

DEVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DES AMPHIBIENS.

Première partie : Changement morphologique et physiologique.

Deuxième partie : Contrôle hormonale de la métamorphose.

1. Introduction :

Le développement des Amphibiens est indirect : à l'éclosion (correspond à la fin du développement embryonnaire), il y a une larve (le têtard) qui est rapidement autonome, elle va subir un développement post-embryonnaire d'environ 2 mois.

2. Stade de l'éclosion (Figure 1):

A l'éclosion, le têtard est équivalent au stade embryonnaire « bourgeon caudal ». La musculature dorsale dérivée des somites, permet des mouvements : le têtard déchire les restes de la gangue et se libère des enveloppes de l'œuf (éclosion). A ce stade la larve mesure entre 5 et 6mm.

La cavité buccale n'est pas encore percée, le têtard ne peut pas encore s'alimenter. Il utilise la fin de ses réserves, il en reste une partie sous l'archentéron. Dans un premier temps, la sortie de la gangue permet une **croissance en longueur en épuisant la fin des réserves.**

Les narines ne sont pas percées. Seulement les **placodes olfactives** sont percées. L'œil est non fonctionnel, il est protégé par un repli épidermique.

L'encéphale est au stade 3 vésicules.

La queue est peu développée au stade bourgeon caudal, (le têtard peu mobile, il possède un organe adhésif, agit comme une ventouse, qui lui permet de se fixer sur un support).

Sur les côtés antérieurs, on peut observer plusieurs renflements : ce sont des **ébauches de branchies**. A ce stade, la respiration est tégumentaire.

3. Stade larvaires pourvues de branchies externes (Figure 1):

Formation des branchies et qui sont externes, ce sont des branchies **ectodermiques de 1^{ère} génération, ce stade dure 4 à 5 jours.**

La croissance fait passer la larve **de 5 à 10 mm** environ.

- **La bouche est ouverte**, la prise de nourriture est autonome. La bouche est pourvue de 2 mâchoires cornées (riches en kératine), entourées de 2 lèvres parsemées de petites dents cornées et de papilles gustatives.

- **L'anus s'est percé**, il débouche au niveau du tube cloacal. Le tube digestif est fonctionnel. Le régime alimentaire est d'abord **herbivore**. Le tube digestif est proportionnellement **très long, spiralé**, ce qui permet la digestion des tissus végétaux (peu digestes...).

- **Les narines externes sont percées** et fonctionnelles, elles assurent un rôle uniquement **olfactif et non pas respiratoire**.

- Les yeux deviennent progressivement fonctionnels.

- l'organe adhésif s'atrophie progressivement

- La queue se développe, en particulier la musculature : des muscles se mettent en place (dérivés des somites). Un repli épidermique forme une nageoire : la locomotion peut se faire par ondulation.

(Le têtard passe rapidement d'une vie fixée à une vie autonome où il se déplace).

- Les branchies sont des expansions ectodermiques non protégées. **La respiration** n'est en fait pas **uniquement branchiale**, elle est aussi **cutanée et buccopharyngée**. L'épiderme cilié permet un renouvellement de l'eau à la surface du corps.

- L'appareil urinaire est au stade **pronéphros** (rein fonctionnel larvaire ; très petit nombre de néphrons à pavillon cilié ouvert sur la cavité générale), le déchet éliminé est l'ammoniac (NH_3) : c'est **l'ammonotélie**. Il s'agit d'un mode d'excrétion adapté à la vie aquatique. En effet, l'ammoniac est une molécule très toxique même à faible concentration. Elle ne peut être éliminée que dans une

urine très diluée. En milieu aquatique, l'organisme n'est pas soumis à la dessiccation et à la déshydratation du milieu aérien. De plus, le têtard vit en eau douce : milieu hypotonique par rapport à son milieu intérieur. L'eau a tendance à entrer par osmose. Finalement, l'élimination d'une urine très diluée n'est pas problématique pour l'équilibre hydrique de l'organisme.

4. Stade larvaires pourvues de branchies internes (Figure 1):

Le têtard va passer de 10 à 40mm environ, ce stade dure environ 45 jours.

En fait, il serait plus juste de parler de stade **branchies ectodermiques de 2^{ème} génération.**

L'appareil respiratoire se modifie : les branchies de 1^{ère} génération dégènèrent et sont remplacées par de nouvelles structures toujours **ectodermiques**. Un repli épidermique, l'opercule, se développe de l'avant vers l'arrière et recouvre les branchies. Une cavité branchiale est alors délimitée. La cavité branchiale est ouverte sur le côté gauche au niveau du **spiracle**. Chaque branchie est soutenue par un arc osseux (**arc branchial**). Entre chaque branchie, une fente branchiale se met en place. Ainsi, la cavité du pharynx communique avec la cavité branchiale (Coupe long frontale). Ainsi, la respiration fonctionne grâce à un courant d'eau de la bouche au pharynx. Puis, via les fentes branchiales, l'eau ressort par le spiracle. Ce mode de respiration et l'organisation générale sont très semblables à ceux des Poissons. Mais il existe toujours une part de respiration cutanée.

