultes se mettent à produire des spermatozoïdes et des ovocytes (gamètes). Dans ce chapitre, toutefois, nous nous concentrerons sur le développement au stade embryonnaire.

Certains stades du développement embryonnaire sont communs à beaucoup d'espèces animales et se déroulent dans un ordre prédéterminé. Le premier stade est la fécondation ; le spermatozoïde fusionne avec l'ovocyte pour former le zygote. Le développement se poursuit avec le stade de la segmentation, durant laquelle une série de divisions cellulaires font du zygote un embryon multicellulaire. Habituellement rapides, les divisions de la segmentation ne sont pas suivies d'une croissance cellulaire. Elles convertissent l'embryon en une sphère creuse de cellules appelée blastula. Ensuite, cette blastula se replie sur elle-même et devient un embryon à trois feuillettes, la gastrula, par un processus appelé gastrulation. Durant l'organogenèse, dernière étape du développement embryonnaire, des modifications locales de la forme des cellules et d'importants déplacements de groupes de cellules généreront les organes rudimentaires à partir desquels les structures adultes pourront croître.

▼ **Figure 47.2** Les phases de développement dans le cycle de vie d'une grenouille.



Pour commencer, nous allons décrire les principaux stades du développement embryonnaire, ceux qu'ont en commun la plupart des animaux. Ensuite, nous examinerons les mécanismes cellulaires et moléculaires qui aboutissent à un animal dans sa forme achevée. Enfin, nous verrons par quel processus les cellules embryonnaires empruntent les voies de différenciation appropriées pour arriver à jouer leur rôle.

CONCEPT **47.1**

## La fécondation et la segmentation amorcent le développement embryonnaire

Nous commencerons notre étude du développement en examinant de plus près les événements de la **fécondation**, c'est-à-dire la formation d'un zygote diploïde à partir d'un ovocyte et d'un spermatozoïde haploïdes.

### La fécondation

Les molécules présentes à la surface de l'ovocyte et les événements qui s'y produisent jouent un rôle crucial à chaque étape de la fécondation. D'abord, le spermatozoïde dissout ou pénètre la couche protectrice qui enveloppe l'ovocyte afin d'atteindre la membrane plasmique. Ensuite, les molécules de surface du spermatozoïde se lient aux récepteurs de surface de l'ovocyte. Cette liaison spécifique prévient l'entrée dans l'ovocyte d'un spermatozoïde provenant d'une autre espèce. Enfin, certaines modifications de la surface de l'ovocyte empêchent la **polyspermie**, c'est-à-dire l'entrée d'autres noyaux de spermatozoïdes dans l'ovocyte. Si la polyspermie avait lieu, il y aurait alors un nombre de chromosomes anormal et potentiellement fatal pour l'embryon.

C'est chez les oursins de mer, un embranchement des échinodermes (voir la figure 33.47), qu'on a effectué le plus d'études sur la fécondation. Les gamètes des oursins sont faciles à recueillir et la fécondation se déroule à l'extérieur du corps. Les chercheurs peuvent ainsi réunir ces gamètes dans de l'eau de mer, en laboratoire, et observer facilement les événements qui accompagnent la fécondation.

### La réaction acrosomiale

Chez les oursins, la fécondation des ovules (ou ovotides) est externe ; elle se produit une fois que leurs gamètes ont été libérés dans l'eau de mer où ils vivent. La couche gélatineuse qui enveloppe l'ovotide exsude des molécules solubles qui attirent les spermatozoïdes, lesquels nagent alors vers l'ovotide. Aussitôt que la tête d'un spermatozoïde entre en contact avec cette couche gélatineuse, les molécules qui composent le revêtement déclenchent la **réaction acrosomiale** dans le spermatozoïde. Comme le montre la **figure 47.3**, ce processus commence lorsque l'**acrosome**, vésicule spécialisée située à l'extrémité antérieure du spermatozoïde, libère des hydrolases. Ces enzymes digèrent partiellement le revêtement gélatineux, ce qui permet au **tubule acrosomial** de se former et de s'allonger pour traverser le revêtement gélatineux de l'ovotide. La pointe du tubule acrosomial est recouverte de molécules protéiques qui se lient

▼ **Figure 47.3** Les réactions acrosomiale et corticale pendant la fécondation chez l'oursin.

Les événements qui suivent l'entrée en contact d'un seul spermatozoïde avec l'ovotide (ovule) ne permettent qu'à un seul noyau de spermatozoïde de pénétrer dans le cytoplasme de l'ovotide.

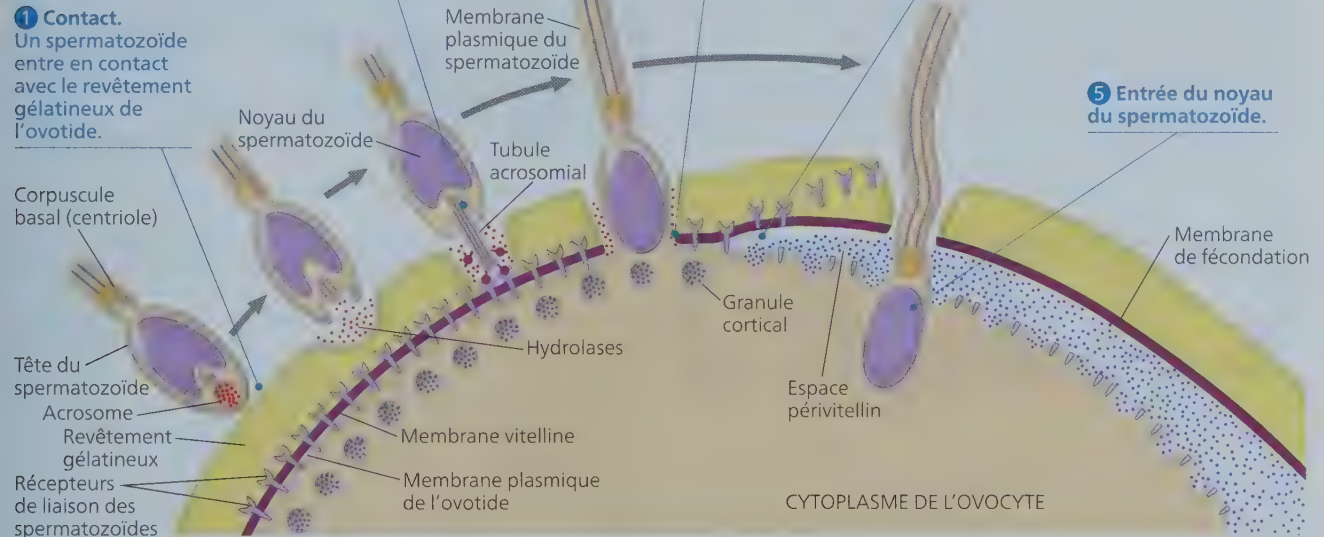
L'icône ci-dessus est un dessin simplifié d'un oursin adulte. Tout au long du chapitre, cet icône d'oursin ainsi que d'autres illustrations représentant une grenouille, un nématode ou un humain indiqueront les animaux dont l'embryon est montré.

**2 Réaction acrosomiale.** Les hydrolases libérées par l'acrosome creusent une ouverture dans le revêtement gélatineux. Le tubule acrosomial s'allonge à partir de la tête du spermatozoïde, perce le revêtement gélatineux et se lie aux récepteurs membranaires de l'ovotide.

**3 Contact et fusion des membranes du spermatozoïde et de l'ovotide.** La fusion déclenche la dépolarisation de la membrane, bloquant rapidement la polyspermie.

**4 Réaction corticale.** Les granules du cortex de l'ovotide fusionnent avec la membrane plasmique. Le contenu libéré incite les récepteurs de liaison des spermatozoïdes à se détacher et provoque la formation d'une membrane de fécondation imperméable aux spermatozoïdes. Cette réaction constitue le blocage lent de la polyspermie.

**5 Entrée du noyau du spermatozoïde.**



à certains récepteurs situés à la surface de l'ovotide. Cette reconnaissance moléculaire du type « clé et serrure » revêt une importance particulière pour les oursins et pour d'autres espèces à fécondation externe, car le milieu aquatique dans lequel les spermatozoïdes et les ovotides sont libérés peut contenir des gamètes provenant d'autres espèces (voir la figure 24.3g).

Cette reconnaissance entre les deux gamètes provoque la fusion de leurs membranes plasmiques. Le noyau du spermatozoïde pénètre alors dans le cytoplasme de l'ovotide par les canaux ioniques ouverts de la membrane de l'ovotide. Les ions sodium ( $\text{Na}^+$ ) diffusent dans la cellule et provoquent la *dépolarisation*, c'est-à-dire une diminution du potentiel de membrane (lequel est la différence de potentiel électrique; voir le concept 7.4). Cette dépolarisation se produit de une à trois secondes après qu'un spermatozoïde s'est attaché à la membrane vitelline. Elle donne lieu au *blocage rapide de la polyspermie* parce qu'elle empêche la liaison d'autres spermatozoïdes avec la membrane plasmique de l'ovocyte.

### La réaction corticale

La dépolarisation de la membrane est très brève (une minute environ), mais elle est suivie d'un changement qui empêche la polyspermie pendant plus longtemps. Ce *blocage lent de la polyspermie* fait intervenir des vésicules logées sous la membrane

plasmique de l'ovotide, dans la partie du cytoplasme appelée *cortex*. Quelques secondes après la liaison d'un spermatozoïde avec l'ovotide, ces vésicules, appelées granules corticaux, fusionnent avec la membrane plasmique de l'ovotide (voir la figure 47.3, étape 4). Ces granules libèrent leur contenu dans l'espace entre la membrane plasmique et la *membrane vitelline* environnante, une structure formée par la matrice extracellulaire de l'ovotide. Les enzymes et les autres granules corticaux déclenchent une *réaction corticale* au cours de laquelle la membrane vitelline s'écarte de la membrane plasmique; la membrane vitelline devient alors une membrane protectrice de la fécondation.

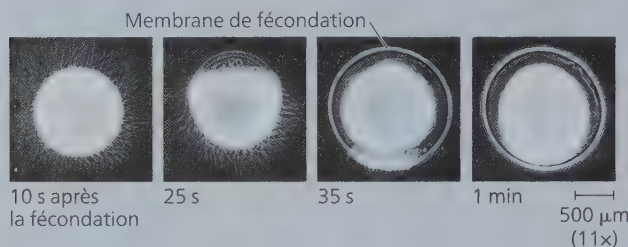
La formation de la membrane de fécondation requiert une forte concentration d'ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) dans l'ovotide. Un changement de la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$  déclencherait-il la réaction corticale? Pour répondre à cette question, des chercheurs ont utilisé un colorant sensible au calcium pour évaluer la répartition du  $\text{Ca}^{2+}$  dans l'ovotide avant et durant la fécondation. Ils ont constaté que le  $\text{Ca}^{2+}$  se disséminait dans l'ovotide en une vague qui correspond à l'apparition de la membrane de fécondation, comme le décrit le texte de la figure 47.4.

D'autres expériences ont montré que la liaison du spermatozoïde avec l'ovotide active une voie de transduction du signal qui déclenche la libération de  $\text{Ca}^{2+}$  dans le cytosol par le réticulum endoplasmique. Sous l'effet de l'augmentation de la

## Existe-t-il une corrélation entre la distribution du $\text{Ca}^{2+}$ dans l'ovotide et la formation de la membrane de fécondation ?

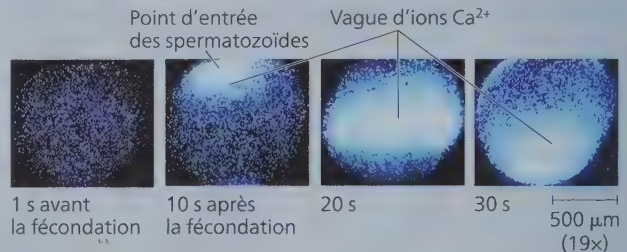
■ **HYPOTHÈSE** ■ Les ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) interviennent dans plusieurs activités physiologiques, notamment dans la fusion des vésicules avec la membrane plasmique durant la libération de neurotransmetteurs, dans la sécrétion d'insuline et dans la formation du tube pollinique des plantes. Les chercheurs ont émis l'hypothèse que les ions  $\text{Ca}^{2+}$  interviennent également dans la formation de la membrane de fécondation.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Les chercheurs ont mélangé des ovotides d'oursin avec des spermatozoïdes. Après avoir attendu de 10 à 60 secondes, ils ont ajouté un fixateur chimique pour fixer les structures cellulaires. Lorsqu'on classe les photomicrographies de chaque échantillon en fonction du moment de la fixation, on obtient les stades de formation de la membrane de fécondation d'un ovotide.



Pour vérifier leur hypothèse, ils ont étudié la libération de  $\text{Ca}^{2+}$  chez l'ovotide d'oursin après la liaison du spermatozoïde. Ils ont injecté dans des ovotides non fécondés un colorant fluorescent qui brille lorsqu'il se lie avec du  $\text{Ca}^{2+}$  libre. Ils ont ensuite ajouté des spermatozoïdes d'oursin et observé les ovotides avec un microscope à fluorescence. Vous pouvez en observer les résultats à droite.

■ **RÉSULTATS** ■ L'augmentation de la concentration cytosolique de  $\text{Ca}^{2+}$  débute au point d'entrée du spermatozoïde et continue telle une vague jusque de l'autre côté de l'ovotide. Peu après le passage de la vague, la membrane de fécondation apparaît.



■ **CONCLUSION** ■ Il y a une corrélation entre la libération de  $\text{Ca}^{2+}$  et la formation de la membrane de fécondation. L'expérience confirme donc l'hypothèse selon laquelle la fusion des granules corticaux est déclenchée par une augmentation de la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$ .

**Sources des données :** R. Steinhardt et coll., Intracellular calcium release at fertilization in the sea urchin egg, *Developmental Biology* 58 : 185-196 (1977) ; M. Hafner et coll., Wave of free calcium at fertilization in the sea urchin egg visualized with fura-2, *Cell Motility and the Cytoskeleton* 9 : 271-277 (1988).

**ET SI ?** ► Imaginons une molécule qui peut s'introduire dans l'ovotide, se lier au  $\text{Ca}^{2+}$  et ainsi en bloquer le fonctionnement. Comment utiliseriez-vous cette molécule pour vérifier l'hypothèse selon laquelle une augmentation de la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$  déclenche la fusion des granules corticaux ?

concentration de  $\text{Ca}^{2+}$ , les granules corticaux fusionnent avec la membrane plasmique. La réaction corticale déclenchée par le  $\text{Ca}^{2+}$  se produit également chez les vertébrés, par exemple les poissons et les mammifères.

### L'activation de l'ovule

La fécondation déclenche et accélère des réactions métaboliques qui ont pour effet d'« activer » l'ovule et de préparer le développement embryonnaire. Par exemple, après l'entrée du spermatozoïde, on observe une augmentation substantielle de la vitesse de la respiration cellulaire et de la synthèse protéique. Peu après, l'ovule et le spermatozoïde fusionnent totalement ; les cycles de la synthèse d'ADN et de la division cellulaire débutent alors.

Mais qu'est-ce qui active l'ovule, exactement ? Une bonne partie de la réponse nous vient d'expériences qui ont montré que chez l'oursin et de nombreuses autres espèces, il est possible d'activer le métabolisme de l'ovule en injectant du  $\text{Ca}^{2+}$  dans un ovule non fécondé, et ce, même en l'absence de spermatozoïdes. Cette découverte a permis aux chercheurs de conclure que l'augmentation de la concentration de  $\text{Ca}^{2+}$  qui provoque la

réaction corticale entraîne aussi l'activation de l'ovule. D'autres expériences ont révélé qu'on peut même activer artificiellement un ovule dont on a enlevé le noyau. Ces observations montrent que les protéines et l'ARNm présents dans le cytoplasme de l'ovule non fécondé suffisent pour activer l'ovule.

Le noyau de l'ovule et le noyau du spermatozoïde ne fusionnent qu'environ 20 minutes après l'entrée du noyau du spermatozoïde dans l'ovule de l'oursin. La synthèse de l'ADN s'amorce à ce moment. Quant à la première division cellulaire, elle a lieu au bout de 90 minutes environ. Ainsi se termine l'étape de la fécondation.

Chez d'autres espèces, la fécondation ressemble à ce qui se passe chez les oursins. Il existe toutefois des différences, par exemple le stade de la méiose atteint par l'ovocyte au moment de la fécondation. Lorsqu'ils sont libérés par la femelle, les ovules (ovotides) des oursins ont terminé la méiose. Dans les ovocytes de beaucoup d'autres espèces, la méiose s'arrête à un certain stade et elle ne reprend qu'après l'entrée d'un spermatozoïde. Les ovocytes humains, par exemple, cessent leur développement à la métaphase de la méiose II jusqu'à l'entrée d'un spermatozoïde (voir la figure 46.11).

## La fécondation chez les mammifères

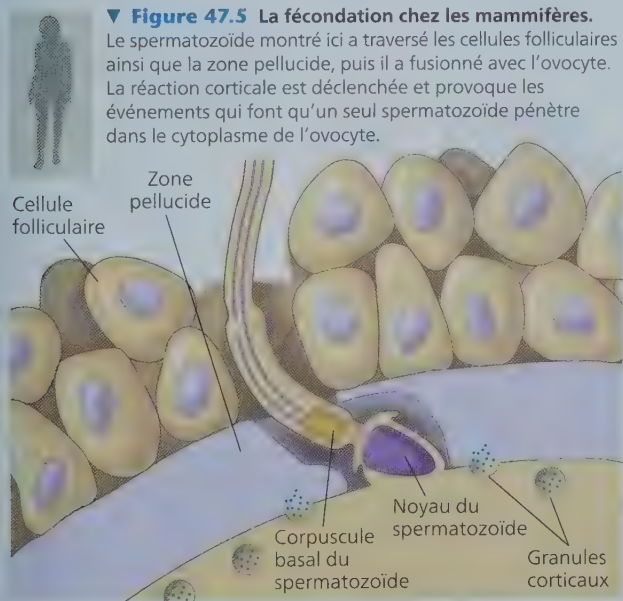
Chez les animaux terrestres, notamment chez les mammifères, la fécondation est interne, ce qui n'est pas le cas chez les oursins et chez la plupart des autres invertébrés marins. Durant et après l'ovulation, l'ovocyte des mammifères est recouvert de cellules folliculaires. Comme le montre la **figure 47.5**, le spermatozoïde doit traverser cette couche de cellules folliculaires pour atteindre la **zone pellucide**, matrice extracellulaire de l'ovocyte, où la liaison d'un spermatozoïde avec un récepteur provoque une réaction acrosomiale qui aide le spermatozoïde à traverser cette zone.

