

# Le développement de l'œuf de Batracien

par François GRAF\* (texte et photographies)

\* 75A rue du Faubourg Raines - 21000 DIJON

Grenouille verte.



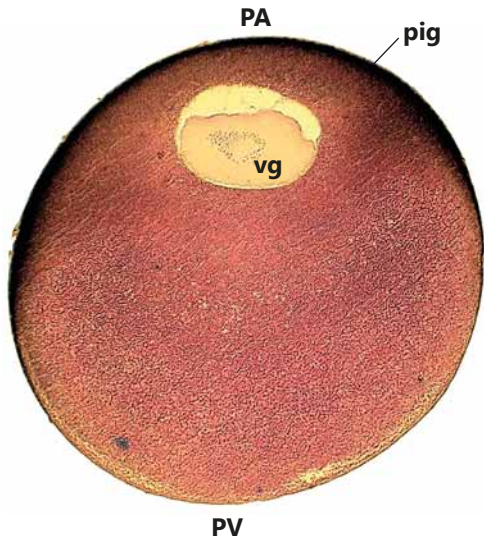
L'étude du développement de l'œuf de Batracien, relativement simple, est à l'origine de la compréhension du développement embryonnaire des œufs de tous les Vertébrés.

Le développement de la grenouille est dit **indirect** car il comporte deux phases pour atteindre l'état adulte : une période **embryonnaire** correspondant au développement de l'œuf en **larve à branchies externes** et une période **post-embryonnaire** au cours de laquelle le **têtard** (à branchies internes) se **métamorphosera** en grenouille.

## Le développement embryonnaire

### 1. L'ovogenèse et la fécondation

L'œuf de Grenouille est dit hétérolécithe car il renferme une grande quantité de substances de réserve (vitellus) réparties de façon hétérogène dans l'ensemble du cytoplasme. L'organisation de l'ovocyte nécessite 3 années. L'accroissement de taille de l'ovocyte commence (dans l'ovaire) 2 ans avant la ponte, pendant cette période sa taille passe de 100 microns à 1600 microns (1,6 mm). Le noyau s'accroît à peu près dans les mêmes proportions pour atteindre environ 500 microns en fin de **vitellogenèse**, on le nomme **vésicule germinative**. La **vésicule germinative** correspond au noyau de l'ovocyte au cours de la longue prophase de la première division de la méiose. L'accroissement de taille du noyau résulte d'activités nucléaires intenses, la période de vitellogenèse correspondant non seulement à l'accumulation dans l'ovocyte de **nutriments** (vitellus) qui permettront la survie de l'embryon durant les premières étapes du développement jusqu'à ce qu'il puisse se nourrir, mais aussi au **stockage d'éléments qui seront très actifs pendant les premières phases du développement** (organites cellulaires tels que mitochondries et ribosomes, polymérase de l'ADN, polymérase de l'ARN, ARNt, ARNm, histones, protéines de structure ou informationnelles). La vésicule germinative (**photographie 1**) renferme alors plusieurs centaines de nucléoles. La présence d'un **pigment cortical** noir sur les 3/4 de



Photographie 1. Ovocyte de Grenouille en fin de vitellogenèse.

L'accroissement de taille de l'ovocyte commence 2 ans avant la ponte, pendant cette période sa taille passe de 100 microns à 1600 microns (1,6 mm) (soit 100 fois plus grande qu'une cellule standard). Le noyau s'accroît à peu près dans les mêmes proportions pour atteindre environ 500 microns en fin de vitellogenèse, on le nomme vésicule germinative. La vésicule germinative correspond au noyau de l'ovocyte au cours de la longue prophase de la première division de la méiose. L'accroissement de taille du noyau résulte d'activités nucléaires intenses, la période de vitellogenèse correspondant non seulement, à l'accumulation dans l'ovocyte de nutriments (vitellus) qui permettront la survie de l'embryon durant les premières étapes du développement jusqu'à ce qu'il puisse se nourrir, mais aussi au stockage d'éléments qui seront très actifs pendant les premières phases du développement (organites cellulaires tels que mitochondries et ribosomes, polymérase de l'ADN, polymérase de l'ARN, ARNt, ARNm, histones, protéines de structure ou informationnelles). La vésicule germinative renferme alors plusieurs centaines de nucléoles.