L'excrétion est identique au stade précédent.

La nutrition, la perception sensorielle et la locomotion restent identiques par rapport au stade précédent.

En fin de stade branchies internes, on passe au stade intermédiaire « **prémétamorphose** ».

5. La métamorphose :

C'est un passage de la vie aquatique à la vie terrestre, on va avoir des modifications de l'ensemble des appareils : locomotion, alimentation, respiration et équilibre hydrique. Elle comporte 3 étapes :

5.1. Pré-métamorphose:

Cette phase dure 3 mois. La pré-métamorphose correspond au début des modifications : elles sont d'abord lentes, elles ne sont visibles extérieurement que par les bourgeons des membres postérieurs. Elles se font parallèlement à une croissance toujours active.

5.2. Pro-métamorphose:

Cette phase est caractérisée par **la disparition du tube anal**, puis l'accélération du **développement des membres postérieur** alors que les membres antérieurs apparus en même temps, restent cachés sous l'opercule. Le membre antérieur gauche sort le premier par le spiracle, alors que le contact entre le membre antérieur droit et l'opercule entraîne la nécrose de celui-ci. A ce moment **le spiracle n'étant plus exhalant. La respiration branchiale n'est plus efficace** : les fentes branchiales se ferment les branchies dégénèrent et l'opercule se soude à la paroi du corps, faisant disparaître la cavité branchiale, **qui sera relayée par la respiration cutanée, bucco-pharyngée et pulmonaire** (pour accomplir ces 2 derniers modes, le têtard doit remonter déglutir de l'air en surface).

L'acquisition de la respiration pulmonaire s'accompagne du percement des narines internes (choanes) pour établir la communication entre les narines et la cavité bucco-pharyngée permettant la **ventilation bouche fermée**.

5.3. Le climax métamorphique :

Correspond à la période intense de modifications. Il va débiter à la sortie des pattes postérieures. A la fin du climax la queue régresse et l'animal

s'affranchit du milieu aquatique (max 15 jours). Durant cette période, l'individu est très vulnérable.

5.4. La Métamorphose et les Modifications structurales :

Elles débutent à **l'émergence des membres antérieurs** et correspondent aux transformations qui ont lieu en même **temps que la réduction des lèvres, la perte du bec corné et la réduction de la queue**. Au total, la métamorphose s'étale sur environ 40j dont 10j de crise ou climax. Les modifications sont alors très importantes, le têtard ne se nourrit plus, il est très vulnérable, la croissance en taille s'arrête. La métamorphose repose sur différents types de processus :

- Régression ou histolyse d'organes larvaires
- Apparition d'organes adultes (organogenèse, histogenèse)
- Remaniements d'organes, correspondant à un mélange des 2 précédents.

Ainsi, la métamorphose correspond à **un bouleversement du plan d'organisation**. Par ailleurs, la métamorphose implique des modifications à toutes les échelles :

- des modifications morphologiques et anatomiques
- des modifications à l'échelle cellulaire
- des modifications biochimiques et physiologiques
- des modifications biologiques, (changement de mode de vie)

On va aborder la description de la métamorphose par rapport aux grandes fonctions biologiques.

5.4.1. Modifications de la locomotion et du système sensoriel :

Le têtard était caractérisé par une locomotion selon une nage par ondulation, grâce à la musculature de la queue. La queue subit une dégénérescence puis disparaît chez l'adulte (Anoures). Les cellules musculaires, des cellules

nerveuses, les cellules épidermiques de la queue sont dégradées. Il s'agit d'un cas typique **d'histolyse**. L'histolyse, la destruction des cellules peut se faire selon différentes modalités :

- Par autolyse :

On a démontré l'activité des hydrolases lysosomiales, mesurée dans la queue de larve de Xénope, au cours du temps. On a observé que l'activité des hydrolases lysosomiales est très faible au moment du préclimax puis l'activité augmente très fortement au début du climax. On peut faire l'hypothèse que les lysosomes et leurs hydrolases jouent un rôle dans les processus d'histolyse et de dégradation des cellules. Il s'agit **d'autolyse ou histolyse intracellulaire** : les lysosomes incorporent les constituants cellulaires qui sont digérés, hydrolysés par les enzymes du lysosome. La cellule s'autodigère.

- Par processus phagocytaire :

Des fibroblastes modifiés ont acquis la capacité de phagocyter des débris de cellules formés par autolyse, voire de phagocyter des cellules entières. Ces phagocytes détruisent les constituants cellulaires au niveau de leur système lysosomal.