Comme durant la fécondation chez l'oursin, la liaison du spermatozoïde et de l'ovocyte de deuxième ordre, chez les mammifères, provoque des changements à l'intérieur de l'ovocyte. En effet, cet événement déclenche une réaction corticale au cours de laquelle les granules du cortex de l'ovocyte déversent leurs enzymes à l'extérieur de la cellule. Ces enzymes catalysent des modifications de la zone pellucide qui assurent le blocage lent de la polyspermie. (Il ne semble pas y avoir de blocage rapide de la polyspermie chez les mammifères.)

Dans l'ensemble, la fécondation est beaucoup plus lente chez les mammifères que chez les oursins; en effet, la première division cellulaire a lieu de 12 à 36 heures après la liaison du spermatozoïde chez les mammifères, comparativement à environ 1,5 heure chez les oursins. Cette division cellulaire marque la fin de la fécondation et le début de l'étape suivante: la segmentation.

## La segmentation

L'unique noyau d'un ovule nouvellement fécondé renferme trop peu d'ADN pour produire la quantité d'ARN messager (ARNm) dont la cellule a besoin pour fabriquer de nouvelles protéines. Les premières étapes du développement sont donc effectuées par les ARNm et les protéines accumulés dans l'ovocyte durant l'ovogenèse, mais le contenu en ADN demeure malgré tout insuffisant pour la taille de la cellule. Le processus qui remédie à cette lacune est la **segmentation**, une succession rapide de divisions cellulaires qui survient peu après la fécondation.



Durant la segmentation, les cellules passent de la phase S (synthèse d'ADN) à la phase M (mitose) du cycle cellulaire (voir la figure 12.6 pour une description du cycle cellulaire). Les cellules sautent souvent les phases  $G_1$  et  $G_2$  (G pour *gap*, « absence de réplication de l'ADN »), de sorte que la synthèse de protéines est absente ou faible. Il n'y a donc aucune augmentation de la masse. La segmentation divise plutôt le cytoplasme de la grosse cellule fécondée qu'est le zygote en un grand nombre de petites cellules appelées **blastomères**. Puisque chaque blastomère est beaucoup plus petit que le zygote, leur noyau peut fabriquer suffisamment d'ARN pour programmer la suite du développement.

Les cinq à sept premières divisions produisent une sphère creuse de cellules qu'on appelle **blastula**. À l'intérieur de la blastula se forme une cavité pleine de liquide appelée **blastocèle**. Chez certaines espèces, dont les oursins et d'autres échinodermes, le mode de division est uniforme dans tout l'embryon (**figure 47.6**). Par contre, chez d'autres espèces, comme la grenouille, le mode de division est asymétrique, de sorte que le nombre de cellules nouvellement formées ainsi que leur taille diffèrent d'une région à l'autre de l'embryon.

## Le mode de segmentation chez la grenouille

Dans les ovocytes de grenouilles (et de nombreuses autres espèces animales), la concentration des substances de réserve, appelées **vitellus**, est souvent plus forte au **pôle végétatif** de l'ovocyte; elle diminue considérablement à mesure qu'on se rapproche du pôle opposé, appelé **pôle animal**. Comme nous le verrons dans la prochaine section, cette répartition inégale du vitellus fait en sorte que le mode de segmentation et la couleur des hémisphères animal et végétatif sont différents.

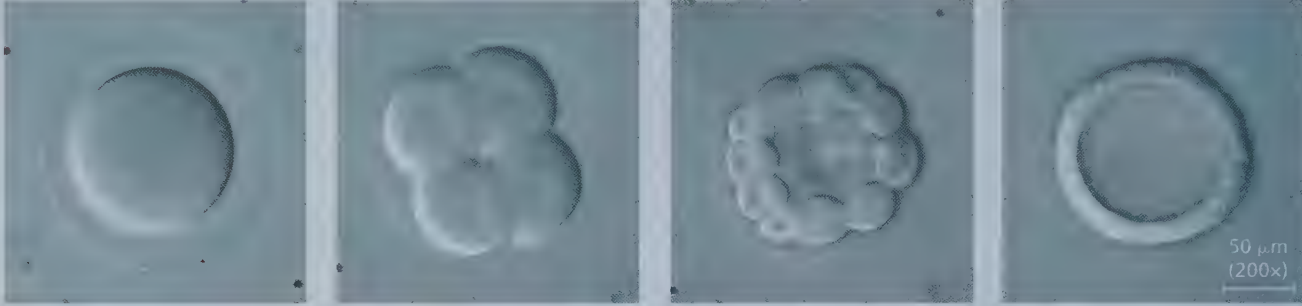
Lorsqu'une cellule animale se divise, un sillon appelé **sillon de segmentation** se creuse dans la surface de la cellule pendant que la cytokinèse divise la cellule en deux (**figure 47.7**). Dans l'embryon de grenouille, les deux premiers sillons de segmentation se creusent parallèlement à la ligne (ou méridien) qui relie les deux pôles. Durant ces divisions, le vitellus, très dense, ralentit le cours de la cytokinèse, de sorte que le premier sillon de segmentation n'a pas encore fini de diviser le cytoplasme vitellin de l'hémisphère végétatif au moment où la deuxième division cellulaire commence. Les deux premières divisions finissent cependant par produire quatre blastomères de taille égale s'étendant chacun du pôle animal au pôle végétatif.

Au cours de la troisième division, l'inégale distribution du vitellus dans l'embryon a des effets sur la taille relative des cellules produites dans les deux hémisphères. Cette division est équatoriale (perpendiculaire à la ligne qui relie les pôles) et produit un embryon à huit cellules (blastomères). Cependant, lorsque chacun des quatre blastomères entre en division, le vitellus autour du pôle végétatif déplace l'appareil mitotique et le sillon de segmentation de l'équateur vers le pôle animal. Par conséquent, les quatre blastomères de l'hémisphère animal sont plus petits que ceux de l'hémisphère végétatif. Cet effet de déplacement du vitellus se poursuit au cours des divisions subséquentes, de sorte que le blastocèle se forme entièrement dans l'hémisphère animal (voir la figure 47.7).

## Les modes de segmentation chez les autres espèces

Bien que le vitellus influence l'endroit où survient la division dans les œufs de grenouilles et d'autres amphibiens, le sillon de segmentation traverse tout de même l'œuf en entier. Chez les

▼ **Figure 47.6 La segmentation d'un embryon d'échinoderme.** La segmentation est constituée d'une série de divisions cellulaires qui transforment le zygote en blastula, c'est-à-dire en une sphère creuse de cellules beaucoup plus petites, appelées *blastomères*. Ces photos prises au microscope photonique montrent les étapes de la segmentation de l'embryon du dollar des sables (ordre des clypéastéroïdes), qui sont presque identiques à celles de l'oursin. Chaque embryon est vu de dessus, le plan focal étant à l'équateur (les cellules que l'on distingue nettement sont donc celles se trouvant dans ce plan).



**(a) Zygote.** On voit ici le zygote peu avant la première division de la segmentation, encore entouré de la membrane de fécondation.

**(b) Stade à quatre blastomères (morula).** On peut observer les vestiges du fuseau mitotique entre les deux paires de cellules qui achèvent la deuxième division de la segmentation.

**(c) Formation de la blastula.** Après des divisions répétées, l'embryon est devenu une sphère multicellulaire encore recouverte de la membrane de fécondation. Le blastocèle a commencé à se former au centre.

**(d) Blastula.** Une seule couche de cellules entoure maintenant le blastocèle agrandi. Bien qu'on ne la voie pas ici, la membrane de fécondation est encore présente.

**HABILETÉS VISUELLES** ► Si l'embryon des images (c) et (d) avait été photographié selon un plan focal à mi-chemin entre l'équateur et l'un des deux pôles, que verrait-on de différent ?

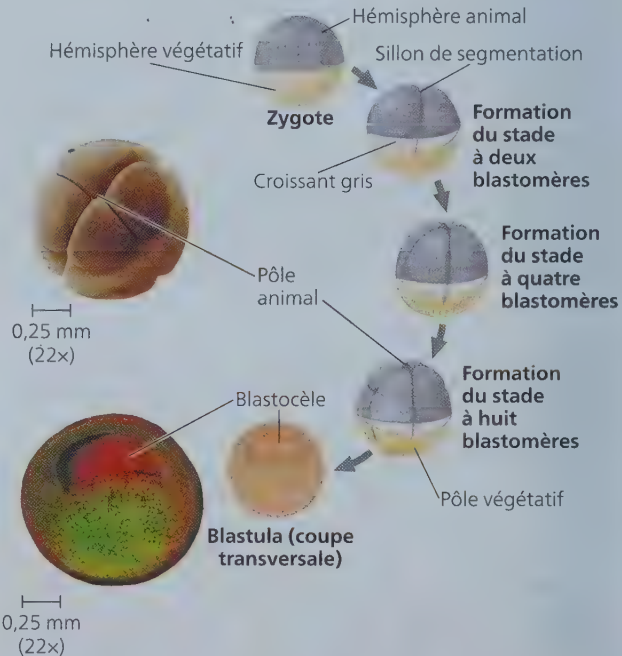


► **Figure 47.7 La segmentation d'un embryon de grenouille.**

Les plans de segmentation des première et deuxième divisions vont du pôle animal au pôle végétatif, mais la troisième division est perpendiculaire à l'axe polaire. Chez certaines espèces, la première division sépare en deux le croissant gris, une région pâle qui apparaît du côté opposé au point d'entrée du spermatozoïde.

**Embryon à huit blastomères (montré à partir du pôle animal).** La présence d'une grande quantité de vitellus déplace la troisième division vers le pôle animal, ce qui produit deux couches de cellules. Ainsi, les quatre blastomères voisins du pôle animal sont plus petits que les quatre autres (MEB, cliché coloré artificiellement).

**Blastula (à partir de 128 blastomères).** Tandis que la segmentation se poursuit, une cavité remplie de liquide, le blastocèle, se forme à l'intérieur de l'embryon. En raison de la division asymétrique, le blastocèle est situé dans l'hémisphère animal. L'illustration et la MEB (montée à partir d'images fluorescentes) montrent toutes deux des coupes transversales d'une blastula d'environ 4 000 cellules.



amphibiens, il s'agit d'une *segmentation holoblastique* (du grec *holos*, « complet »). La segmentation holoblastique s'observe chez beaucoup d'autres groupes d'animaux, dont les échinodermes, les mammifères et les annélides. Chez les animaux dont les œufs contiennent relativement peu de vitellus, le blastocèle se forme au centre et les blastomères ont souvent la même taille, surtout durant les premières divisions (voir la figure 47.6). C'est le cas des humains.

Par contre, dans les œufs des oiseaux, des autres reptiles, des insectes et de nombreux poissons, le volume du vitellus, présent en abondance, influe fortement sur la segmentation. Chez ces animaux, le sillon de segmentation ne peut pas traverser le vitellus, de sorte que la segmentation se produit seulement dans la région qui en est dépourvue. Cette segmentation incomplète d'un œuf riche en vitellus est appelée *segmentation méroblastique* (du grec *meros*, « partiel »).

Chez le poulet et les autres oiseaux, la partie de l'œuf qu'on appelle communément la *jaune* correspond en fait à la totalité de l'ovocyte de deuxième ordre. Les divisions cellulaires ont lieu dans une petite région blanchâtre située au pôle animal. Ces divisions produisent un amas de cellules qui forment les feuilletés inférieur et supérieur. La cavité entre les deux feuilletés est la version aviaire du blastocèle.

Chez *Drosophila* et la plupart des autres insectes, le vitellus est présent dans l'ensemble de l'œuf. Au début du développement, plusieurs divisions mitotiques ont lieu sans qu'il y ait de cytokinèse. Autrement dit, aucune membrane cytoplasmique ne se forme autour des premiers noyaux (ils restent cependant

définis par la membrane nucléaire). Les premières centaines de noyaux se disséminent d'abord dans le vitellus, puis migrent à la périphérie de l'œuf. Après plusieurs autres mitoses, une membrane plasmique se forme autour de chacun des noyaux. L'embryon, qui est devenu l'équivalent d'une blastula, est alors constitué d'une seule couche d'environ 6 000 cellules entourant une masse de vitellus (voir la figure 18.22). Comme le nombre de divisions de segmentation varie d'un animal à l'autre, qu'est-ce qui met fin à l'étape de la segmentation ? Dans la rubrique **Habilités scientifiques**, vous prendrez connaissance d'une étude marquante sur cette question.

## DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

### HABILETÉS SCIENTIFIQUES

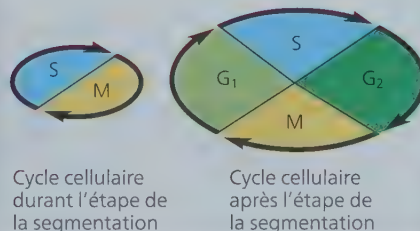
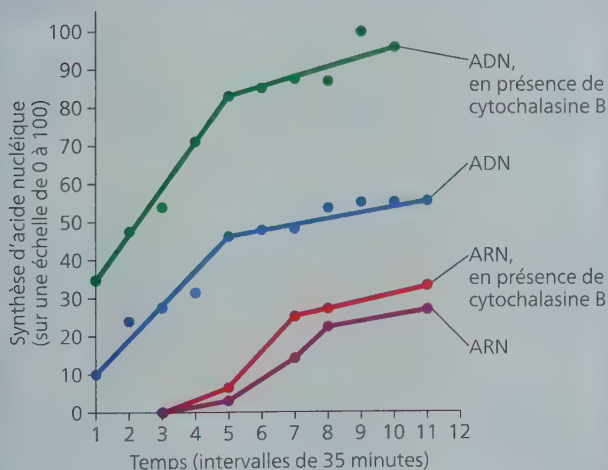
#### Interpréter un changement de pente

#### ■ QU'EST-CE QUI MET FIN À L'ÉTAPE DE LA SEGMENTATION DANS UN EMBRYON DE GRENOUILLE ? ■

Chez un embryon de grenouille à l'étape de la segmentation, le cycle cellulaire comporte essentiellement deux phases : la phase S (synthèse d'ADN) et la phase M (mitose). Toutefois, après la 12<sup>e</sup> division cellulaire, les phases G<sub>1</sub> et G<sub>2</sub> apparaissent ; les cellules grossissent alors et produisent des protéines et des organites cytoplasmiques. Qu'est-ce qui déclenche ce changement ?

■ **MÉTHODE** ■ Les chercheurs ont proposé l'hypothèse qu'un mécanisme de comptage des divisions cellulaires déterminerait le moment où la segmentation prend fin, en postulant que la fin de la segmentation correspondrait à une stabilisation du nombre de cellules (puisque la segmentation est caractérisée par des divisions cellulaires constantes). Pour vérifier cette hypothèse, ils ont fait absorber des nucléosides radioactifs à des embryons de grenouille, en l'occurrence de la thymidine (pour mesurer la synthèse d'ADN) ou de l'uridine (pour mesurer la synthèse d'ARN). Ils ont ensuite appliqué la même procédure, mais en présence de cytochalasine B, une substance chimique qui empêche la division cellulaire en bloquant la formation du sillon de segmentation et la cytokinèse.

#### ■ RÉSULTATS ■



#### INTERPRÉTEZ LES DONNÉES ▼

1. De quelle façon l'utilisation des nucléosides radioactifs permet-elle de mesurer séparément la synthèse d'ADN et la synthèse d'ARN ?
2. Décrivez les changements qui se produisent dans la synthèse à la fin de la segmentation (le temps 5 correspond à la division cellulaire 12) ?
3. En comparant les taux de synthèse d'ADN avec et sans cytochalasine B, les chercheurs ont formulé l'hypothèse que cette toxine augmentait la diffusion de la thymidine dans les embryons. Expliquez leur raisonnement.
4. Les résultats de l'expérience appuient-ils l'hypothèse selon laquelle la fin de la segmentation dépend d'un mécanisme de comptage des divisions cellulaires ? Expliquez votre réponse.
5. Dans une autre expérience, les chercheurs ont perturbé le blocage de la polyspermie et ainsi produit des embryons comportant de 7 à 10 noyaux spermatiques. À la fin de la segmentation, le rapport entre le matériel de chaque noyau et celui du cytoplasme de ces embryons était le même que le rapport observé chez les embryons de type sauvage, mais la segmentation se terminait à la 10<sup>e</sup> division cellulaire plutôt qu'à la 12<sup>e</sup>. Qu'est-ce que cela indique au sujet du moment où la segmentation cesse ?

**Source des données :** J. Newport et M. Kirschner, A major developmental transition in early *Xenopus* embryos: I. Characterization and timing of cellular changes at the midblastula stage, *Cell* 30: 675-686 (1982).

1. Comment la membrane de fécondation se forme-t-elle chez l'oursin ? Quelle est sa fonction ?
2. **ET SI ?** ► Qu'arriverait-il si du  $\text{Ca}^{2+}$  était injecté dans l'ovotide non fécondé d'un oursin ?
3. **FAITES DES LIENS** ► Consultez la figure 12.16, qui illustre la régulation du cycle cellulaire. À votre avis, l'activité du MPF (complexe cycline-Cdk) demeurera-t-elle stable durant la segmentation ? Expliquez votre réponse.