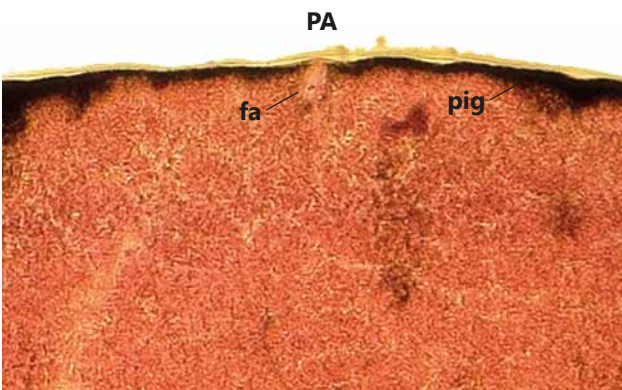
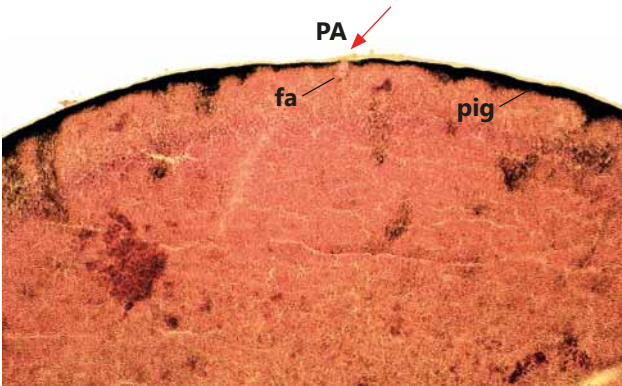
*Légende*

PA : pôle animal

PV : pôle végétatif

vg : vésicule germinative (dénomination de ce noyau très particulier du fait notamment de la duplication de son ADN (4C ADN) et du grand nombre de nucléoles)

pig : pigment cortical noir, essentiellement réparti au niveau de l'hémisphère animal qui apparaît donc noir en vue externe, alors que la calotte de l'hémisphère végétatif, dépourvue de pigment, apparaît blanche ou plus claire.



Photographies 2a et 2b. Pôle animal d'un ovocyte sur le point d'être fécondé.

En fin de vitellogenèse le noyau reprend le cours de la méiose et sera bloqué en métaphase de deuxième division de la méiose jusqu'à la fécondation. La fécondation conduit à la formation d'un nouveau noyau (noyau de fécondation).

*Légende*

PA : pôle animal

fa : fuseau achromatique, le noyau étant bloqué en métaphase

pig : pigment cortical

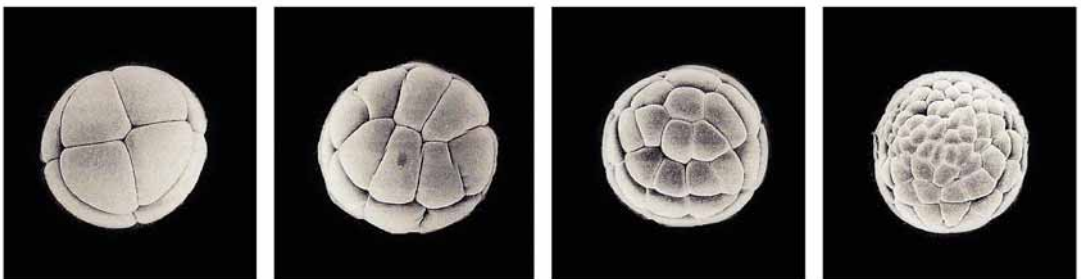
La flèche rouge indique le matériel nucléaire dans le fuseau achromatique (fa). On remarque aisément que le matériel nucléaire ne correspond qu'à une infime partie du cytoplasme : le rapport nucléoplasmique est alors extrêmement faible.

la surface cytoplasmique, la position excentrée du noyau et la répartition des différents constituants selon des gradients inversés font que l'ovocyte présente une **symétrie axiale** définie par un axe passant par le **pôle animal (PA)** et le **pôle végétatif (PV)**. En fin de vitellogenèse et plus précisément au moment de l'ovulation, le noyau reprend le cours de la méiose et sera bloqué en métaphase de deuxième division de la méiose jusqu'à la fécondation (**photographies 2a et 2b**). L'ovule est alors délimité par la membrane plasmique et enveloppé par le **chorion**, une membrane plus épaisse secrétée dans l'ovaire et à l'intérieur de laquelle s'effectue l'embryogenèse. Après l'ovulation, les ovules s'engagent dans les oviductes où ils seront enrobés d'une couche de mucus qui gonflera dans l'eau.