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 47.2

### Chez les animaux, la morphogenèse comporte des modifications touchant la forme, l'emplacement et la survie des cellules

La **morphogenèse** correspond aux deux dernières étapes du développement embryonnaire au cours desquelles les tissus et les cellules se spécialisent pour donner forme à l'animal. Durant la **gastrulation**, des cellules situées à la surface ou près de celle-ci se déplacent vers l'intérieur de la blastula, entraînant la formation de feuillettes cellulaires, puis d'un tube digestif rudimentaire. D'autres transformations surviennent durant l'**organogénèse**, la formation des organes. Nous examinerons ces deux étapes l'une après l'autre.

#### La gastrulation

La gastrulation est un remaniement radical de la blastula qui, de la sphère creuse qu'elle était, devient un embryon tridimensionnel à deux ou trois feuillettes appelé **gastrula**. Les embryons de tous les animaux, et seulement ceux des animaux, subissent une gastrulation. Durant la gastrulation, les cellules se déplacent et se positionnent différemment, souvent au point de changer de voisins. La **figure 47.8** vous aidera à vous représenter ces changements tridimensionnels. Les trois feuillettes issues de la gastrulation sont des tissus embryonnaires qu'on réunit collectivement sous le nom de **feuillettes embryonnaires**. L'**ectoderme** correspond au feuillet externe de la gastrula, tandis que l'**endoderme** tapisse le tube digestif de l'embryon. Chez certains animaux possédant une symétrie radiaire, seuls ces deux feuillettes embryonnaires se forment durant la gastrulation. Ces animaux sont donc dits diploblastes. Les vertébrés et les autres animaux à symétrie bilatérale, eux, sont qualifiés de triploblastes parce que leur embryon comporte un troisième feuillet interne, appelé **mésoderme**, situé entre l'ectoderme et l'endoderme.

#### La gastrulation chez la grenouille

Chaque feuillet embryonnaire participe à l'élaboration d'un ensemble distinct de structures chez l'animal adulte, comme le montre la **figure 47.9**. L'organisation des feuillettes chez l'embryon se reflète souvent chez l'adulte : l'ectoderme forme le système nerveux et l'enveloppe externe du corps ; le mésoderme

donne naissance aux muscles et au squelette ; et l'endoderme tapisse plusieurs organes et conduits. Il existe toutefois de nombreuses exceptions.

La **figure 47.10** montre en détail la gastrulation chez la grenouille. La blastula des grenouilles et autres triploblastes possède une face dorsale (haut) et une face ventrale (bas), un côté gauche et un côté droit, ainsi qu'une extrémité antérieure (avant) et une extrémité postérieure (arrière). Comme on le voit à l'étape ① de la figure 47.10, les mouvements cellulaires qui amorcent la gastrulation se produisent sur la face dorsale de la blastula, à l'extrémité opposée au point d'entrée du spermatozoïde. L'anus de l'amphibien se développe à partir du blastopore, tandis que la bouche se forme à partir de l'autre extrémité de l'archentéron.

#### La gastrulation chez le poulet

Chez l'oiseau, la gastrulation commence lorsque l'embryon comporte deux feuillettes cellulaires (l'**épiblaste** et l'**hypoblaste**) surmontant la masse du vitellus. Toutes les cellules qui formeront l'embryon viennent de l'épiblaste. Au cours de la gastrulation, certaines cellules de l'épiblaste se déplacent vers la ligne médiane, puis se détachent et s'enfoncent en direction du vitellus (**figure 47.11**). L'accumulation de cellules au milieu de la surface, puis vers l'intérieur de l'embryon à partir de la ligne médiane, produit un sillon appelé **ligne primitive**. Certaines de ces cellules se déplacent vers le bas pour former l'endoderme, tandis que d'autres migrent latéralement pour former le mésoderme. Les cellules qui demeurent à la surface de l'embryon à la fin de la gastrulation constitueront l'ectoderme. Plus tard, les cellules de l'hypoblaste se détachent de l'endoderme et finissent par faire partie d'une poche contenant le vitellus ainsi que d'un pédicule reliant la masse vitelline et l'embryon.

Différents termes sont employés pour décrire la gastrulation, selon l'espèce de vertébrés, mais les réarrangements et les mouvements cellulaires présentent un certain nombre de ressemblances fondamentales. La ligne primitive, notamment, que l'on voit à la figure 47.11 pour l'embryon de poulet, est la contrepartie de la lèvre du blastopore, montrée à la figure 47.10 pour l'embryon de grenouille. La formation d'une ligne primitive est également importante durant la gastrulation de l'embryon humain, qui est notre prochain sujet.

#### La gastrulation chez l'humain

Contrairement aux gros ovocytes de deuxième ordre riches en vitellus qu'on trouve chez beaucoup de vertébrés, les ovocytes de deuxième ordre des humains sont assez petits et contiennent peu de nutriments. La fécondation se produit dans la trompe utérine et les premières étapes du développement ont lieu pendant que l'embryon continue de descendre la trompe jusqu'à l'utérus (voir la figure 46.15).

La **figure 47.12** décrit le développement de l'embryon humain à partir d'environ six jours après la fécondation. Cette description repose en grande partie sur les observations se rapportant aux embryons d'autres mammifères, par exemple la souris, et aux très jeunes embryons issus de fécondations *in vitro*.

- ① À la fin de la segmentation, l'embryon, qui compte plus de 100 cellules délimitant une cavité centrale, est arrivé dans l'utérus. Ce stade embryonnaire est appelé **blastocyste** ; il est la version mammalienne de la blastula. Un amas de cellules nommé **embryoblaste** (ou bouton embryonnaire) fait

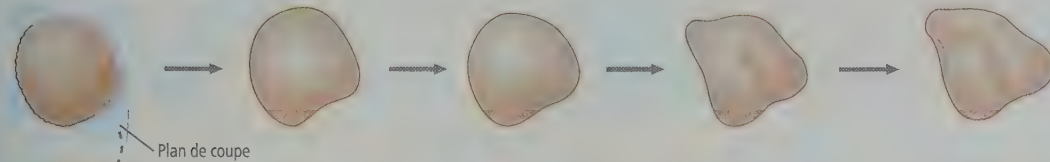
La gastrulation est un processus fondamental dans la genèse du corps d'un animal principalement marqué par un changement de position des cellules. Certaines se dirigent vers l'intérieur de l'embryon, tandis que d'autres se répartissent sur sa surface. Il en résulte un réarrangement de

l'embryon: de la sphère creuse qu'il était, il se compose maintenant de deux couches cellulaires (feuillet) (mais plus souvent trois). Cette figure vous aidera à vous représenter la chorégraphie générale de la gastrulation avant d'en explorer chaque mouvement selon le type d'animal.

### La réorganisation de l'embryon animal en trois dimensions

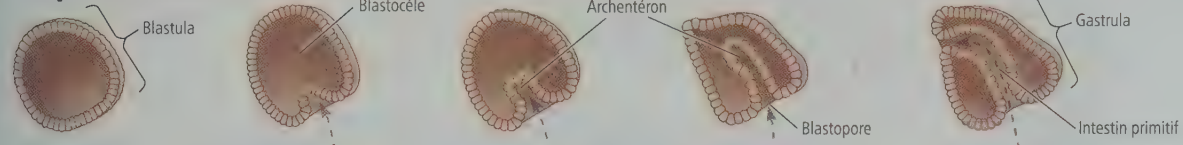
La gastrulation commence habituellement par l'invagination, c'est-à-dire par l'enfoncement d'une des couches de cellules vers l'intérieur, représentée ici par une vue superficielle et une coupe transversale. Les changements qui se produisent alors dans l'épithélium de surface de l'embryon ressemblent à ce qui se passerait si vous enfonciez votre doigt dans un ballon légèrement gonflé.

#### Vue superficielle:



1. Dans la gastrula, combien de compartiments se forment à partir du blastocèle?

#### Coupe transversale:



À la fin de la segmentation, une seule couche de cellules recouvre la surface de la blastula.

Un groupe de cellules s'invagine dans le blastocèle, ce qui forme une petite dépression.

L'invagination se poursuit et forme un tube en cul-de-sac appelé archentéron.

L'extrémité ouverte de l'archentéron, qui constitue la première ouverture de l'embryon, est appelée blastopore.

Le fond de l'archentéron atteint la surface de l'embryon, ce qui achève la formation de l'intestin primitif de l'embryon, qui est devenu une gastrula.

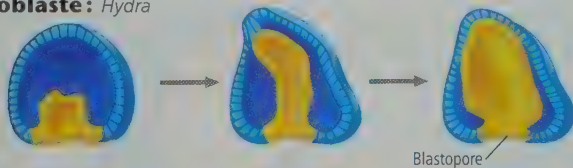
### La formation des couches de cellules primitives du corps de l'animal

Chez les diploblastes, la gastrulation forme deux feuillet embryonnaires: l'ectoderme et l'endoderme. Les triploblastes, eux, ont un troisième feuillet: le mésoderme. Au terme de l'embryogenèse, chaque feuillet embryonnaire donne naissance à des tissus et organes spécifiques. Pour vous représenter ce processus, examinez ce que deviennent les feuillet embryonnaires dans chaque rangée de dessins (coupes transversales, sauf la larve d'oursin, qui est une vue superficielle).

**Légende**

- Ectoderme
- Mésoderme
- Endoderme

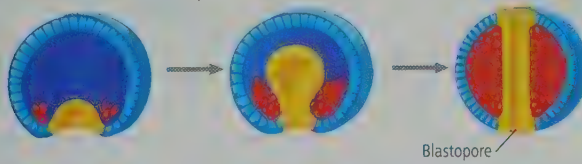
#### Diploblaste: Hydra



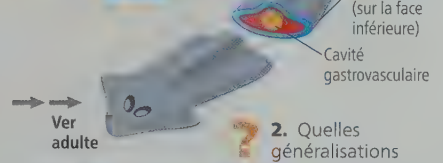
Chez les diploblastes, le blastopore devient l'extrémité ouverte de la cavité gastrovasculaire.



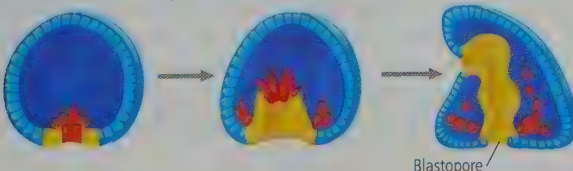
#### Triploblaste: Planaria (protostome)



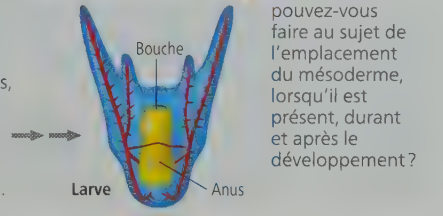
Chez les protostomes, la bouche se forme à partir du blastopore.



#### Triploblaste: oursin (deutérostome)



Chez les deutérostomes, y compris tous les vertébrés et certains invertébrés, la bouche se forme à l'extrémité opposée du blastopore.



2. Quelles généralisations pouvez-vous faire au sujet de l'emplacement du mésoderme, lorsqu'il est présent, durant et après le développement?

▼ **Figure 47.9** Les principales structures dérivées des trois feuillets embryonnaires chez les vertébrés.

ECTODERME (couche externe)	MÉSODERME (couche intermédiaire)	ENDODERME (couche interne)
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Épiderme de la peau et annexes cutanées (notamment glandes sébacées, follicules pileux)</li> <li>• Systèmes nerveux et sensoriel</li> <li>• Hypophyse, médulla surrénale</li> <li>• Mâchoire et dents</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Systèmes osseux et musculaire</li> <li>• Systèmes cardiovasculaire et lymphatique</li> <li>• Systèmes reproducteur et urinaire (sauf les cellules germinales)</li> <li>• Derme de la peau</li> <li>• Cortex surrénal</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Muqueuses du tube digestif et organes annexes (foie, pancréas)</li> <li>• Muqueuses du système respiratoire, du système urinaire et des voies génitales</li> <li>• Glande thyroïde, glandes parathyroïdes, thymus</li> </ul>



▼ **Figure 47.10** La gastrulation dans un embryon de grenouille. Dans la blastula de grenouille, le blastocèle est repoussé vers le pôle animal et délimité par une paroi comportant plusieurs épaisseurs de cellules.

1 La gastrulation s'amorce quand des cellules de la face dorsale s'invaginent et forment un petit repli, le blastopore. La région située au-dessus du repli devient la face dorsale du blastopore, appelée **lèvre dorsale**. À mesure que la formation du blastopore progresse, une couche de cellules s'étend au-delà de l'hémisphère animal, passe par-dessus la lèvre dorsale (involution) et s'enfonce dans la gastrula en s'éloignant du blastopore (flèche pointillée). Elles formeront l'endoderme et le mésoderme, l'endoderme étant à l'intérieur. Pendant ce temps, les cellules du pôle animal changent de forme et recouvrent la surface de l'embryon (processus appelé épibolie).

2 Le blastopore croît des deux côtés de l'embryon à mesure que les cellules s'invaginent. Lorsque les extrémités se rejoignent, le blastopore forme un cercle qui devient de plus en plus petit à mesure que l'ectoderme s'étend vers le bas en surface. À l'intérieur, l'involution continue d'étirer l'endoderme et le mésoderme; l'archentéron se forme et grossit à mesure que le blastocèle rétrécit jusqu'à disparaître.

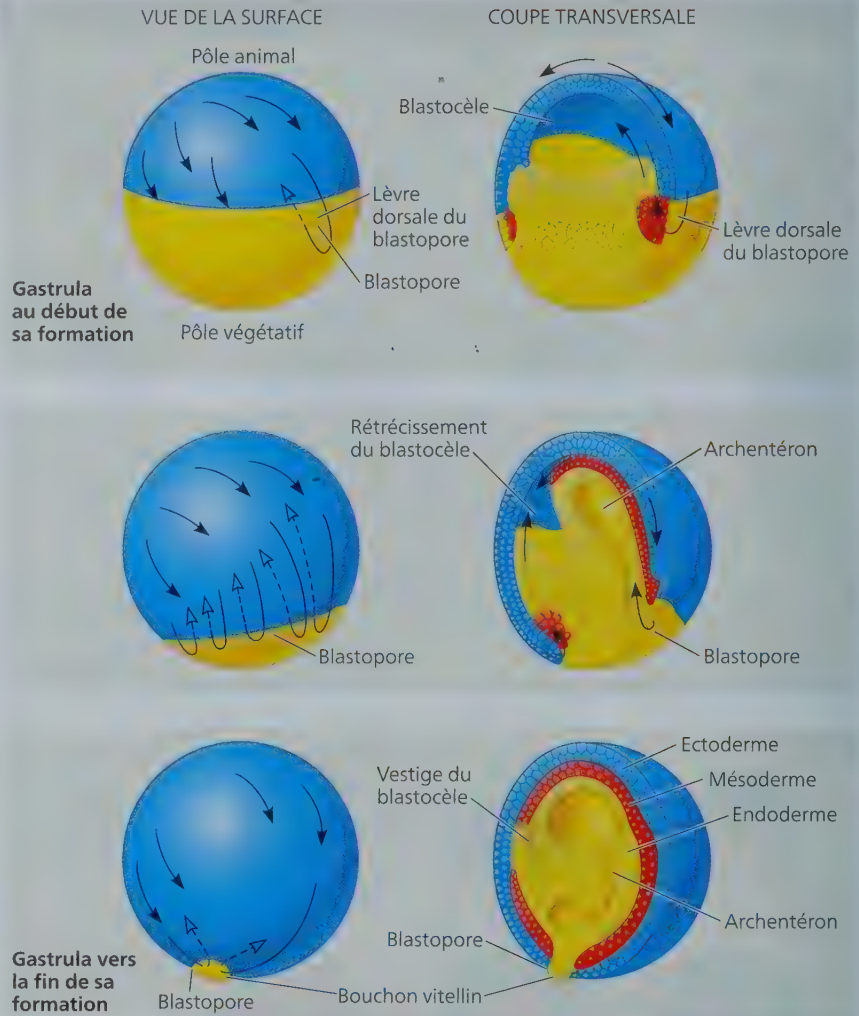
3 Vers la fin de la gastrulation, les cellules qui restent à la surface constituent l'ectoderme; le tube de l'endoderme forme la couche interne, tandis que le mésoderme se trouve entre les deux. Le blastopore circulaire entoure un bouchon formé par les cellules de vitellus (le bouchon vitellin).

**Légende**

Futur ectoderme

Futur mésoderme

Futur endoderme

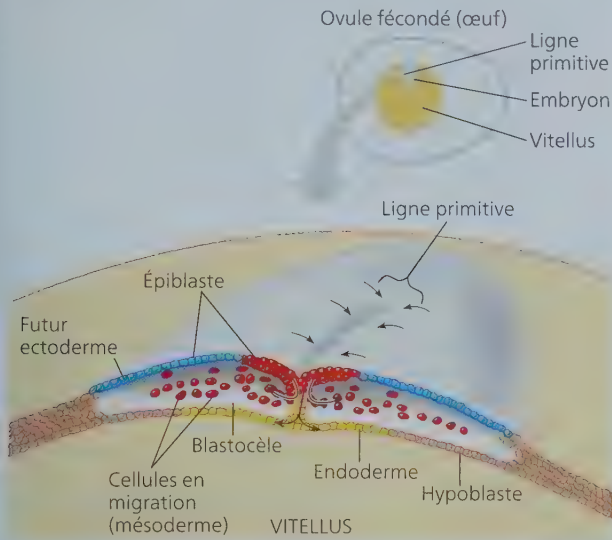


saillie à une extrémité de la cavité du blastocyste. Il deviendra l'embryon proprement dit. Les cellules de l'embryoblaste donneront les lignées de cellules souches embryonnaires (voir le concept 20.3).

2 L'implantation est amorcée par le **trophoblaste** (ou trophoderm), l'épithélium externe du blastocyste. Durant cette phase, le trophoblaste sécrète des enzymes qui dégradent les

molécules de l'endomètre (le revêtement interne de l'utérus), ce qui permet au blastocyste de l'envahir peu à peu. Le trophoblaste produit aussi des prolongements digitiformes (en forme de doigt) qui entraînent l'érosion des capillaires endométriaux, lesquels déversent alors du sang dont les tissus du trophoblaste peuvent se gorger. À peu près au même moment où l'implantation commence, l'embryoblaste devient un

▼ **Figure 47.11** La gastrulation chez l'embryon de poulet. On voit ici une coupe transversale à angle droit de la ligne primitive à partir d'une vue antérieure d'un embryon en cours de gastrulation. Durant la gastrulation, certaines cellules de l'épiblaste migrent (flèches) à l'intérieur de l'embryon en passant par la ligne primitive.



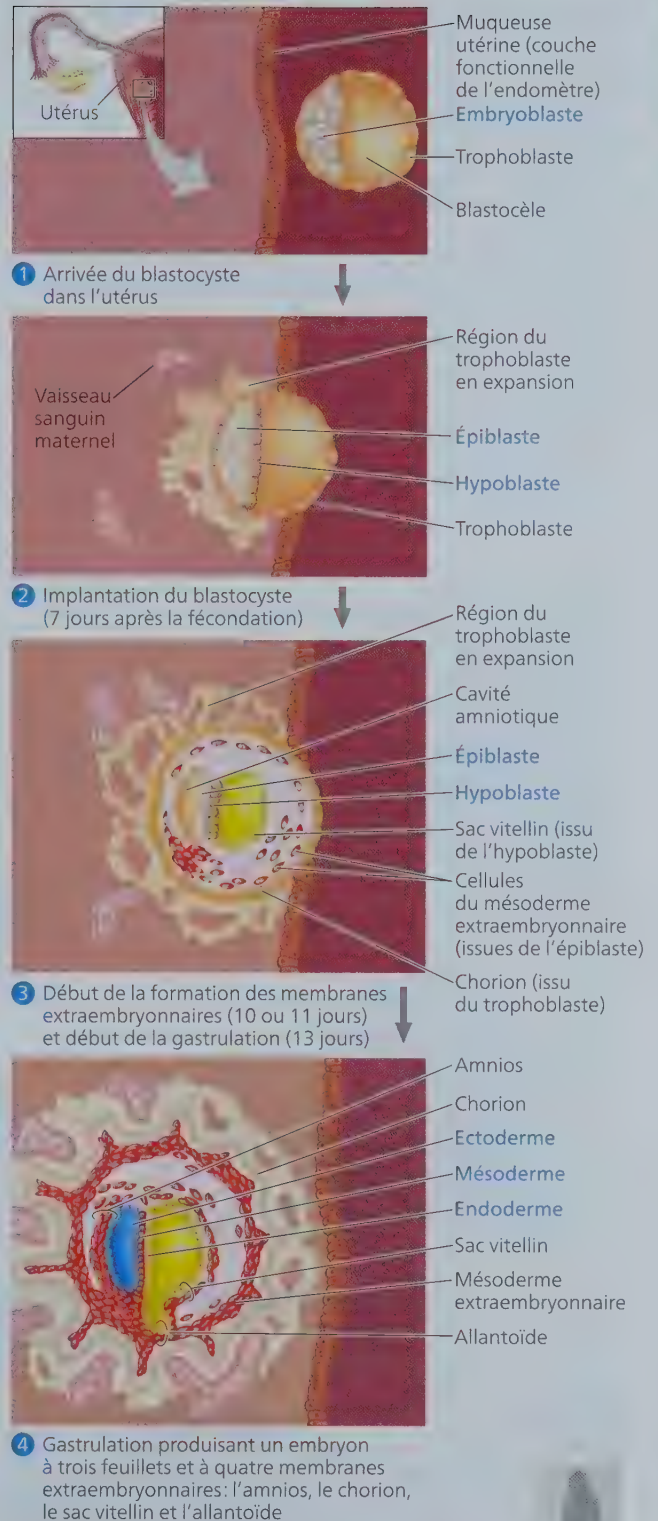
disque comportant une couche cellulaire interne, l'épiblaste, et une couche cellulaire externe, l'hypoblaste, qui sont homologues de celles qu'on trouve dans l'embryon des oiseaux. De la même façon, l'embryon des mammifères se développe presque entièrement à partir des cellules de l'épiblaste.

3 Après l'implantation, le trophoblaste continue de s'étendre dans l'endomètre, et quatre nouvelles membranes apparaissent. Ces **membranes extraembryonnaires** sont issues de l'embryon, mais elles renferment des structures spécialisées situées à l'extérieur de l'embryon. Au terme de l'implantation, la gastrulation commence. Certaines cellules de l'épiblaste demeurent à la surface en tant qu'ectoderme, tandis que d'autres s'enfoncent à l'intérieur en passant par la ligne primitive, où elles forment le mésoderme et l'endoderme, tout comme chez le poulet (voir la figure 47.11).

4 Vers la fin de la gastrulation, les feuilletts embryonnaires sont formés. L'embryon à trois feuilletts est maintenant enveloppé dans les prolongements du mésoderme extraembryonnaire et quatre membranes extraembryonnaires distinctes. À mesure que le développement progresse, le placenta se forme à partir des cellules du trophoblaste de plus en plus envahissant, de l'épiblaste et du tissu endométrial adjacent. Le placenta est l'organe vital qui assure les échanges de nutriments, de gaz et de déchets entre l'embryon en développement et la mère (voir la figure 46.16).

## Les adaptations développementales chez les amniotes

**ÉVOLUTION** Durant le développement embryonnaire, les mammifères et les reptiles (dont les oiseaux) acquièrent quatre membranes extraembryonnaires : le chorion, l'allantoïde, l'amnios et le sac



▲ **Figure 47.12** Les quatre stades au début du développement d'un embryon humain. Les noms des tissus qui se développent à l'intérieur de l'embryon à proprement parler sont en bleu.

vitellin (**figure 47.13**). Chez tous ces groupes, les membranes extraembryonnaires constituent le « système de maintien des fonctions vitales » qui permet à l'embryon de continuer à se développer. Il y a lieu de se demander pourquoi cette adaptation est apparue durant l'évolution des reptiles et des mammifères, mais pas chez d'autres vertébrés tels que les poissons et les amphibiens. On peut formuler une hypothèse plausible en examinant certains éléments fondamentaux du développement embryonnaire. Tous les embryons de vertébrés ont besoin d'un milieu aqueux pour se développer. Dans le cas des poissons et des amphibiens, les embryons se développent dans la mer ou en eau douce, et ils n'ont pas besoin d'une cavité remplie d'eau. Par contre, lorsque les vertébrés ont commencé à vivre sur la terre ferme, leurs structures ont dû s'adapter au problème de la reproduction en milieu sec. Deux structures sont alors apparues, qui existent encore aujourd'hui : (1) les œufs à coquille des oiseaux et des autres reptiles ainsi que de quelques mammifères (monotrèmes); et (2) l'utérus des mammifères marsupiaux et euthériens (placentaires). À l'intérieur de la coquille ou de l'utérus, l'embryon de ces animaux baigne dans du liquide contenu dans un sac constitué d'une membrane appelée amnios. C'est pourquoi les reptiles (y compris les oiseaux) et les mammifères sont qualifiés d'**amniotes** (voir le concept 34.5).

Comme on pourrait s'y attendre en raison de leur origine évolutive commune, les membranes extraembryonnaires remplissent à peu près les mêmes fonctions chez les mammifères et chez les reptiles (voir la figure 34.26). Le chorion joue un rôle dans les échanges gazeux, tandis que le liquide contenu dans l'amnios protège l'embryon en développement. (Le liquide de cette cavité constitue les « eaux » expulsées par le vagin de la mère lorsque l'amnios se déchire avant l'accouchement.) L'allantoïde, qui débarrasse l'œuf reptilien des déchets, s'intègre au cordon ombilical chez les mammifères et elle y donne naissance à des vaisseaux sanguins. Ces derniers ont pour fonction de transporter les molécules d'oxygène ( $O_2$ ) et les nutriments du placenta jusqu'à

l'embryon et de débarrasser celui-ci des molécules de dioxyde de carbone ( $CO_2$ ) et des déchets azotés qu'il produit. La quatrième membrane extraembryonnaire, le sac vitellin, enveloppe le vitellus dans les œufs des reptiles. Chez les mammifères, la membrane du sac vitellin est le site de production des premiers globules sanguins, lesquels migrent ensuite vers l'embryon lui-même. Les membranes extraembryonnaires communes aux reptiles et aux mammifères présentent donc des adaptations propres au développement d'un embryon dans un œuf ou dans un utérus.

Lorsque la gastrulation est terminée et que les membranes extraembryonnaires sont formées, l'étape suivante du développement, soit l'organogenèse, peut commencer, durant laquelle se formeront et se développeront les organes.

## L'organogenèse

Pendant le processus d'organogenèse, les diverses régions des trois feuillettes embryonnaires donnent naissance à des ébauches d'organes. Souvent, les cellules provenant de deux feuillettes, voire de trois feuillettes, participent à la formation d'un seul et même organe; l'interaction entre les cellules des différents feuillettes contribue à déterminer la destinée des cellules. Une fois que les cellules sont investies de leurs fonctions futures, il arrive qu'elles changent de forme ou, dans certains cas, qu'elles migrent dans une autre région de l'organisme. Pour voir le rôle de ces processus dans l'organogenèse, nous allons examiner la *neurulation*, c'est-à-dire les premières étapes de la formation de l'encéphale et de la moelle épinière chez les vertébrés.

## La neurulation

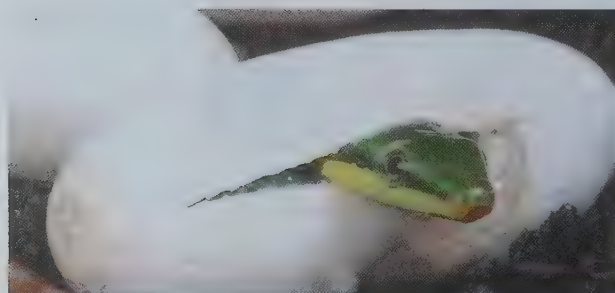
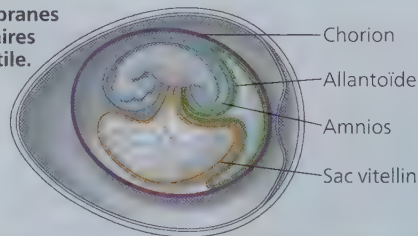
La neurulation débute quand les cellules du mésoderme dorsal se rejoignent pour former la **notocorde** (ou corde dorsale). La notocorde est la tige qui traverse la face dorsale de l'embryon des cordés. La **figure 47.14a** montre la notocorde d'une grenouille. Des molécules de signalisation sécrétées par ces cellules du mésoderme atteignent l'ectoderme situé immédiatement au-dessus et induisent la formation de la plaque neurale. La formation de la plaque neurale est donc un exemple d'**induction**, un processus au cours duquel un groupe de cellules ou de tissus, par d'étroites interactions, influe sur le développement d'un autre groupe de cellules ou de tissus (voir la figure 18.17b).

Après que la plaque neurale s'est formée, ses cellules changent de forme; la plaque neurale se replie bientôt sur elle-même et les plis neuraux se referment pour donner le **tube neural**, qui longe l'axe antéropostérieur de l'embryon (**figure 47.14b**). Le tube neural deviendra le système nerveux central (encéphale dans la boîte crânienne et moelle épinière dans le reste du corps). En comparaison, la notocorde disparaît avant la naissance, bien que certaines de ses parties persistent chez les adultes sous la forme de disques intervertébraux. (Un disque intervertébral endommagé peut former une hernie et causer de la douleur, au niveau des vertèbres lombaires le plus souvent.)

Le déroulement de la neurulation, comme celui des autres étapes du développement, peut comporter des erreurs. Par exemple, chez les humains, c'est une erreur survenue dans la formation du tube neural qui est à l'origine du *spina bifida*, une malformation congénitale caractérisée par un développement incomplet du tube neural ou par un défaut de fermeture de ce tube. Dans le monde, le spina bifida touche 1 ou 2 enfants par 1 000 naissances. Ce défaut de développement ou de fermeture

▼ **Figure 47.13** L'œuf à coquille des reptiles.

(a) Les quatre membranes extraembryonnaires d'un œuf de reptile.



(b) Un bébé serpent ratier vert à queue rouge (*Gonyosoma oxycephalum*) sort de l'œuf qui le protégeait.

laisse dans la colonne vertébrale une ouverture qui entraîne une atteinte nerveuse et qui se manifeste par une paralysie plus ou moins marquée des jambes. Une intervention chirurgicale pratiquée peu après la naissance permet de refermer l'ouverture, mais l'atteinte nerveuse est permanente. La prise de suppléments d'acide folique durant la grossesse permet de diminuer les risques de telles malformations.

### La migration cellulaire durant l'organogenèse

Durant l'organogenèse, certaines cellules migrent sur une longue distance. C'est le cas de deux groupes de cellules qui se développent près du tube neural, puis migrent ailleurs dans le corps. Le premier groupe de cellules est une bande, appelée **crête neurale**, qui se forme le long de la ligne de séparation du tube neural et de l'ectoderme (voir la figure 47.14b). Les cellules de la crête neurale migreront vers plusieurs régions de l'embryon

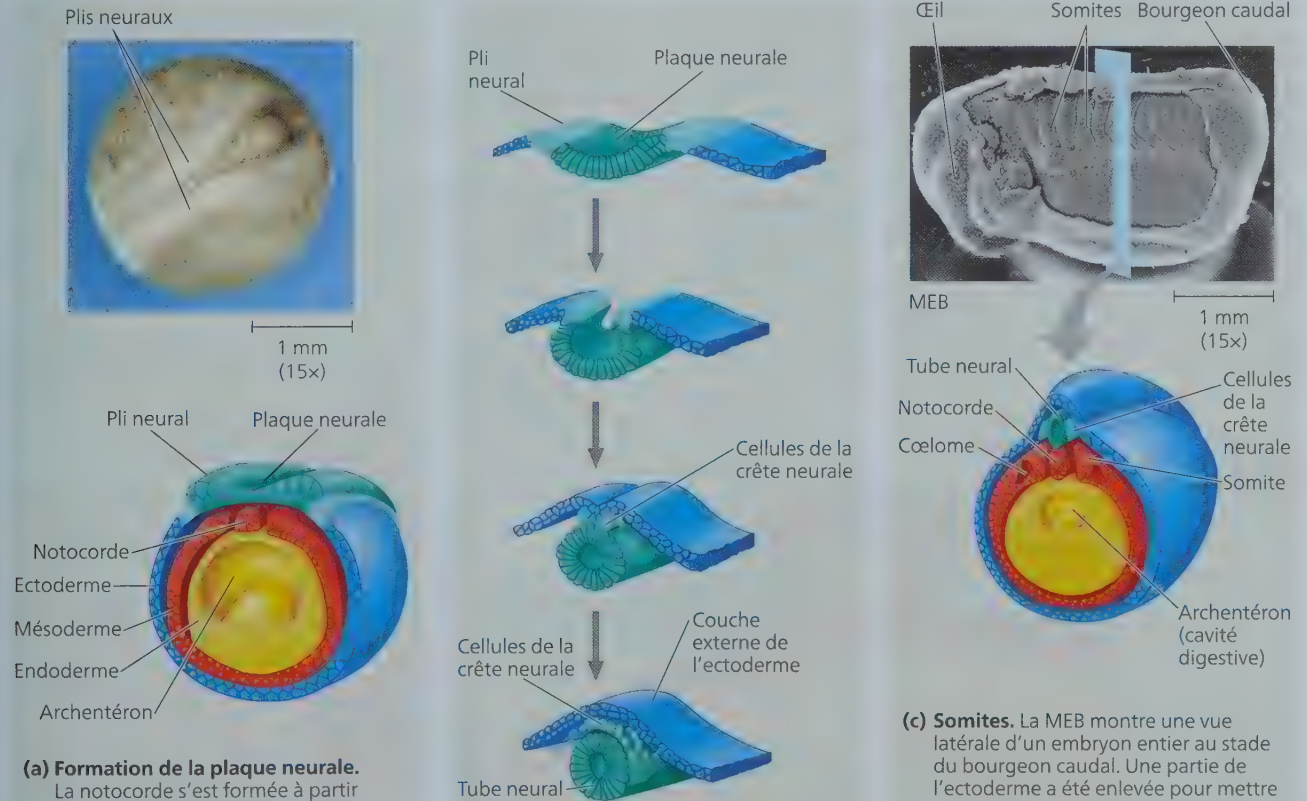
et donneront divers tissus, dont les nerfs périphériques ainsi que les dents et les os du crâne.

Le second ensemble de cellules migratoires se forme quand des groupes de cellules du mésoderme de part et d'autre de la notocorde se séparent pour former des structures distinctes, appelées **somites** (figure 47.14c). Les somites jouent un rôle majeur dans l'organisation de la structure segmentée du corps des vertébrés. Certaines parties des somites se dissocient en cellules mésenchymateuses autonomes (libres) pour former soit les vertèbres, soit les muscles associés à la colonne vertébrale et les côtes.

En contribuant à la formation des vertèbres, des côtes et des muscles qui y sont associés, les somites sont à l'origine des structures répétitives. Les cordés, y compris les humains, sont donc des animaux segmentés, même si la forme adulte de cette segmentation est moins apparente que chez la crevette et d'autres invertébrés segmentés.



▼ **Figure 47.14** La neurulation dans un embryon de grenouille.



**(a) Formation de la plaque neurale.**

La notocorde s'est formée à partir du mésoderme dorsal. Quant à la plaque neurale, elle résulte de l'épaississement de l'ectoderme dorsal en réaction aux signaux chimiques envoyés par d'autres tissus embryonnaires. Deux crêtes accentuées, les plis neuraux, en constituent les bords latéraux. Ces plis sont visibles sur la micrographie (MP) de l'embryon entier.

**(b) Formation du tube neural.**

L'invagination de la plaque neurale puis l'accolement (ou la fermeture) des plis neuraux produisent le tube neural.