La fécondation conduit à la formation d'un nouveau noyau (noyau de fécondation) mais aussi à la **symétrisation** du germe. Lors de la ponte cloacale, les ovules ont des positions diverses, les axes PA-PV étant en positions obliques, certains pouvant même présenter le PV vers le haut (le PV étant dépourvu de pigment apparaissant blanchâtre). La fécondation entraîne tout d'abord une **rotation d'équilibrage** en provoquant la formation d'un espace périvitellin important entre la membrane plasmique de l'ovule et le chorion, la cellule-œuf est alors soumise à la pesanteur et les axes PA-PV prennent la position verticale ; la fécondation entraîne ensuite une **rotation de symétrisation** par un mouvement de bascule en bloc du seul pigment cortical (sous la membrane plasmique) du côté du point de pénétration du spermatozoïde. La cellule-œuf présente alors un plan de symétrie défini par l'axe PA-PV et le point d'entrée du spermatozoïde : l'axe PA-PV correspond approximativement au futur axe antéro-postérieur, la région de pénétration du spermatozoïde deviendra la future région ventrale et la région opposée la future région dorsale, il en ressort de même la détermination des côtés droit et gauche. On voit ainsi que l'un des premiers programmes de la réalisation de l'embryon est déclenché par un facteur extérieur, le point de pénétration du spermatozoïde étant aléatoire.

## 2. La segmentation

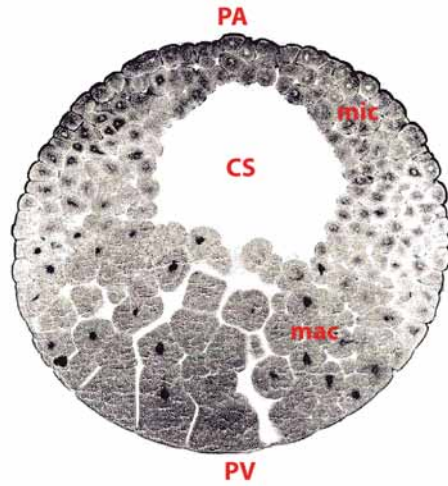
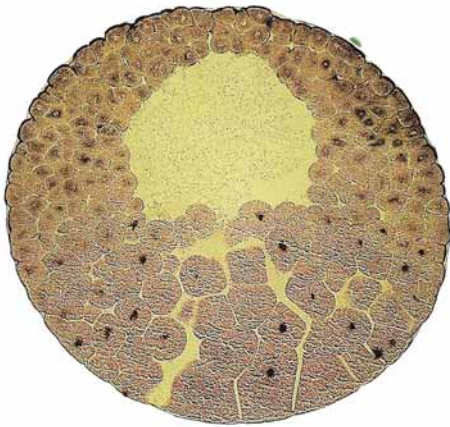
La cellule-œuf va alors se diviser en 2, puis 4, puis 8 puis 16 **blastomères**, c'est le commencement de la phase de segmentation (**photographie 3**) qui est au début une succession de **mitoses sans interphases**. Cette première partie du développement est programmée par des **informations stockées** dans le cytoplasme de l'œuf au cours de la phase de vitellogenèse. Dans les blastomères les noyaux ne reprendront le contrôle du cytoplasme et de l'activité cellulaire que lorsque le rapport nucléoplasmique (volume du noyau par rapport au volume du cytoplasme) sera voisin de la normale, il y aura alors réapparition de l'interphase dans les cycles cellulaires. La cellule-œuf se divise en 2 puis 4 blastomères égaux, les plans de clivage passant par l'axe PA-PV, la division de ces énormes cellules se réalisant par l'intervention d'un anneau de microfilaments contractiles corticaux qui se resserre, étranglant la gigantesque cellule jusqu'à sa division. Le passage du stade 4 au stade 8 s'effectue par un plan perpendiculaire à l'axe PA-PV et aboutit à des



Photographie 3. Phases de la segmentation.

La cellule-œuf va alors se diviser en 2, puis 4, puis 8 puis 16 blastomères, c'est le commencement de la phase de segmentation qui est au début une succession de mitoses sans interphases. Cette première partie du développement est programmée par des informations stockées dans le cytoplasme de l'œuf au cours de la phase de vitellogenèse. Dans les blastomères les noyaux ne reprendront le contrôle du cytoplasme et de l'activité cellulaire que lorsque le rapport nucléoplasmique sera voisin de la normale, il y aura alors réapparition de l'interphase dans les cycles cellulaires.