**(c) Somites.** La MEB montre une vue latérale d'un embryon entier au stade du bourgeon caudal. Une partie de l'ectoderme a été enlevée pour mettre en évidence les somites, qui donneront naissance à des structures segmentaires telles que les vertèbres et les muscles squelettiques. Le schéma montre un embryon au même stade, comme si l'embryon de la MEB était coupé pour apparaître en coupe transversale. Les somites, issus du mésoderme, sont disposés de part et d'autre de la notocorde.

## L'organogénèse chez le poulet et les insectes

Les premières étapes de l'organogénèse chez le poulet présentent de nombreux points communs avec celles de la grenouille. Par exemple, les rebords du blastoderme (l'ensemble des trois feuillets embryonnaires) se replient vers le bas pour se rejoindre. Ce faisant, ils compriment l'embryon en un tube à trois feuillets qui, sous le point milieu du corps, communique avec le vitellus (**figure 47.15a**). Lorsque l'embryon de poulet est âgé de trois jours, les ébauches des principaux organes sont déjà visibles, dont le cerveau, les yeux et le cœur (**figure 47.15b**).

Lorsqu'on compare l'organogénèse des invertébrés avec celle des vertébrés, on voit apparaître les ressemblances fondamentales qui se cachent derrière les plans d'organisation corporelle très différents de ces deux embranchements d'animaux. Prenons l'exemple de la neurulation. Chez les insectes, les tissus du système nerveux se forment sur la face ventrale (et non dorsale) de l'embryon. Toutefois, l'ectoderme bordant l'axe antéropostérieur se replie de manière à créer un tube à l'intérieur de l'embryon, comme dans le cas du tube neural des vertébrés. En outre, même si leur emplacement diffère, les voies de signalisation moléculaire qui déclenchent les événements sont très semblables chez les insectes et chez les vertébrés. Ces points communs rappellent, encore une fois, leur origine évolutive commune.

Chez les vertébrés autant que chez les invertébrés, l'organogénèse relève en grande partie des changements de forme et de position des cellules, tout comme la gastrulation. Voyons donc de plus près comment se produisent ces remaniements.

## Le rôle du cytosquelette dans la morphogénèse

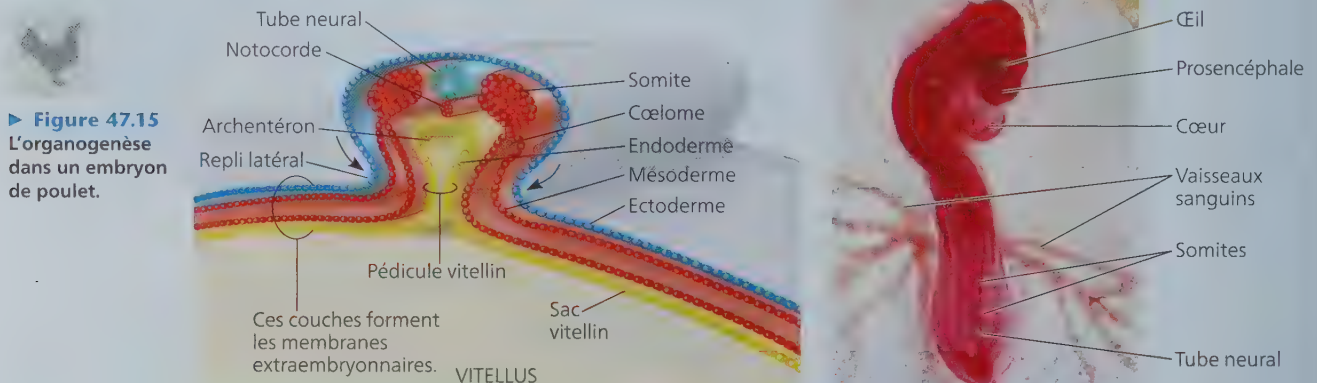
Chez les animaux, une cellule peut changer de forme ou même se déplacer à l'intérieur de l'embryon grâce à la capacité de mouvement de certains de ses composants. Parmi ceux-ci, les microtubules et les microfilaments qui forment le cytosquelette permettent aux cellules de changer de forme ou de position (voir le tableau 6.1).

## Les changements de forme dans la morphogénèse

Les changements de forme des cellules résultent habituellement d'un remaniement du cytosquelette. En guise d'exemple, revenons à la neurulation. Lorsque le tube neural commence à se former, les microtubules orientés parallèlement à l'axe dorso-ventral de l'embryon étirent les cellules dans cette direction (**figure 47.16**). À l'extrémité apicale de chaque cellule se trouve un réseau de microfilaments d'actine parallèles et orientés dans le sens de la largeur. Ces microfilaments se contractent et donnent à la cellule une forme en biseau qui force la couche d'ectoderme à s'incurver vers l'intérieur.

La constriction apicale des filaments d'actine qui donne aux cellules une forme biseauté est un mécanisme d'invagination des couches cellulaires qu'on observe fréquemment dans le développement embryonnaire. Par exemple, durant la gastrulation de la mouche à fruit *Drosophila melanogaster*, la formation de cellules biseautéées le long de la face ventrale provoque l'invagination d'un tube de cellules qui devient le mésoderme.

Durant la gastrulation chez le poulet, la ligne primitive s'allonge et s'amincit. Ce changement de forme résulte d'un mouvement de réorganisation des cellules appelé **extension convergente**, auquel participe également le cytosquelette. Dans ce type de mouvement, les cellules d'une couche de tissu se réorganisent de telle manière que la couche de tissu rétrécit dans le sens de l'intercalation (convergence) tout en s'allongeant (extension). Ce type de mouvement qui rend une structure plus longue et plus étroite survient fréquemment au cours de la gastrulation, par exemple durant la formation de la ligne primitive dans un ovule fécondé de poulet (voir la figure 47.11) et lors de l'allongement de l'archentéron chez l'embryon de l'oursin (voir la figure 47.8). L'extension convergente joue un rôle important dans d'autres processus, dont l'involution de la gastrula de grenouille. Dans ce dernier cas, l'extension convergente fait en sorte que la gastrula sphérique prend la forme d'un sous-marin, comme l'embryon de grenouille de la figure 47.14c.



► **Figure 47.15**  
L'organogénèse  
dans un embryon  
de poulet.

(a) **Début de l'organogénèse.** L'archentéron se forme lorsque des replis latéraux éloignent l'embryon du vitellus. L'embryon reste cependant relié au vitellus par le pédicule vitellin, comme le montre cette coupe transversale.

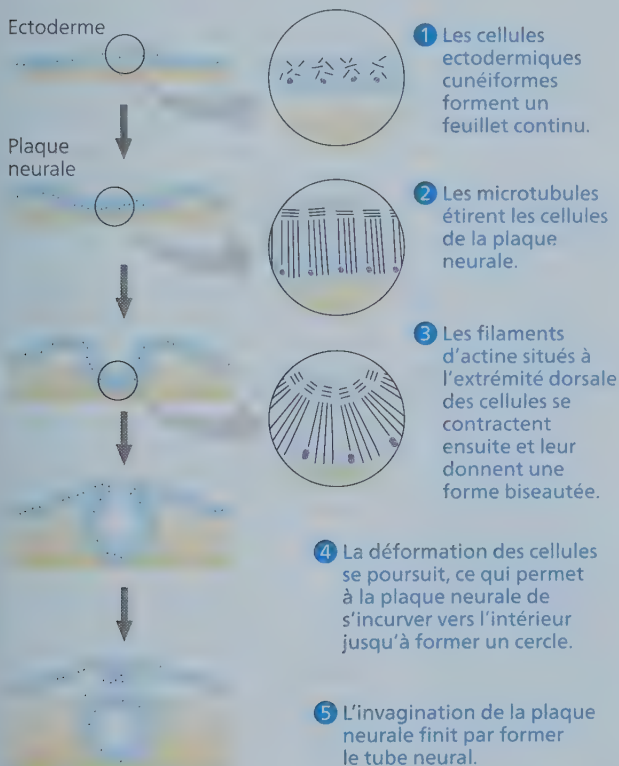
(b) **Fin de l'organogénèse.** Dans cet embryon de poulet âgé d'environ 3 jours et mesurant de 2 à 3 mm de longueur se trouvent déjà, à l'état d'ébauche, la plupart des principaux organes. Les membranes extraembryonnaires seront bientôt irriguées par des vaisseaux sanguins qui sortent de l'embryon; on voit plusieurs vaisseaux sanguins importants dans cette micrographie photonique.

Les mouvements cellulaires qui contribuent à l'extension convergente sont fort simples : les cellules s'allongent, et leurs extrémités pointent dans la direction où elles migreront ; elles s'intercaleront alors les unes entre les autres pour former des cordons plus fins et plus allongés (figure 47.17). On pourrait comparer ce mouvement à celui d'un groupe de personnes qui s'apprennent à entrer au cinéma : elles avancent tout en formant une file indienne pour entrer en s'intercalant les unes entre les autres. En devenant plus étroite, la file s'allonge.

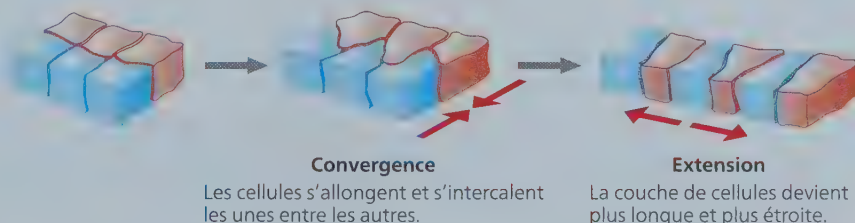
### La migration cellulaire dans la morphogénèse

Le cytosquelette intervient non seulement dans les changements de forme des cellules, mais aussi dans leur migration. Durant l'organogénèse des vertébrés, les cellules de la crête neurale et des somites migrent un peu partout dans l'embryon. Les cellules se déplacent au sein de l'embryon en utilisant les fibres de leur cytosquelette pour allonger ou rétracter les protrusions

▼ **Figure 47.16** Les changements de forme des cellules pendant la morphogénèse. Les modifications morphogénétiques observées dans les tissus embryonnaires sont associées à un remaniement du cytosquelette cellulaire, comme on le voit ici.



► **Figure 47.17** L'extension convergente d'une couche de cellules. Dans ce schéma simplifié, les cellules s'étirent dans une certaine direction et s'intercalent les unes entre les autres (convergence). Il en résulte une extension de la couche cellulaire, qui devient également plus étroite.



cytoplasmiques. Ce type de motilité s'apparente au mouvement amiboïde illustré à la figure 6.26b. Des glycoprotéines transmembranaires appelées *molécules d'adhérence cellulaire* jouent un rôle clé dans la migration cellulaire en aidant les paires de cellules à rester ensemble. La migration cellulaire repose également sur l'intervention de la *matrice extracellulaire (MEC)*, un tissu composé des glycoprotéines sécrétées et d'autres macromolécules situées à l'extérieur des membranes plasmiques des cellules (voir la figure 6.28).

La MEC aide aussi à orienter les cellules dans divers types de mouvements, par exemple dans la migration de cellules individuelles et dans les changements de forme des feuilletts cellulaires. Les cellules qui tapissent les voies de migration régulent le déplacement des cellules migratoires en sécrétant des molécules spécifiques dans la MEC. C'est pourquoi des chercheurs travaillent actuellement à produire une MEC artificielle qui pourrait servir de support pour la réparation et le remplacement d'organes ou de tissus endommagés. Une des méthodes prometteuses consiste à utiliser des nanofibres pour produire un matériau qui présenterait les principales propriétés d'une MEC naturelle.

### La mort cellulaire programmée

Tout comme certaines cellules de l'embryon sont programmées pour changer de forme ou de position, d'autres sont programmées pour mourir. À divers moments du développement, des cellules individuelles, des groupes de cellules ou des tissus entiers cessent de se développer, meurent et sont absorbés par les cellules voisines. En fait, l'**apoptose**, ou *mort cellulaire programmée*, est un processus fréquent au cours du développement des animaux.

L'apoptose peut notamment avoir lieu lorsqu'une structure n'est utile que dans la larve ou dans une autre forme non adulte d'un organisme. La queue du têtard (la larve nageuse de la grenouille ou du crapaud) est un exemple classique de cellules subissant l'apoptose : la queue formée au début du développement permet à la larve de se déplacer durant sa croissance, puis disparaît complètement lors de la métamorphose du têtard en sa forme adulte (voir la figure 45.22).

L'apoptose peut aussi survenir lors de la formation d'un vaste groupe de cellules au sein duquel une partie seulement de celles-ci sera dotée des propriétés requises pour la fonction prévue ; c'est ce qui se produit durant le développement du système nerveux et du système immunitaire. Chez les vertébrés, en effet, les neurones produits durant le développement du système nerveux sont beaucoup plus nombreux que ceux du système nerveux adulte. En général, les neurones survivent s'ils établissent des connexions fonctionnelles avec d'autres neurones ; autrement, ils meurent. De la même façon, dans le système immunitaire adaptatif, l'apoptose cible souvent les cellules autoréactives (celles qui ont le potentiel de réagir contre l'organisme lui-même au lieu d'attaquer les agents pathogènes).

Certaines cellules qui subissent l'apoptose semblent dépourvues de fonction. Pourquoi, alors, ces cellules apparaissent-elles ? L'évolution des amphibiens, des oiseaux et des mammifères permet de répondre à cette question. Lorsque ces groupes ont commencé à diverger, le programme de développement du corps vertébré était déjà en place. Les différences qu'on observe dans le corps des vertébrés d'aujourd'hui dérivent de modifications de ce programme de développement commun. Par exemple, le programme de développement commun génère des palmures entre les doigts au stade embryonnaire, mais ces palmures sont éliminées par apoptose chez beaucoup d'oiseaux et chez les mammifères (voir la figure 11.21). C'est notamment pour cette raison que des vertébrés très semblables entre eux au début du stade embryonnaire prennent des formes très différentes une fois adultes.

Comme nous l'avons vu, le comportement des cellules ainsi que certains des mécanismes moléculaires qui le sous-tendent participent activement à la morphogenèse de l'embryon. Dans la prochaine section, nous allons voir quelques-uns des mécanismes par lesquels les processus cellulaires et génétiques communs font en sorte que les différents types de cellules se retrouvent aux bons endroits.

## RETOUR SUR LE CONCEPT 47.2

1. Dans l'embryon de grenouille, l'extension convergente allonge la notocorde le long de l'axe antéropostérieur. Expliquez comment les mots *extension* et *convergente* s'appliquent à ce processus ?
2. **ET SI ?** ► Supposons que, juste avant la formation du tube neural, vous traitez des embryons de grenouille avec un produit qui entre dans toutes les cellules et bloque le fonctionnement des microfilaments. Que va-t-il se passer ? Expliquez votre réponse.
3. **FAITES DES LIENS** ► Contrairement à certains types de malformations congénitales, les anomalies du tube neural se préviennent aisément. Expliquez votre réponse. (Voir la figure 41.4.)

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

## CONCEPT 47.3

### Les déterminants cytoplasmiques et les signaux d'induction régulent la destinée des cellules

Durant le développement embryonnaire, les cellules naissent par division, s'installent en des endroits précis du corps, puis adoptent une structure et une fonction spécialisées. L'endroit occupé par une cellule, son apparence ainsi que ses tâches définissent sa *destinée*. Les biologistes utilisent le terme **détermination** pour désigner le processus qui scelle la destinée d'une cellule ou d'un groupe de cellules, et le terme **différenciation** pour désigner la spécialisation qui s'ensuit dans la structure et la fonction de cette cellule. Pour vous aider à distinguer les deux processus, pensez à cette analogie : l'équivalent de la détermination serait le fait de s'inscrire à un baccalauréat à l'université, tandis que l'équivalent de la différenciation serait de suivre les cours de ce baccalauréat.

Toutes les cellules diploïdes formées durant le développement d'un animal possèdent le même génome. À l'exception de certaines cellules immunitaires parvenues à maturité, les gènes présents dans une cellule demeurent les mêmes durant toute sa vie. Alors, comment les cellules en arrivent-elles à bifurquer vers des destinées différentes les unes des autres ? Comme nous l'avons vu au concept 18.4, certains tissus (et souvent certaines cellules à l'intérieur d'un tissu) sont différents des autres, car ils expriment des gènes particuliers au sein de ce génome commun.

Les mécanismes qui régissent l'expression génétique et, par le fait même, les différentes destinées des cellules au cours du développement font l'objet de recherches très actives en biologie. Pour tenter d'élucider cette question, les chercheurs étudient l'origine embryonnaire des divers types de tissus et de cellules.

### La carte des territoires

L'observation directe au microscope est un des moyens utilisés pour comprendre l'origine des cellules embryonnaires. Ce type d'examen a permis à plusieurs chercheurs de produire les premières **cartes des territoires présomptifs**, c'est-à-dire des schémas qui montrent à quelles structures chaque région de l'embryon donne naissance. Ainsi, dans les années 1920, l'embryologiste allemand Walther Vogt a reconstitué la carte des territoires présomptifs pour déterminer à quels endroits de la gastrula se retrouvaient certains groupes de cellules de la blastula (figure 47.18a). Plus tard, d'autres chercheurs ont mis au point des techniques plus perfectionnées permettant de marquer individuellement un blastomère au moment de la segmentation, puis de suivre ce marqueur tandis qu'il était transmis à l'ensemble des descendants mitotiques de la cellule (figure 47.18b).

Des chercheurs ont poussé beaucoup plus loin leur étude des cartes des territoires présomptifs avec le nématode *Caenorhabditis elegans*, illustré à la figure 47.19, qui vit dans le sol. Ce ver rond mesure environ 1 mm de longueur, son corps est simple et transparent, il ne possède que quelques types de cellules et, au laboratoire, il devient un hermaphrodite adulte en seulement trois jours et demi. Ces caractéristiques ont permis à Sydney Brenner, Robert Horvitz et John Sulston de déterminer la « généalogie » développementale complète, ou *lignée*, de chaque cellule de *C. elegans*. Ils ont constaté que chaque hermaphrodite adulte comporte exactement 959 cellules somatiques qui descendent du zygote à peu près de la même façon chez tous les individus. Des biologistes ont suivi au microscope toutes les divisions cellulaires qui se produisent à partir de la formation du zygote, tout en effectuant des expériences consistant à détruire certaines cellules ou certains groupes de cellules par laser ou par mutation. Ils ont ainsi pu établir la provenance de chaque cellule de l'adulte, comme le montre la figure 47.19. Ce diagramme indique tous les descendants d'une même cellule, un peu comme l'arbre généalogique de votre famille vous indiquerait tous les descendants d'un de vos ancêtres.