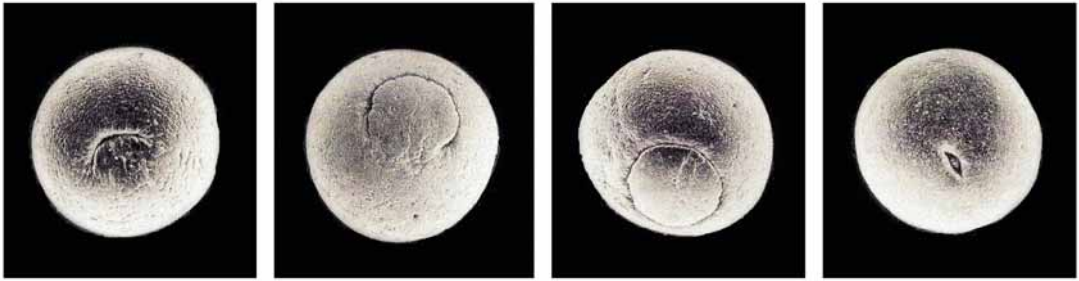


Photographies 4 et 5. Germe de Grenouille au stade blastule (coupe sagittale).

Les premières phases de segmentation de l'œuf aboutissent à la mise en place du premier feuillet cellulaire (le blastoderme) qui délimite la cavité de segmentation. Le blastoderme est pluristratifié comme le sont tous les épithéliums des Vertébrés

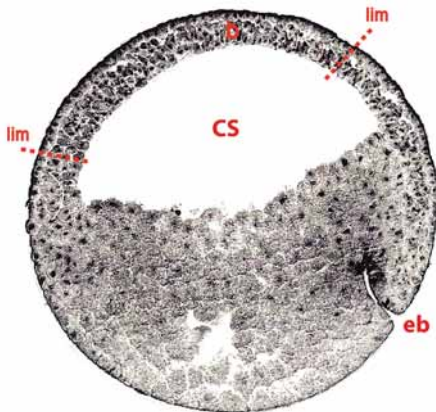
*Légende*

- PA** : pôle animal ; **PV** : pôle végétatif.
- CS** : cavité de segmentation
- mac** : macromères ; **mic** : micromères



Photographie 6. Phases de la gastrulation.

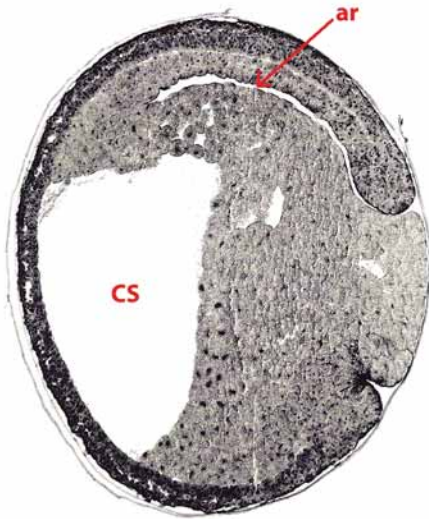
Cette phase qui correspond au passage du germe de l'état de 1 feuillet (le blastoderme) à l'état de 3 feuillets se manifeste extérieurement par l'apparition d'une encoche en arc de cercle qui prend la forme d'un fer à cheval puis d'un cercle avant de se résoudre en un trou (correspondant au futur anus). Ces images externes témoignent des différents stades de l'invagination du matériel endodermique et mésodermique.



*Légende*

- b** : blastoderme
- CS** : cavité de segmentation
- eb** : encoche blastoporale
- lim** : limite de l'invagination, l'ensemble des territoires cellulaires situés sous cette limite (futur endoderme et mésoderme) vont s'invaginer (embolie) en même temps que ceux situés au-dessus de cette limite (futur ectoderme) vont s'étaler pour les recouvrir (épibolie), le germe conservant extérieurement la même forme. Cette coupe sagittale correspond au stade où l'encoche blastoporale est en arc de cercle, c'est le tout début de la gastrulation.

Photographie 7. Gastrulation 1 (coupe sagittale).

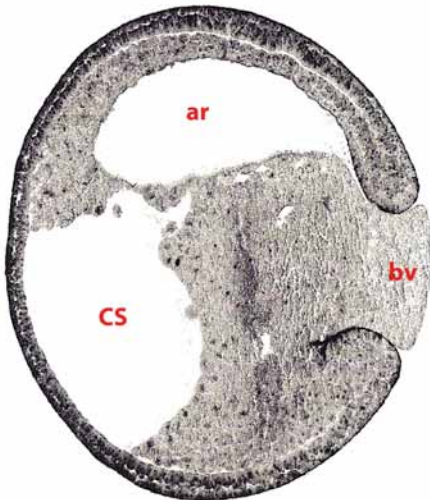


Photographie 8. Gastrulation 2 (coupe sagittale).

Légende

ar : archentéron

CS : cavité de segmentation. C'est le stade du bouchon vitellin (encoche blastoporale en forme de cercle) avec l'apparition de l'archentéron c'est à dire du futur tube digestif. Remarquer que le blastoderme apparait nettement plus mince qu'au stade précédent du fait qu'il s'aplatit pour s'étaler à la surface du germe.