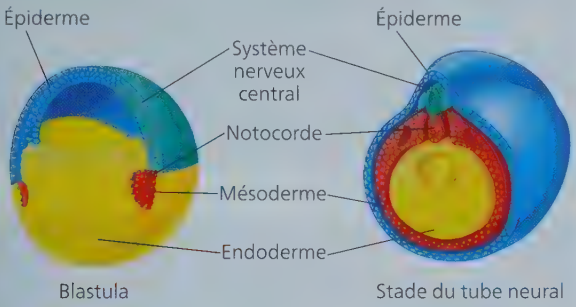
Pour illustrer la destinée d'une cellule donnée, nous allons nous pencher sur les *cellules germinales*, c'est-à-dire sur les cellules embryonnaires qui donnent naissance aux ovocytes ou aux spermatozoïdes. Chez tous les animaux étudiés, des complexes d'ARN et de protéines participent à la détermination de la destinée des cellules germinales. Chez *C. elegans*, on peut remarquer ces complexes, ou *granules P*, dans quatre cellules de la larve

nouvellement éclore (figure 47.20) et, plus tard, dans les cellules de la gonade adulte qui produisent des spermatozoïdes ou des ovocytes.

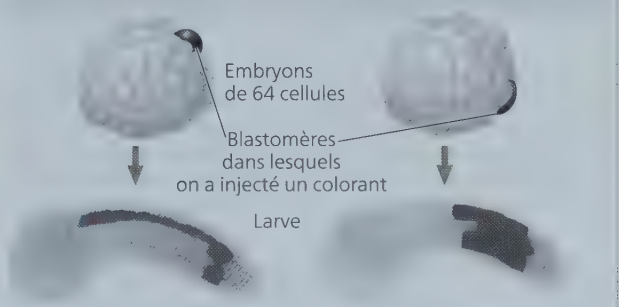
En suivant la position des granules P, on obtient des données très éclairantes sur les instructions qui déterminent la destinée d'une cellule durant le développement embryonnaire. Comme le montre la figure 47.21, les granules P sont répartis dans tout l'ovule nouvellement fécondé, mais ils se déplacent vers

l'extrémité postérieure du zygote avant la première segmentation (1 et 2), le résultat étant que seul l'arrière des deux cellules formées par la première division contient des granules P (3). Les granules P continuent de se positionner de manière asymétrique durant les divisions suivantes (4). Par conséquent, les granules P se comportent en déterminants cytoplasmiques (voir le concept 8.4) : ils dirigent la destinée de la cellule germinale au tout début du développement de *C. elegans*.

▼ Figure 47.18 La carte des territoires présomptifs de deux cordés.



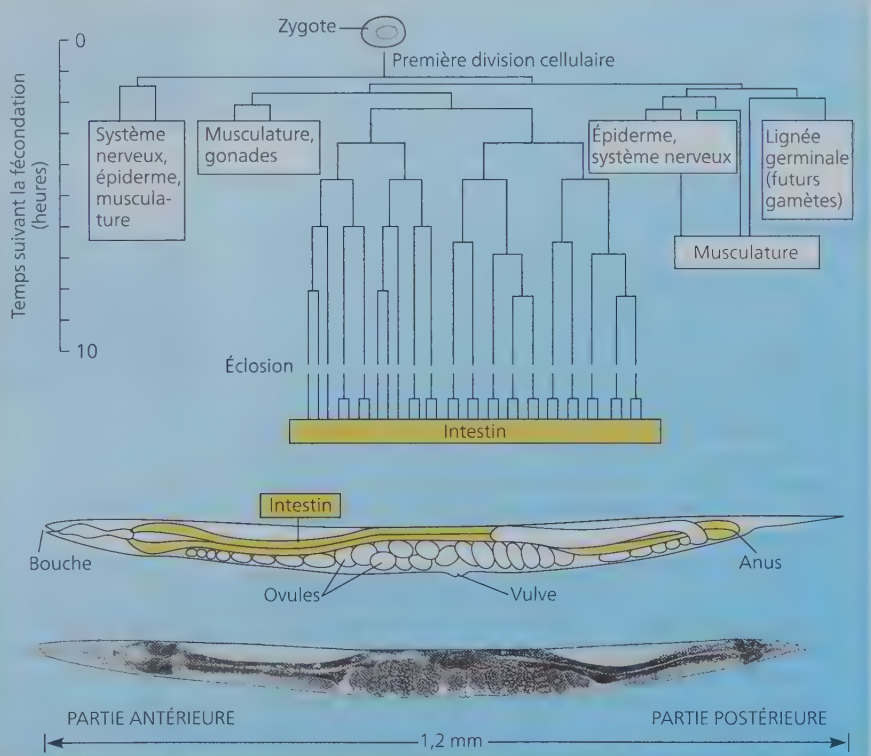
(a) Carte des territoires présomptifs d'un embryon de grenouille. Des chercheurs ont pu déterminer en partie les destinées des cellules d'un embryon de grenouille. Pour ce faire, ils ont marqué différentes régions de la surface de la blastula à l'aide de colorants non toxiques, puis ils ont observé l'emplacement des cellules colorées à différents stades du développement. Les deux stades embryonnaires montrés ici représentent le résultat de nombreuses études du même type.



(b) Analyse des lignées cellulaires chez un urocordé. Dans l'analyse des lignées cellulaires, on injecte un colorant dans une seule cellule pendant la segmentation (images du haut). Les régions sombres qu'on distingue sur les micrographies photoniques de larves (images du bas) correspondent aux cellules qui se sont développées à partir des deux blastomères (en noir dans les images du haut).

► Figure 47.19 La lignée cellulaire de *Caenorhabditis elegans*. Le nématode *C. elegans* est transparent. Grâce à cette caractéristique, il a été possible de reconstituer la lignée de chacune de ses cellules, du zygote à l'adulte (MP). La seule lignée cellulaire que le schéma montre en détail est celle de l'intestin (en jaune); celui-ci descend entièrement de l'une des quatre premières cellules formées à partir du zygote.

**HABILETÉS VISUELLES** ► Le mode de division est exactement le même chez tous les embryons de *C. elegans*. Combien de divisions du zygote faut-il pour que naisse la cellule intestinale la plus proche de la bouche du ver ?





▼ **Figure 47.20** La détermination de la destinée d'une cellule germinale de *C. elegans*. En marquant une protéine de granule P au moyen d'un anticorps fluorescent spécifique (en vert), on peut observer l'incorporation spécifique des granules P dans quatre cellules de la larve nouvellement éclos (deux de ces quatre cellules sont visibles ici).



La carte des territoires présomptifs de *C. elegans* a ouvert la voie à des découvertes importantes sur la mort cellulaire programmée. Les analyses des lignées ont montré qu'exactement 131 cellules meurent durant le développement normal de *C. elegans*. Dans les années 1980, des chercheurs ont constaté que l'inactivation d'un seul gène, par mutation, permet à ces 131 cellules de vivre. D'autres expériences encore ont révélé que ce gène fait partie d'une voie de signalisation qui régule et effectue l'apoptose chez bon nombre d'animaux, y compris chez les humains. En 2002, Brenner, Horvitz et Sulston ont reçu le prix Nobel de médecine pour leur utilisation de la carte des territoires présomptifs de *C. elegans* dans leurs expériences sur la mort cellulaire programmée et sur l'organogenèse.

À partir des cartes des territoires présomptifs, des chercheurs ont pu répondre à certaines questions concernant les mécanismes sous-jacents; ils ont déterminé notamment comment les axes embryonnaires s'établissent, un processus appelé formation des axes.

## La formation des axes

Beaucoup d'animaux possèdent un plan d'organisation corporelle à symétrie bilatérale, dont les nématodes, les échinodermes et les vertébrés (voir le concept 32.3). Un tel plan d'organisation corporelle présente une asymétrie sur les axes dorsoventral et antéropostérieur, comme le montre la **figure 47.22a** pour un têtard de grenouille. L'axe droite-gauche est fortement symétrique, les deux côtés étant à peu près des images inversées l'un de l'autre. Quand et comment ces trois axes corporels s'établissent-ils? Nous allons obtenir un début de réponse en étudiant ce qui se passe chez la grenouille.

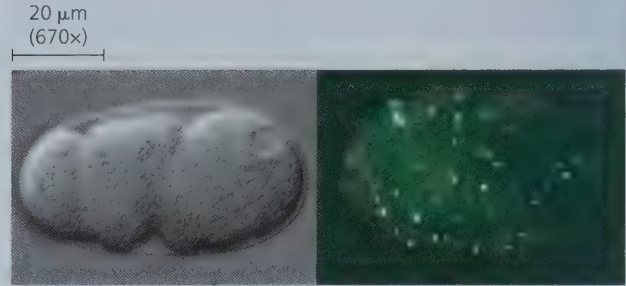
### L'établissement des axes corporels chez la grenouille

Chez la grenouille, l'axe antéropostérieur de l'embryon s'établit durant l'ovogenèse. Dans l'ovocyte, l'asymétrie est déjà évidente au moment de la formation des deux hémisphères : des granules de mélanine foncés sont enchâssés dans le cortex de l'hémisphère animal, tandis que du vitellus jaune remplit l'hémisphère végétatif. Cette asymétrie animal-végétatif détermine l'endroit où l'axe antéropostérieur se formera dans l'embryon. Notons, cependant, que les axes antéropostérieur et animal-végétatif ne concordent pas; autrement dit, la tête de l'embryon ne coïncide pas au pôle animal.

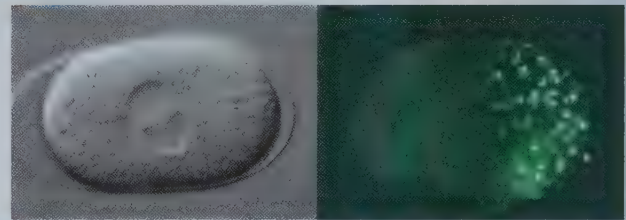
Étonnamment, l'axe dorsoventral de l'embryon de grenouille s'établit de manière aléatoire. Plus précisément, cet axe se forme au point d'entrée du spermatozoïde dans l'hémisphère animal, où



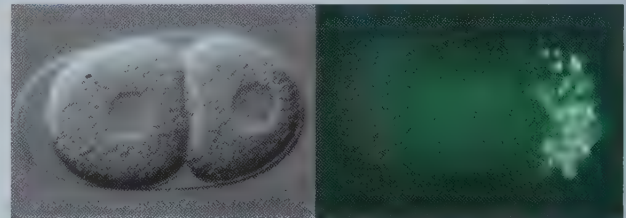
▼ **Figure 47.21** Le partitionnement des granules P durant le développement de *C. elegans*. Les micrographies par contraste interférentiel (à gauche) montrent les frontières entre les noyaux et les cellules au cours des deux premières divisions cellulaires. Les micrographies par fluorescence (à droite) montrent les mêmes stades embryonnaires colorés à l'aide d'un anticorps fluorescent, spécifique d'une protéine de granule P.



1 Ovule nouvellement fécondé



2 Zygote avant la première division



3 Embryon à deux cellules



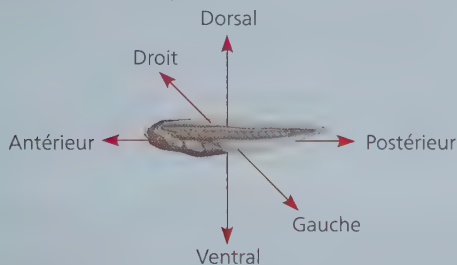
4 Embryon à quatre cellules

que cela soit. Lorsque l'ovocyte et le spermatozoïde fusionnent, la surface de l'ovocyte, soit la membrane plasmique et le cortex voisin, effectue une rotation par rapport au cytoplasme intérieur. Ce mouvement est appelé *rotation corticale*. Du pôle animal, cette rotation se fait toujours vers le point d'entrée du spermatozoïde (**figure 47.22b**). Les interactions entre les molécules du cortex végétatif et les molécules du cytoplasme à l'intérieur de l'hémisphère animal déclenchent alors l'activation des protéines de régulation. Une fois activées, ces protéines dirigent l'expression d'un ensemble de gènes dans les régions dorsales et d'un second ensemble de gènes dans les régions ventrales.



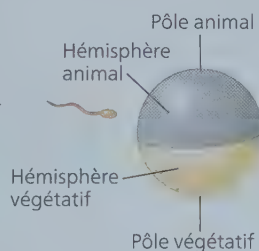
▼ **Figure 47.22** Les axes corporels et leur établissement chez un amphibien. Les trois axes s'établissent avant la segmentation du zygote.

**(a) Les trois axes d'un embryon entièrement développé.**

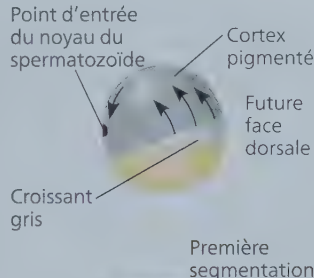


**(b) Établissement des axes.** La polarité de l'ovocyte ainsi que la rotation corticale sont primordiales pour l'établissement des axes corporels.

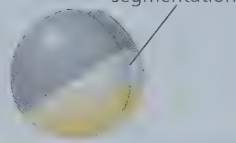
1 La polarité de l'ovocyte détermine l'axe antéropostérieur avant la fécondation.



2 Lors de la fécondation, le cortex pigmenté glisse sur le cytoplasme sous-jacent en direction du point d'entrée du noyau du spermatozoïde. Cette rotation (flèches noires) expose une région de cytoplasme pâle, le croissant gris, lequel indique la future face dorsale.



3 La première division de la segmentation scinde en deux le croissant gris. Une fois que sont établis les axes antéropostérieur et dorsoventral, l'axe gauche-droite l'est aussi, par défaut.



**ET SI ?** Dans une expérience, des chercheurs ont laissé la rotation corticale s'accomplir normalement, puis ils l'ont forcée à se produire dans la direction opposée. Il en a résulté un embryon à deux têtes. Comment expliqueriez-vous ce résultat, compte tenu de l'influence de la rotation corticale sur la formation de l'axe corporel ?

**L'établissement des axes corporels chez les mammifères, les oiseaux, les poissons et les insectes**

Il s'avère que plusieurs processus différents président à l'établissement de l'axe corporel chez les embryons animaux. Chez les mammifères, les spermatozoïdes semblent contribuer à la formation de cet axe, mais différemment de ce qui se passe chez la grenouille. Mentionnons notamment le rôle que joue l'orientation des noyaux de l'ovocyte et du spermatozoïde avant leur fusion dans l'emplacement du premier plan de segmentation.

Chez le poulet, la force gravitationnelle contribue à la détermination de l'axe antéropostérieur lorsque l'œuf descend l'oviducte avant d'être pondu par la poule. Chez le poisson-zèbre (*Dania rerio*), ce sont des signaux à l'intérieur de l'embryon qui établissent l'axe antéropostérieur de façon graduelle et en une seule journée. D'autres mécanismes encore existent chez les insectes, chez qui des gradients de facteurs de transcription activés dans tout le corps établissent à la fois l'axe antéropostérieur et l'axe dorsoventral (voir le concept 18.4).

Lorsque les axes antéropostérieur et dorsoventral sont établis, la position de l'axe gauche-droite l'est aussi, par défaut. Cependant, certains mécanismes moléculaires doivent déterminer le côté qui sera le gauche et celui qui sera le droit. Chez les vertébrés, il existe des différences gauche-droite marquées entre les positions des organes internes ainsi que dans l'organisation et la structure du cœur et du cerveau. Des recherches récentes ont révélé que les cils jouent un rôle majeur dans l'établissement de l'asymétrie gauche-droite, comme nous le verrons peu avant la fin du chapitre.

**L'affaiblissement du potentiel de développement de chaque cellule**

Nous avons vu précédemment que la détermination est l'établissement de la destinée d'une cellule donnée. L'ovule fécondé engendre les destinées de toutes les cellules. Au cours du développement, pendant combien de temps les cellules possèdent-elles cette propriété ? Le zoologiste allemand Hans Spemann s'est penché sur cette question en 1938. En manipulant des embryons de manière à perturber leur développement normal, puis en examinant la destinée de la cellule après manipulation, il a cerné la notion de *potentiel de développement* d'une cellule, c'est-à-dire la gamme de structures auxquelles cette cellule peut donner naissance (figure 47.23). Les travaux de Spemann et d'autres chercheurs ont révélé que les deux premiers blastomères de l'embryon de grenouille sont **totipotents**, c'est-à-dire capables de devenir n'importe lequel des types cellulaires présents chez l'adulte.

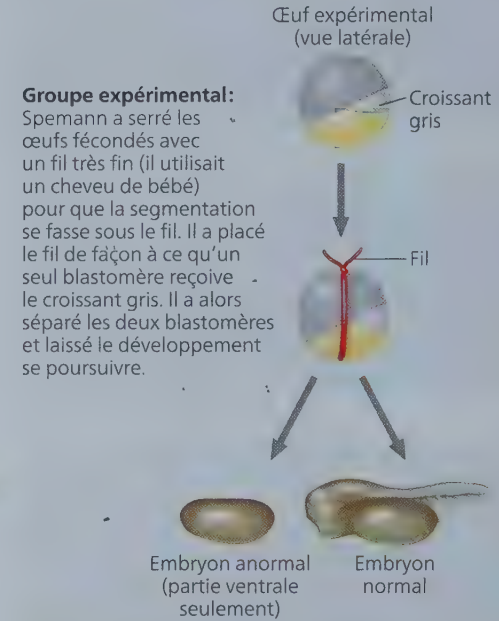
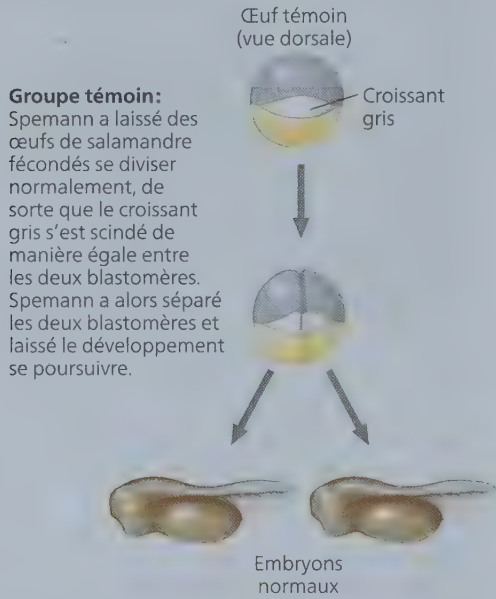
Chez les mammifères, les cellules de l'embryon restent totipotentes jusqu'au stade à huit cellules, soit nettement plus longtemps que chez beaucoup d'autres animaux. Des recherches récentes indiquent toutefois que, dans un embryon normal, les toutes premières cellules (même les deux premières) ne sont pas réellement équivalentes. Quand elles sont séparées, leur totipotence signifie vraisemblablement qu'elles peuvent orienter leur destinée en réaction à l'environnement embryonnaire. Une fois que l'embryon mammalien a atteint le stade à 16 cellules, ses cellules forment le trophoblaste ou l'embryoblaste. Bien que les cellules présentent un potentiel de développement plus limité à partir de ce stade, leurs noyaux sont encore totipotents, comme le montrent les expériences de transplantation et de clonage (voir les figures 20.17 et 20.18).

La totipotence des cellules au début de l'embryogenèse chez l'humain explique pourquoi on peut avoir un vrai jumeau. Les vrais jumeaux (monozygotes) se développent quand les cellules ou groupes de cellules embryonnaires se séparent. Si la séparation a lieu avant la différenciation du trophoblaste et de l'embryoblaste, deux embryons se forment, chacun doté de son propre chorion et de son propre amnios. C'est ce qui se produit chez le tiers environ des vrais jumeaux. Dans les autres cas, les

**Comment la distribution du croissant gris influence-t-elle sur le potentiel de développement des deux premières cellules filles ?**

■ **HYPOTHÈSE** ■ Hans Spemann, de l'Université de Fribourg, en Allemagne, a posé l'hypothèse selon laquelle des substances étaient distribuées de manière asymétrique dans le croissant gris.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Dans le but de vérifier cette hypothèse, Hans Spemann a réalisé l'expérience suivante, en 1938.



■ **RÉSULTATS** ■ Les blastomères qui reçoivent la moitié ou la totalité du croissant gris forment des embryons normaux, mais un blastomère qui ne reçoit rien du croissant gris donne un embryon anormal, dépourvu de structures dorsales.

■ **CONCLUSION** ■ Le potentiel de développement des deux blastomères normalement formés durant la première division dépend des déterminants cytoplasmiques situés dans le croissant gris.

**Source des données:** H. Spemann, *Embryonic Development and Induction*, Yale University Press, New Haven, CT (1938).

**FAITES UN DESSIN** ► Dessinez des lignes indiquant le plan selon lequel se produirait la première division cellulaire dans les œufs fécondés ci-dessus s'ils n'étaient l'objet d'aucune manipulation.

**ET SI ?** ► Dans une expérience similaire réalisée 40 ans plus tôt, l'embryologiste Wilhelm Roux a laissé la première segmentation se produire, puis il a détruit un seul blastomère à l'aide d'une aiguille. L'embryon qui s'est développé à partir du blastomère restant (ainsi que des débris cellulaires) était anormal et avait l'aspect d'un demi-embryon. Comment la présence de molécules dans la cellule morte pourrait-elle expliquer pourquoi les résultats de Roux étaient différents des résultats du groupe témoin de Spemann ?

deux embryons en développement partagent le même chorion et, très rarement, lorsque la séparation est particulièrement tardive, le même amnios également.

Quel que soit le degré de ressemblance ou de différence entre les cellules d'un jeune embryon d'une espèce donnée, l'affaiblissement progressif du potentiel de développement cellulaire est une caractéristique commune au développement chez tous les animaux. De façon générale, dans une gastrula qui a atteint un stade avancé de développement, la destinée des cellules propres à chaque tissu est déjà déterminée, ce qui n'est pas toujours le cas dans une jeune gastrula. Par exemple, si on remplace expérimentalement l'ectoderme dorsal par de l'ectoderme

prélevé à un autre endroit de la même gastrula, le tissu transplanté devient une plaque neurale. Toutefois, si on effectue la même expérience sur une gastrula arrivée à un stade avancé, l'ectoderme transplanté ne réagit pas à son nouvel emplacement et ne devient pas une plaque neurale.

**La détermination des destinées et le mode de formation par les signaux d'induction**

Au fur et à mesure que se poursuit le développement embryonnaire, les cellules influencent la destinée les unes des autres par induction. À l'échelle moléculaire, l'effet de l'induction (la

réponse à un signal d'induction) est généralement l'activation d'un ensemble de gènes qui va entraîner la différenciation des cellules cibles en tissus ou en cellules spécifiques. Examinons quelques exemples d'induction, un mécanisme de développement qui joue un rôle important dans l'organisation du plan corporel de base d'un embryon et dans la direction du développement tridimensionnel des membres chez les vertébrés.

### L'«organisateur» de Spemann et Mangold

Avant ses expériences sur la totipotence des cellules des œufs fécondés de grenouille, Hans Spemann avait étudié la détermination des destinées cellulaires durant la gastrulation. Dans

ces expériences, Spemann et son étudiante Hilde Mangold ont transplanté des tissus d'une jeune gastrula à une autre. À partir des résultats de leur expérience la plus célèbre, résumée à la **figure 47.24**, les deux scientifiques ont fait une découverte remarquable : non seulement la lèvre dorsale transplantée du blastopore de la jeune gastrula continuait d'être une lèvre de blastopore, mais elle déclenchait la gastrulation dans les tissus voisins. C'est ainsi qu'ils ont pu conclure que la lèvre dorsale du blastopore de la jeune gastrula jouait un rôle d'«organisateur» essentiel dans le développement embryonnaire en amorçant une série d'inductions aboutissant à la formation de la notocorde, du tube neural et d'autres organes.

## DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

### INVESTIGATION

#### La lèvre dorsale du blastopore peut-elle inciter les cellules d'une autre partie de l'embryon amphibien à changer leur destinée ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ Si un groupe de cellules orchestre la formation d'un organe de l'embryon, alors la transplantation de ce groupe de cellules dans une autre partie de l'embryon provoquera la formation d'une structure correspondant au lieu d'origine du greffon.

■ **EXPÉRIENCE** ■ En 1924, à l'Université de Fribourg, en Allemagne, Hans Spemann et Hilde Mangold ont étudié la capacité d'induction de la lèvre dorsale de la gastrula chez des tritons. Pour ce faire, ils ont transplanté un fragment de lèvre dorsale de gastrula sur la face ventrale d'une autre gastrula. Étant donné que l'embryon donneur était albinos et que sa gastrula était donc non pigmentée, les chercheurs pouvaient suivre *de visu* les effets que le greffon avait sur la destinée de l'embryon receveur.

■ **RÉSULTATS** ■ Les photographies ci-dessous proviennent d'une reprise de l'expérience classique de Spemann et Mangold dans laquelle les chercheurs ont utilisé la grenouille *Xenopus laevis*. En haut, le têtard provient d'une gastrula du groupe témoin. Lorsque les chercheurs ont transplanté la lèvre dorsale d'un donneur albinos (en bas à gauche) sur une gastrula du groupe expérimental, une seconde notocorde et un second tube neural sont apparus dans la région du greffon. Puis, un autre embryon s'est formé presque complètement, ce qui a produit un têtard à deux têtes.



■ **CONCLUSION** ■ La lèvre dorsale transplantée dans une autre région du receveur a incité les cellules à former des structures différentes de celles qu'elles étaient censées former. Le greffon a «organisé» le développement futur d'un embryon entier.

**Source des données :** H. Spemann et H. Mangold, Induction of embryonic primordia by implantation of organizers from a different species, traduction de V. Hamburger (1924). Repris dans *International Journal of Developmental Biology* 45:13-38 (2001) et E. M. De Robertis et H. Kuroda, Dorsal-ventral patterning and neural induction in *Xenopus* embryos, *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 20: 285-308 (2004).

**ET SI ?** ► Comme la transplantation a fait en sorte que le tissu du receveur s'est différencié de façon inusitée, on peut en déduire que la lèvre dorsale a probablement émis un signal quelconque. Si vous connaissiez une protéine capable d'émettre un signal de ce genre, de quelle façon son injection dans les cellules ventrales d'une gastrula vous permettrait-elle de vérifier son mécanisme de fonctionnement ?

Un siècle plus tard, les biologistes du développement continuent d'étudier les fondements moléculaires de l'induction exercée par l'*organisateur de Spemann et Mangold* (aussi appelé *organisateur de la gastrula* ou, simplement, *organisateur*). L'étude d'un facteur de croissance appelé *protéine 4 de la morphogénèse osseuse* (ou BMP4, pour *bone morphogenetic protein 4*) a donné des indices importants à cet égard. L'une des principales fonctions de l'organisateur semble être d'inactiver la protéine 4 sur la face dorsale de l'embryon. Cette inactivation permet à la face dorsale de former des structures dorsales comme la notocorde et le tube neural. Des protéines apparentées à la protéine 4 et à ses inhibiteurs existent également chez les invertébrés comme la drosophile, où elles contribuent aussi à orchestrer l'organisation de l'axe dorsoventral.

### La formation d'un membre chez les vertébrés

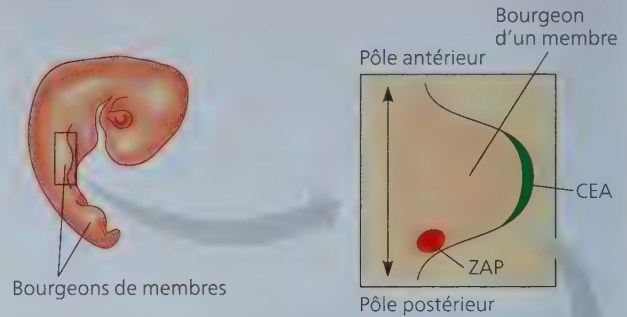
Les signaux d'induction jouent un rôle essentiel dans la **mise en place du plan d'organisation**, c'est-à-dire dans le processus qui assure l'arrangement des tissus et des organes à l'emplacement qui leur est caractéristique. On désigne l'ensemble des indices moléculaires qui déterminent la mise en place du plan d'organisation par l'expression générique **information de positionnement**. Ces indices situent chaque cellule par rapport à ses voisines et par rapport aux axes de l'organisme animal. Ils contribuent également à déterminer la réaction de chaque cellule et celle de ses cellules filles vis-à-vis des autres signaux moléculaires durant le développement embryonnaire.

Au concept 18.4, nous avons examiné la mise en place du plan d'organisation en analysant le développement de la drosophile. Pour l'étude des plans d'organisation chez les vertébrés, le développement des membres chez le poulet est un modèle très utile. Les ailes et les pattes, comme tous les membres des vertébrés, apparaissent d'abord sous la forme d'ébauches de tissu appelées *bourgeons de membres* (figure 47.25a). Chaque partie du membre du poulet (os ou muscle) se forme à un endroit précis et selon une orientation bien déterminée par rapport à trois axes : l'axe proximodistal (de la racine du membre au bout des doigts), l'axe antéropostérieur (du bord avant au bord arrière du membre, ou du pouce à l'auriculaire) et l'axe dorsoventral (de la face supérieure à la face inférieure, ou du dos de la main à la paume), comme le montre la figure 47.25b.

Dans un bourgeon de membre, le développement du membre subit une influence déterminante de la part de deux organisateurs : la crête ectodermique apicale et la zone d'activité polarisante. La **crête ectodermique apicale (CEA)** est une région épaissie de l'ectoderme, située au sommet du bourgeon (voir la figure 47.25a). L'ablation chirurgicale de la CEA bloque la croissance du membre selon l'axe proximodistal. Pourquoi ? Parce que la CEA sécrète une protéine appelée *facteur de croissance des fibroblastes* (FGF) qui favorise la croissance du bourgeon de membre. Si on remplace la CEA par des billes imprégnées de FGF, un membre presque normal se forme.

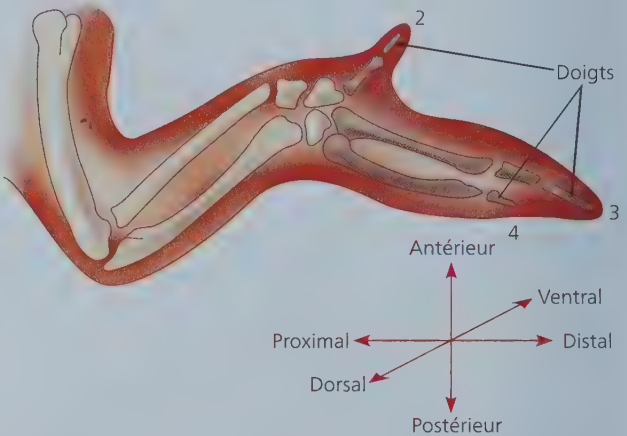
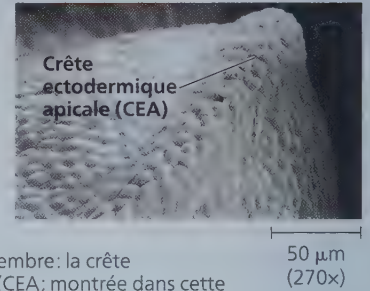
L'autre organisateur du bourgeon de membre, la **zone d'activité polarisante (ZAP)**, est une masse spécialisée de tissu mésodermique (voir la figure 47.25a). La ZAP est responsable du développement du membre le long de son axe antéropostérieur. Les cellules qui en sont les plus proches donnent les structures postérieures, comme le plus postérieur des trois doigts du poulet (l'homologue de notre auriculaire), tandis que les cellules les

▼ **Figure 47.25** La régulation du développement d'un membre chez les vertébrés par les «organisateurs».



#### (a) Les «organisateurs».

Chez les vertébrés, les membres se développent à partir d'excroissances appelées bourgeons de membres. Deux régions sont des «organisateurs» essentiels dans la mise en place des plans d'organisation d'un membre : la crête ectodermique apicale (CEA; montrée dans cette MEB) et la zone d'activité polarisante (ZAP).



(b) **Une aile d'embryon de poulet.** Chaque cellule embryonnaire reçoit une information de positionnement indiquant son emplacement par rapport aux trois axes du membre. La CEA et la ZAP sécrètent des molécules qui transmettent cette information. (Les chiffres désignent les doigts selon une convention propre aux membres des vertébrés. L'aile d'un poulet possède seulement quatre doigts; le premier doigt pointe vers l'arrière et n'est pas montré.)

plus éloignées donnent les structures antérieures, comme le plus antérieur des doigts du poulet (l'homologue de notre pouce). L'une des plus importantes sources de données au sujet de ce modèle est la série d'expériences que des chercheurs ont réalisée sur les greffes de tissus et qui est décrite à la figure 47.26.

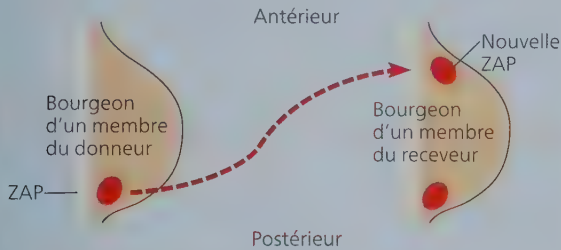
Comme la CEA, la ZAP exerce des effets sur le développement en sécrétant une protéine appelée *Sonic hedgehog* (ou SHH, pour *Sonic hedgehog homolog*). Le nom de ce facteur renvoie au nom



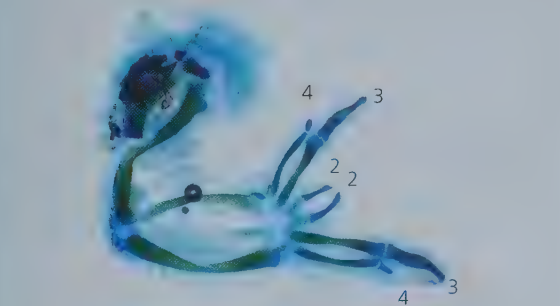
## Quel est le rôle de la zone d'activité polarisante (ZAP) dans la mise en place du plan d'organisation d'un membre de vertébré ?

■ **HYPOTHÈSE** ■ En 1985, des chercheurs souhaitaient étudier la nature de la zone d'activité polarisante. Ils ont émis l'hypothèse que la ZAP est responsable d'une partie de la mise en place du plan d'organisation de l'aile d'un poulet.

■ **EXPÉRIENCE** ■ Pour vérifier leur hypothèse, les chercheurs ont prélevé une ZAP chez un embryon de poulet donneur et l'ont transplantée sous l'ectoderme de la région antérieure d'un bourgeon de membre d'un autre poulet, faisant en sorte que l'animal receveur possède désormais deux zones d'activité polarisante.



■ **RÉSULTATS** ■ La structure qui apparaît dans le membre en formation de l'embryon greffé est une image en miroir des doigts normaux, qui se sont aussi formés (reportez-vous à la figure 47.25b pour voir un schéma d'une aile de poulet normale).



■ **CONCLUSION** ■ L'arrangement en miroir qu'on observe dans cette expérience donne à penser que les cellules de la ZAP sécrètent une molécule de signalisation qui diffuse de sa source et transmet une information de positionnement correspondant à «postérieur». À mesure que la distance de la ZAP augmente, la concentration du signal chimique diminue, d'où la formation de doigts davantage antérieurs.