Photographie 9. Gastrulation 3 (coupe sagittale).

Légende

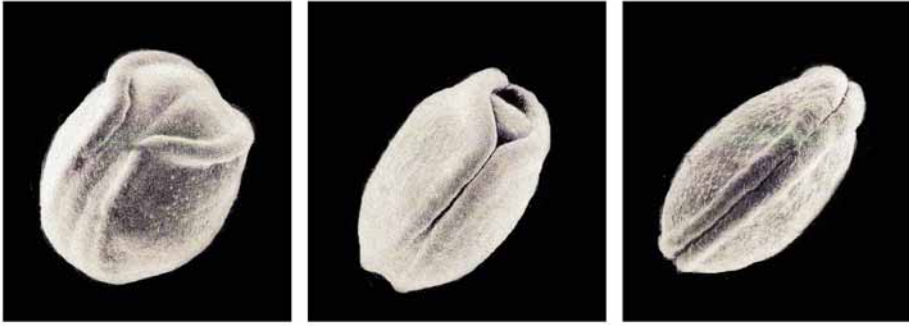
ar : archentéron ; bv : bouchon vitellin

CS : cavité de segmentation. Poursuite de la gastrulation avec le développement de la cavité de l'archentéron et la réduction de la cavité de segmentation. Remarquer que le «toit» de l'archentéron est, comme dans les stades précédents, intimement appliqué au blastoderme primitif, la migration des cellules s'effectuant sur un tapis de fibronectine sécrété à la base du blastoderme.

divisions inégales, les blastomères les plus proches du PA plus petits sont nommés **micromères**, ceux plus proches du PV beaucoup plus gros sont nommés **macromères**. Les divisions qui étaient jusqu'à présent synchrones deviennent alors plus rapides vers le PA qu'à l'opposé, ceci résultant du fait que les blastomères du PV sont plus chargés en nutriments (éléments inertes) que les blastomères du PA. À partir du stade 8 il apparaît à l'intérieur du germe une petite cavité qui va s'agrandir au cours de la segmentation, c'est la **cavité de segmentation**. En fin de phase de segmentation le germe est passé de l'état d'une cellule à l'état d'un feuillet cellulaire (photographies 4 et 5), c'est le stade **blastule** (petit germe) constitué d'un **blastoderme** pluristratifié délimitant la cavité de segmentation.

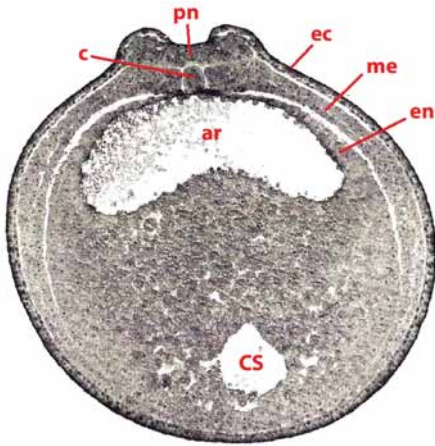
### 3. La gastrulation

C'est le passage de l'état d'un feuillet cellulaire (blastule) à l'état de trois feuillets emboîtés les uns dans les autres (ectoderme, mésoderme, endoderme) avec la formation du tube digestif primitif (de gaster, estomac) (photographie 6). C'est la période des **grands mouvements morphogénétiques**, c'est à dire des **déplacements cellulaires de grande amplitude** alors que les divisions cellulaires se poursuivent. En vue externe on voit apparaître en surface du germe un sillon profond qui a tout d'abord la forme d'un arc, puis d'un fer à cheval, puis d'un cercle qui se réduit pour laisser place à un trou (qui correspond approximativement au futur anus) (**ensemble photos gastrulation**). Si l'on observe ces divers stades en coupes sagittales, on observe que le sillon que l'on nomme **encoche blastoporale résulte de la migration dans la cavité de segmentation de territoires préalablement externes** (photographie 7). L'invagination d'ensembles cellulaires dans la cavité de segmentation crée une nouvelle cavité nommée **archentéron** car elle correspond à la cavité digestive primitive (photographies 8 et 9). L'invagination de territoires ventraux entraîne la formation de l'encoche blastoporale en cercle, le centre de ce cercle est nommé **bouchon vitellin** car il est constitué des plus grosses cellules chargées de vitellus préalablement localisées au pôle végétatif. Avec l'invagination totale du bouchon vitellin l'encoche blastoporale sera réduite à un orifice faisant communiquer l'archentéron avec l'extérieur, c'est le futur anus. La bouche se percera secondairement dans la région antérieure, on dit que les Batraciens, comme tous les Vertébrés, sont des **deutérostomes** chez lesquels la bouche (stoma) se forme en second (deutéro). Ces **déplacements cellulaires résultent à la fois de déformations des cellules mais aussi de véritables migrations de territoires cellulaires** sur un support adéquat ; c'est ainsi que sur la **photographie 9 (gastrulation 3)** on voit que le feuillet cellulaire qui forme le toit de l'archentéron est intimement accolé au feuillet externe, il existe entre les deux un **tapis de fibres spécifiques** (fibronectine) qui induisent et orientent les migrations cellulaires, ce tapis est mis en place dès la fin du stade blastule sur le toit de la cavité de segmentation. La gastrulation est en fait la résultante de deux mécanismes principaux à savoir un processus d'**embolie** correspondant à l'invagination