**Source des données:** L. S. Honig et D. Summerbell, Maps of strength of positional signalling activity in the developing chick wing bud, *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 87: 163-174 (1985).

**ET SI ?** ► Supposons que vous avez appris que la ZAP se forme après la CEA. Vous émettez donc l'hypothèse que la CEA est indispensable à la formation de la ZAP. Si vous enlevez la CEA et recherchez l'expression de la protéine SHH, en quoi cela vous permettrait-il de vérifier votre hypothèse ?

d'un personnage de jeu vidéo et à une protéine semblable que possède *Drosophila* et qui régule également le développement. Si des cellules modifiées génétiquement pour produire de grandes quantités de *Sonic hedgehog* sont greffées dans la région antérieure d'un bourgeon de membre normal, une structure en miroir se forme (comme si on avait greffé une ZAP au même endroit). De plus, des expériences effectuées sur des souris révèlent que la production de la protéine SHH dans une partie du bourgeon où elle est normalement absente peut causer l'apparition de doigts surnuméraires.

La CEA et la ZAP déterminent la position des axes des bourgeons de membres, mais qu'est-ce qui détermine si un bourgeon de membre doit devenir un membre antérieur ou un membre postérieur ? C'est l'information fournie par les plans d'organisation spatiale des gènes *Hox*, qui attribuent des destinées différentes selon les régions du corps (voir la figure 21.20).

Le FGF ainsi que les protéines BMP4, SHH et Hox ne sont que quelques-unes des nombreuses molécules de communication qui régissent la destinée des cellules chez les animaux. Maintenant qu'ils connaissent les rôles fondamentaux de ces molécules dans le développement embryonnaire, les chercheurs peuvent étudier leurs fonctions dans l'organogenèse, plus particulièrement dans le développement du cerveau.

## Le rôle des cils dans la destinée des cellules

Récemment, des chercheurs ont constaté que les organites cellulaires appelés «cils» jouent un rôle essentiel dans les instructions qui définissent la destinée des cellules embryonnaires. À l'instar des autres mammifères, les humains ont des cils immobiles et des cils vibratiles (voir la figure 6.24). Les cils primaires immobiles, ou *monocils*, garnissent la surface de presque toutes les cellules, alors que les cils vibratiles ne se trouvent que sur les cellules qui déplacent du liquide à leur surface, comme les cellules épithéliales des voies respiratoires, ainsi que sur les spermatozoïdes (sous la forme de flagelles, lesquels permettent aux spermatozoïdes de se déplacer). Les cils immobiles et les cils vibratiles jouent un rôle crucial dans le développement.

Des études en génétique révèlent des éléments fort éclairants sur le rôle des monocils dans le développement. En 2003, des généticiens ont découvert que certaines mutations qui entraînaient le développement du système nerveux de la souris commune (*Mus musculus*) gênaient aussi les gènes participant à la fabrication des monocils. D'autres chercheurs ont constaté que certaines mutations à l'origine d'une maladie rénale grave chez la souris altèrent un gène important pour le transport de substances le long des monocils. On a également établi des liens entre les mutations qui inhibent le fonctionnement des monocils et la polykystose rénale chez les humains.

Comment les monocils participent-ils au développement ? Les études montrent que les monocils accomplissent leur fonction à la surface des cellules : telles des antennes, ils reçoivent des informations de plusieurs protéines de communication, dont la SHH. Des mécanismes régulent les protéines réceptrices des cils et leur permettent d'être sensibles à certains signaux. Lorsque les monocils sont défectueux, la communication s'en trouve perturbée.

Des études portant sur le syndrome de Kartagener ont permis de mieux comprendre le rôle des cils vibratiles dans le développement. Le syndrome de Kartagener regroupe un certain

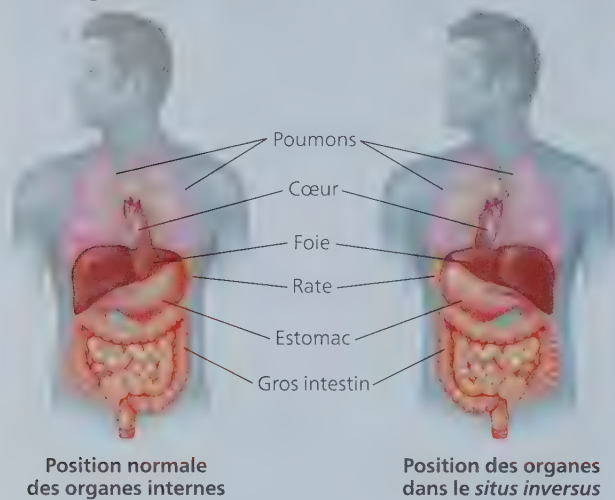
nombre de problèmes de santé qui souvent se manifestent collectivement, notamment par l'infertilité masculine due à l'immobilité des spermatozoïdes et, chez les deux sexes, par des infections des sinus nasaux et des bronches. Dans ce syndrome, toutefois, le plus étonnant était un *situs inversus*, c'est-à-dire la disposition inverse, « en miroir », de tous les organes viscéaux par rapport au plan gauche-droite (figure 47.27). Par exemple, dans le *situs inversus*, le cœur se situe du côté droit plutôt que du côté gauche. (Comme tel, toutefois, ce *situs inversus* ne cause pas de problème de santé important.)

Les chercheurs qui étudient le syndrome de Kartagener savent maintenant que les manifestations de ce syndrome découlent toutes d'une anomalie qui rend les cils immobiles. En effet, sans motilité, la queue du spermatozoïde est incapable de battre, et les cils des voies respiratoires ne peuvent pas déloger le mucus et les agents infectieux. Quelle est la cause du *situs inversus*? Selon le modèle actuel, le mouvement ciliaire dans une

région particulière de l'embryon est essentiel au développement normal. Les données indiquent que le mouvement des cils produit un courant qui déplace les liquides vers la gauche et rompt ainsi la symétrie entre les côtés gauche et droit. Sans ce courant, l'asymétrie gauche-droite se produit de manière aléatoire; un *situs inversus* apparaît chez la moitié de ces embryons.

Si nous examinons le développement dans sa globalité, nous pouvons voir qu'une séquence d'événements s'en dégage, ponctuée par des cycles de signalisation et de différenciation. Au début du développement, des asymétries cellulaires permettent à différents types de cellules de s'inciter les unes les autres à exprimer différents ensembles de gènes. Les produits de ces gènes font ensuite en sorte que les cellules se différencient en types particuliers. En coordination avec la morphogénèse, divers plans d'organisation s'établissent dans toutes les parties de l'embryon en développement. Et ces processus aboutissent à la production d'un agencement complexe de nombreux tissus et organes, chaque organe et chaque tissu jouant son rôle à l'endroit prévu, de sorte que l'organisme constitue une entité coordonnée.

▼ **Figure 47.27** Le *situs inversus*, une inversion de l'asymétrie normale gauche-droite dans le thorax et l'abdomen.



RETOUR SUR LE CONCEPT **47.3**

1. En quoi la formation des axes et les plans d'organisation diffèrent-ils ?
2. **FAITES DES LIENS** ► En quoi un gradient morphogénétique se distingue-t-il des déterminants cytoplasmiques et des interactions inductives à l'égard du groupe de cellules sur lequel il agit (voir le concept 18.4) ?
3. **ET SI ?** ► Si les cellules ventrales de la jeune gastrula d'un amphibien sont forcées, en laboratoire, d'exprimer une grande quantité d'une protéine qui inhibe la BMP4, un second embryon pourrait-il se développer ? Expliquez votre réponse.
4. **ET SI ?** ► Si vous retirez la ZAP d'un bourgeon de membre et que vous insérez une bille imbibée de SHH au milieu du bourgeon de membre, quel résultat obtiendrez-vous, à votre avis ?

Voir les réponses proposées à l'appendice A.

# RÉVISION DU CHAPITRE 47



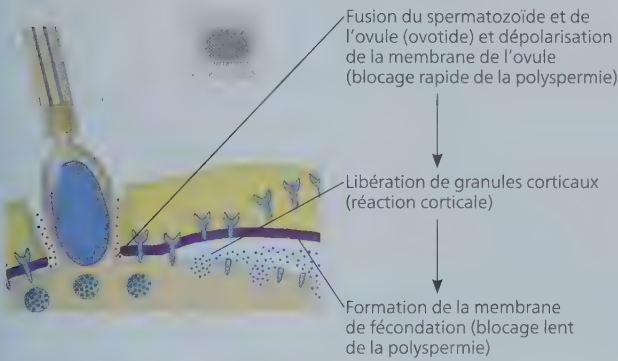
Consultez votre MANUEL NUMÉRIQUE, qui vous donne accès aux animations, aux exercices et à la plateforme d'anatomie interactive.

## Résumé des concepts clés

### CONCEPT 47.1

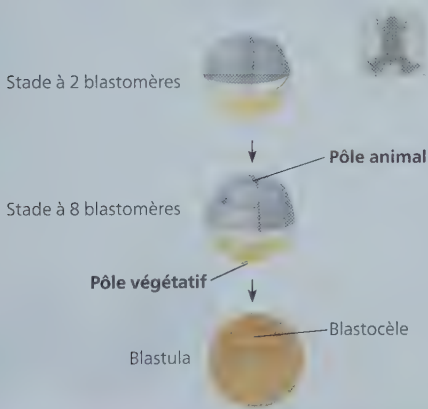
#### La fécondation et la segmentation amorcent le développement embryonnaire (p. 1148 à 1154)

- La **fécondation** forme un zygote diploïde et amorce le développement embryonnaire. La **réaction acrosomiale** libère des hydrolases spermatiques qui traversent en la digérant la substance qui entoure l'ovule.



Chez les mammifères, au cours de la fécondation, la réaction corticale modifie la **zone pellucide** et établit ainsi le blocage lent de la polyspermie.

- La fécondation est suivie de la **segmentation**, étape de division cellulaire accélérée, sans croissance, dont il résulte un grand nombre de cellules appelées **blastomères**. La quantité de **vitellus** ainsi que sa distribution influe fortement sur le résultat de la segmentation. Chez bien des espèces, la fin de l'étape de la segmentation crée une sphère multicellulaire, appelée **blastula**, qui contient une cavité remplie de liquide, le **blastocèle**.

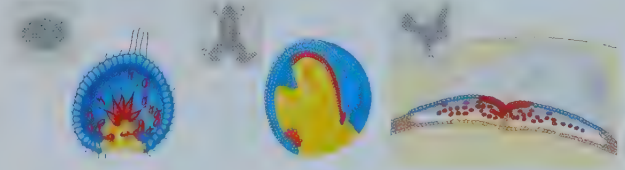


? Quel événement se produisant à la surface de la cellule serait probablement mis en échec si un spermatozoïde entraînait en contact avec un ovule d'une autre espèce ?

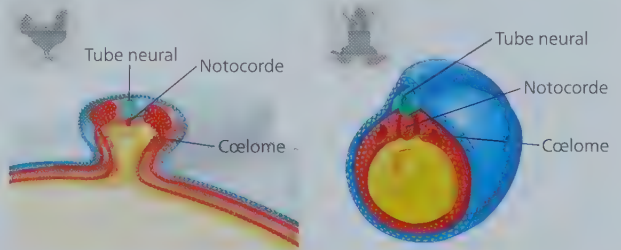
### CONCEPT 47.2

#### Chez les animaux, la morphogenèse comporte des modifications touchant la forme, l'emplacement et la survie des cellules (p. 1154 à 1162)

- La **gastrulation** transforme la blastula en une **gastrula** constituée d'un tube digestif rudimentaire et de trois **feuilletts embryonnaires** : l'**ectoderme** (en bleu), qui forme l'enveloppe externe de l'embryon ; le **mésoderme** (en rouge), qui forme la couche intermédiaire ; et l'**endoderme** (en jaune), qui engendre les tissus internes.



- La gastrulation et l'organogenèse des mammifères ressemblent à celles des oiseaux et des autres reptiles. Après la fécondation et le début de la segmentation, qui se déroulent dans l'un des oviductes, le **blastocyste** s'implante dans l'utérus. Le **trophoblaste** amorce alors la formation de la partie fœtale du placenta. L'embryon proprement dit se développe à partir d'une seule couche de cellules, l'épiblaste, à l'intérieur du blastocyste.
- Chez les oiseaux, les autres reptiles et les mammifères, les embryons se développent dans un sac rempli de liquide, qui est lui-même contenu dans une coquille ou dans l'utérus maternel. Dans ces organismes, les trois feuilletts embryonnaires produisent quatre **membranes extraembryonnaires** : l'amnios, le chorion, le sac vitellin et l'allantoïde.
- Les organes du corps de l'animal se développent à partir de portions précises des trois feuilletts embryonnaires. Chez les vertébrés, les premières étapes de l'**organogenèse** constituent la neurulation, c'est-à-dire la formation de la **notocorde** par les cellules du mésoderme dorsal et la formation du **tube neural** du fait du repliement de la plaque neurale de l'ectoderme.



- Des remaniements du cytosquelette font en sorte que les cellules changent de forme et se déplacent au cours de la gastrulation et de l'organogenèse. Les invaginations et l'**extension convergente** sont des exemples de ce processus. Le cytosquelette joue aussi un rôle dans la migration cellulaire. Celle-ci est régie par les molécules d'adhérence cellulaire ainsi que par la matrice extracellulaire, qui aident les cellules à se rendre en des endroits précis. Les cellules migratoires sont issues tant de la crête neurale que des **somites**.
- Au cours du développement d'un animal, certains processus font intervenir l'**apoptose**, un processus de mort cellulaire programmée.

? Nommez quelques-unes des fonctions de l'apoptose dans le développement.

## Les déterminants cytoplasmiques et les signaux d'induction régulent la destinée des cellules (p. 1162 à 1170)

- Les **cartes des territoires présomptifs** établies par des moyens expérimentaux montrent que des régions données du zygote ou de la blastula deviennent en se développant des parties des embryons plus âgés. Les scientifiques ont établi la lignée complète des cellules de *C. elegans* et montré que la mort cellulaire programmée contribue au développement chez les animaux. Chez toutes les espèces, le potentiel de développement des cellules est de plus en plus limité à mesure que le développement embryonnaire progresse.
- Dans un embryon en cours de développement, les cellules reçoivent et interprètent une **information de positionnement** qui leur indique l'emplacement qu'elles doivent occuper. Cette information prend souvent la forme de molécules de signalisation sécrétées par les cellules de certaines régions de l'embryon appelées **organisateurs**. Ces régions sont, par exemple, laèvre dorsale du blastopore de la gastrula, chez les amphibiens, ou la **crête ectodermique apicale (CEA)** et la **zone d'activité polarisante (ZAP)** d'un bourgeon de membre, chez les vertébrés. Dans les cellules qui les reçoivent, les molécules de signalisation influent sur l'expression génétique et entraînent la **différenciation** et la formation de structures déterminées.

**?** Supposons que vous avez découvert deux classes de mutations chez la souris, une qui nuit uniquement au développement des membres et l'autre qui entrave à la fois le développement des membres et des reins. Laquelle des deux classes sera la plus susceptible d'altérer le fonctionnement des monocils ? Expliquez votre réponse.

## Évaluation

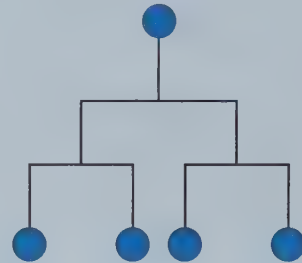
### NIVEAU 1 : CONNAISSANCE ET COMPRÉHENSION

- Chez l'oursin, la réaction corticale a pour conséquence directe :
  - la formation d'une membrane de fécondation.
  - le blocage rapide de la polyspermie.
  - la production d'une impulsion électrique par l'ovotide.
  - la fusion du noyau de l'ovotide et de celui du spermatozoïde.
- Parmi les éléments énumérés ci-dessous, lesquels se retrouvent à la fois dans le développement des oiseaux et dans celui des mammifères ?
  - La segmentation holoblastique.
  - L'épiblaste et l'hypoblaste.
  - Le trophoblaste.
  - Le croissant gris.

- L'archentéron devient :
  - le mésoderme.
  - l'endoderme.
  - le placenta.
  - la lumière du tube digestif.
- Quelle adaptation structurale permet à la poule de pondre des œufs dans un milieu sec plutôt que dans l'eau ?
  - Des membranes extraembryonnaires.
  - Le vitellus.
  - La segmentation.
  - La gastrulation.

### NIVEAU 2 : APPLICATION ET ANALYSE

- Si on traite un ovule en employant de l'EDTA, une substance chimique qui lie les ions calcium et magnésium :
  - la réaction acrosomiale sera bloquée.
  - la fusion des noyaux du spermatozoïde et de l'ovule sera bloquée.
  - le blocage rapide de la polyspermie ne se produira pas.
  - la membrane de fécondation ne se formera pas.
- Chez les humains, des vrais jumeaux peuvent se présenter parce que :
  - les cellules extraembryonnaires interagissent avec le noyau du zygote.
  - une extension convergente a lieu.
  - les blastomères nouvellement formés peuvent donner un embryon complet s'ils sont isolés.
  - le croissant gris divise l'axe dorsoventral en nouvelles cellules.
- Des cellules prélevées dans le tube neural d'un embryon de grenouille ont été transplantées dans la face ventrale d'un autre embryon. Les cellules ont donné naissance à des tissus du système nerveux. Ce résultat indique que les cellules transplantées étaient :
  - totipotentes.
  - déterminées.
  - différenciées.
  - mésenchymateuses.
- FAITES UN DESSIN** ▶ Chaque cercle bleu de la figure ci-dessous représente une cellule d'une lignée cellulaire. Dessinez deux versions modifiées de cette lignée cellulaire : chaque version doit produire trois cellules. Utilisez l'apoptose dans une des deux versions en faisant un X sur les cellules mortes.



Voir les réponses proposées à l'appendice A.