Photographie 10. Phases de la neurulation.

La neurulation qui caractérise la mise en place de l'encéphale et de la moelle épinière correspond de fait au début de l'organogenèse c'est à dire l'édification des divers organes. Cette phase débute par l'allongement du germe qui était jusqu'alors sphérique du fait de l'organisation de la corde, axe longitudinal rigide transitoire chez les Vertébrés. Ces images correspondent à la formation puis à la fermeture de la gouttière nerveuse, la région antérieure plus large sera à l'origine des vésicules encéphaliques, la région postérieure à l'origine de la moelle épinière.

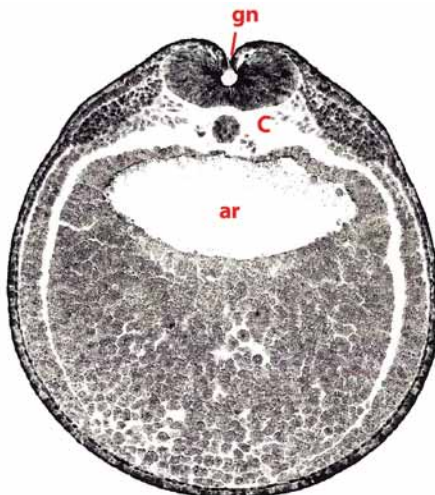


*Légende*

- ar** : archentéron
- c** : corde
- CS** : cavité de segmentation
- ec** : ectoderme
- en** : endoderme
- me** : mésoderme
- pn** : plaque neurale.

Les trois feuilletts fondamentaux (ectoderme, mésoderme, endoderme) mis en place, l'organogenèse débute par l'isolement de la corde à partir du mésoderme et la formation de la plaque neurale. Noter la réduction de la cavité de segmentation.

Photographie 11. Neurulation 1 (coupe transversale).



*Légende*

- ar** : archentéron
- C** : corde
- gn** : gouttière neurale.

Ce stade correspond à la fermeture de la gouttière neurale qui se terminera par l'isolement d'un tube, le tube nerveux, ici au niveau de la moelle épinière. Les épaissements cellulaires du mésoderme de part et d'autre de la corde correspondent aux somites qui sont métamérisés et seront à l'origine des muscles et du squelette. Noter que le plancher de l'archentéron est très épais, il correspond aux réserves de nutriments pour l'embryon.

Photographie 12. Neurulation 2 (coupe transversale).

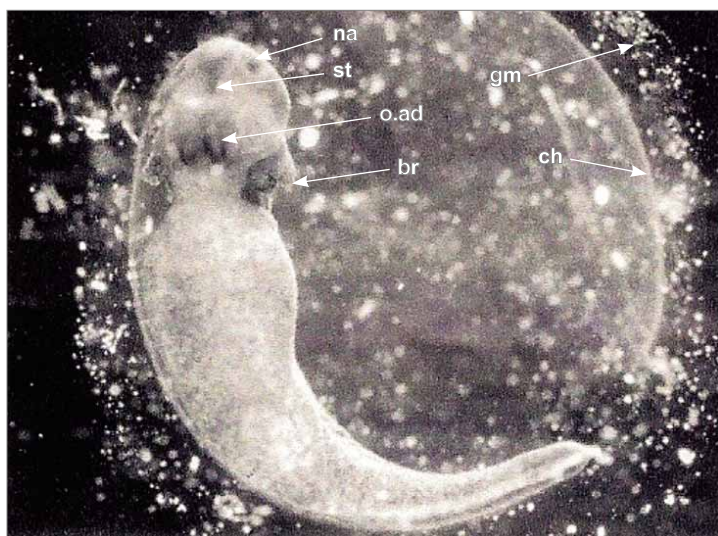


de territoires cellulaires et un processus d'**épibolie** (c'est à dire de recouvrement) qui concerne le feuillet externe qui s'allonge en s'aplatissant pour envelopper le germe en compensant extérieurement les territoires qui s'invaginent ; de ce fait pendant toute la gastrulation le germe conserve une forme sphérique et une taille constante. Au stade du bouchon vitellin (**photographie 9**) le germe est à l'état de deux feuillet, le feuillet externe est **ectoblastique** (il sera à l'origine de l'ectoderme), le feuillet interne est **endo-mésoblastique** (le toit de l'archentéron qui est mésoblastique sera à l'origine du mésoderme, le plancher de l'archentéron qui est endoblastique sera à l'origine de l'endoderme). Avec la fin de la gastrulation le feuillet endo-mésoblastique se délamine, le mésoblaste migre vers le bas alors que l'endoblaste migre vers le haut en enveloppant totalement la cavité de l'archentéron. À la fin de la gastrulation les trois feuillet fondamentaux sont mis en place : **ectoderme** (feuillet externe), **mésoderme** (feuillet moyen), **endoderme** (feuillet interne) (cf. **photographie 11**).

#### 4. La neurulation et l'organogenèse

C'est la période des **mouvements cellulaires localisés** (mouvements de faible amplitude) et des interactions cellulaires qui vont permettre l'organogenèse (**photographie 10**). Dans un premier temps les cellules du mésoderme dorsal se rassemblent pour former la **corde**, axe antéro-postérieur rigide caractéristique du clade des Cordés (Procordés et Vertébrés). La différenciation de la corde entraîne l'allongement du germe qui passe d'un état sphérique à une forme approximativement cylindrique. Sous l'induction de la corde l'ectoderme dorsal s'épaissit en une **plaque neurale** (neurectoderme) qui se déprime en une **gouttière neurale** qui s'enfonce dans l'embryon pour former le **tube nerveux dorsal** (**photographies 11 et 12**). La région antérieure la plus large du tube nerveux sera à l'origine de l'encéphale alors que la région postérieure plus étroite donnera la moelle épinière. Pendant ce temps le mésoderme dorsal se segmente en 45 paires de somites (c'est le processus de la métamérisation) qui seront à l'origine de structures segmentées comme les vertèbres ou les muscles squelettiques. À partir de ce stade les divers organes se mettent en place. L'**ectoderme** est à l'origine de l'épiderme et de ses glandes mais aussi de structures associées aux organes des sens (épithélium olfactif, cristallin, oreille interne) ou au système nerveux (lobe antérieur de l'hypophyse). Le neurectoderme forme les 5 vésicules encéphaliques (et les 2 vésicules optiques), la moelle épinière mais aussi les ganglions rachidiens et sympathiques. Le **mésoderme** forme la corde (structure temporaire qui sera incorporée dans la colonne vertébrale), le derme, les muscles et le squelette vertébral,

les reins successifs (pronéphros seulement chez l'embryon) et les gonades, les cavités coelomiques, le squelette et la musculature des membres, le cœur et les vaisseaux sanguins. L'**endoderme** est à l'origine du tube digestif et de ses glandes annexes, de l'arbre respiratoire et des poumons (organisés lors de la métamorphose), des glandes pharyngiennes (thyroïde, parathyroïdes, thymus). Après 4 à 5 jours à 18° le développement aboutit à une **larve** de 5 à 6 mm toujours enfermée dans le chorion (**photographie 13**), qui est pourvue de branchies externes, d'une bouche, d'organes olfactifs, d'un organe adhésif qui lui permettra de se fixer sur les plantes et d'une queue. C'est une **larve à branchies externes** qui éclot du chorion.



**Photographie 13.** Larve (à branchies externes) dans le chorion à l'approche de l'éclosion.

*Légende*

br : branchies ; ch : chorion ; gm : gange de mucus ; na : narine ; o.ad : organe adhésif  
st : stomodeum (pas encore percé) qui deviendra la bouche lorsqu'il sera ouvert sur le pharynx.

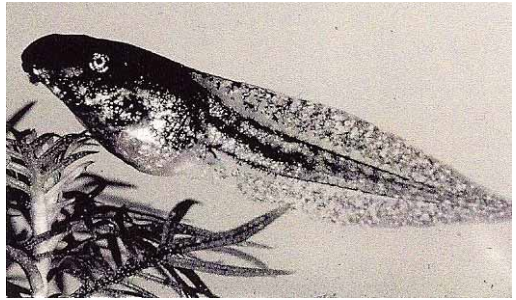
# Le développement post-embryonnaire : le têtard et sa métamorphose

La larve à branchies externes, libérée de ses enveloppes, est capable de nager et de se nourrir, guidée par les nombreux récepteurs sensoriels de la ligne latérale (uniquement présente chez les Poissons et les larves d'Amphibiens). Dans les jours qui suivent l'éclosion les branchies externes (organes très fragiles) seront progressivement recouvertes par un «opercule» puis enfermées dans une chambre péribranchiale qui ne communique avec l'extérieur que par un seul orifice, le spiracle situé du côté gauche chez *Rana*. Ce stade à branchies internes est nommé têtard du fait du fort développement de la tête et de la région branchiale (**photographie 14**). La durée de vie de ce stade têtard est très variable selon l'espèce (de 2 mois chez la Grenouille verte à 1 an chez le Crapaud accoucheur).

La métamorphose (=changement de forme) qui va autoriser le passage de la vie aquatique à la vie terrestre entraîne de nombreuses modifications tant anatomiques que physiologiques en faisant intervenir divers processus d'histolyse (mort programmée de divers tissus ou organes) et d'histogenèse qui touchent la plupart des systèmes. Concernant la locomotion (transition entre un têtard qui nage et une grenouille qui saute), disparition des nageoires caudales, acquisition des membres postérieurs (développement des hanches) (**photographie 15**) puis antérieurs, régression progressive de la queue (**photographie 16**). Dans les systèmes respiratoire et circulatoire, disparition des branchies, développement des poumons, modifications de la peau et des hémoglobines, modifications des arcs aortiques. Du point de vue de la nutrition, passage d'un régime herbivore (tube digestif long, spiralé, symbiotes intestinaux, petite bouche, mâchoires cornées, dents labiales) à un régime carnivore (tube digestif court, protéases spécifiques, grande bouche, longue langue). Le cerveau est remodelé pour permettre la vision binoculaire (passage d'un organisme proie à un animal prédateur), disparition de la ligne latérale, formation de la membrane tympanique. Alors que l'excrétion du têtard se fait pour l'essentiel sous forme d'ammoniaque, celle de la grenouille se fait sous forme d'urée. La peau (qui contribuera à la respiration) est aussi profondément remaniée avec épaissement de l'épiderme et du derme, apparition de glandes à mucus. Ces divers changements (métamorphose) sont provoqués par la sécrétion de la thyroxine et de la triiodothyronine par la glande thyroïde.

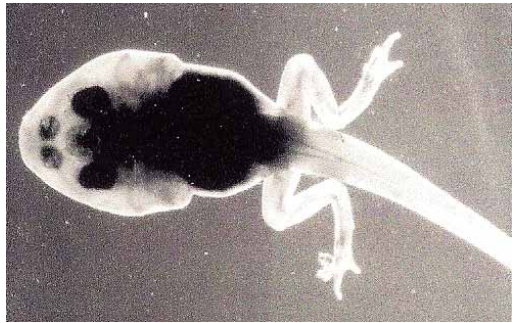
## Remerciements

L'auteur remercie chaleureusement Emeline BOUZENDORF pour la mise en forme de ce manuscrit.



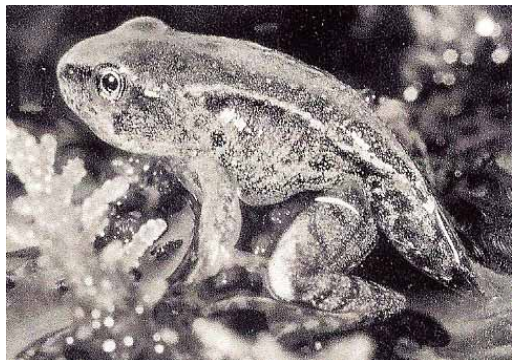
Photographie 14. Têtard (à branchies internes).

Les branchies qui sont très fragiles (capillaires sanguins recouverts d'un épithélium très mince) sont enfermées dans une chambre péribranchiale. L'eau est cependant sans cesse renouvelée au niveau des branchies étant absorbée par la bouche elle circule dans la cavité péribranchiale et est rejetée par le spiracle. Noter le fort développement de la queue et de ses nageoires dorsales et ventrales.



Photographie 15. Têtard - développement membres postérieurs

Chez les Amphibiens anoures (grenouille, crapaud) les pattes postérieures se développent en premier, elles aident à la natation alors que la queue commence à régresser. Les pattes antérieures seront opérationnelles avant la sortie de l'eau.



Photographie 16. Jeune grenouille à la première sortie de l'eau.

La métamorphose est pratiquement terminée, les 4 membres sont fonctionnels, la respiration est désormais pulmonaire, la régression de la queue sera totale dans un ou deux jours. Le développement s'est effectué dans l'eau, l'animal est alors partiellement adapté à la vie terrestre car il devra se remettre à l'eau notamment pour se reproduire.