- Par apoptose (ou mort cellulaire programmée) :

Tout d'abord les cellules en apoptose vont s'isoler des autres cellules (perte des contacts entre les cellules). Les cellules commencent par changer d'aspect : le premier signe visible d'une entrée en apoptose est la modification de la structure de la chromatine qui se condense contre l'enveloppe nucléaire. Ceci traduit une dégradation de l'ADN. Les corps apoptotiques sont phagocytés par des cellules spécialisées (macrophage par exemple). Ils sont digérés dans la cellule phagocyte par la voie des lysosomes.

Quelle que soit la voie d'histolyse, les constituants cellulaires seront recyclés et réutilisés dans les synthèses du reste de l'organisme.

La métamorphose se caractérise par la **mise en place de 4 membres locomoteurs de l'adulte**. Ce sont des membres de modèle chironomien, l'adulte est un **Vertébré tétrapode**.

Il s'agit là au contraire de **processus d'histogenèse et d'organogenèse**. Les bourgeons de membres sont dérivés de territoires somitiques (myotome). La mise en place d'un membre locomoteur implique la mise en place des os constitutifs, des muscles, des nerfs, des vaisseaux sanguins... La différenciation d'une cellule musculaire ainsi que la croissance en longueur d'un os long auraient leur place ici. On peut souligner les règles générales :

- nécessité de multiplication cellulaire puis de différenciation cellulaire.
- Il y a aussi toujours coexistence de multiplication cellulaire et dégradation cellulaire (par apoptose ou autolyse).

Les organes nerveux et sensoriels sont aussi modifiés en rapport avec les changements de mode de locomotion.

5.4.2. Modifications du tube digestif (Figure 3) :

Durant la métamorphose, l'alimentation cesse : des remaniements importants affectent le tube digestif et le rendent non fonctionnel :

- Le pharynx se modifie : les fentes branchiales disparaissent, il y a perte de la fonction respiratoire.
- la larve ne possède pas d'estomac, la métamorphose met en place un véritable estomac, avec un épithélium sécrétant des enzymes digestives, ainsi que du HCl formant ainsi un milieu acide propice à la digestion.
- L'intestin se raccourcit (proportionnellement à la taille du corps) et perd son aspect spiralé. **L'épithélium larvaire est détruit principalement par autolyse : les lysosomes des cellules digèrent les éléments cellulaires.** Les fragments cellulaires sont éliminés dans la lumière de l'intestin (**histolyse**). Parallèlement, des îlots de cellules souches se multiplient et mettent en place un nouvel épithélium. Puis, les cellules épithéliales de nouvelle génération entrent en différenciation (**histogenèse**).

Ainsi, le tube digestif subit des remaniements : avec coexistence d'histolyse et d'histogénèse.

La bouche subit aussi des modifications : une véritable mâchoire inférieure articulée se met en place, avec des dents. De plus, une langue projetable permet la capture des proies. L'adulte est un prédateur, principalement insectivore. On peut d'ailleurs aussi noter des modifications biochimiques : les enzymes digestives sont, **chez l'adulte**, majoritairement **des protéases, sécrétées par le pancréas et l'estomac.**

5.4.3. Modifications de l'appareil respiratoire :

Rappel : les larves ont une respiration buccopharyngée, cutanée, branchiale.

Les branchies subissent des processus d'histolyse caractéristiques. Les cellules dégèrent **par autolyse ou autophagie**, les lysosomes digèrent les constituants cellulaires. Puis les résidus de cellules sont phagocytés par des cellules mésenchymateuses ayant acquis des propriétés de phagocytose. On peut observer les filaments branchiaux qui se flétrissent avant de disparaître. Les fentes branchiales se referment.

Parallèlement, **des bourgeons de poumons apparaissent dès la prémétamorphose.** Ils se forment par bourgeonnement au niveau du pharynx (origine endodermique). Il s'agit d'histogénèse (multiplication cellulaire puis différenciation). Les poumons sont sacculaires avec des replis (ou septas).

Pendant la métamorphose, les poumons ne sont pas encore fonctionnels, la respiration est essentiellement cutanée.

Ces modifications morpho anatomiques s'accompagnent d'une modification biochimique majeure : l'hémoglobine larvaire est remplacée par une hémoglobine adulte. La transition entre la forme larvaire et adulte a lieu en général en fin de métamorphose.

On peut remarquer que l'hémoglobine larvaire a une affinité plus élevée pour l'O₂. Il s'agit d'une adaptation au milieu aquatique où la PO₂ est en général

faible : la solubilité, la capacité de diffusion de l'O₂ est plus faible en milieu aquatique (d'autant plus dans une mare stagnante).

A l'inverse, l'Hb adulte a une affinité plus faible pour O₂, le milieu aérien est un milieu riche en O₂ la solubilité, la capacité de diffusion de l'O₂ est plus forte en milieu aérien. Et parallèlement, l'Hb cède plus facilement son O₂ aux muscles.

5.4.4. Modifications de l'appareil circulatoire :

On a montré que la circulation est adaptée à une respiration branchiale : la circulation est dite simple, il y a 4 arcs branchiaux irrigués en sortie du cœur, un cœur à 4 cavités.

Après la métamorphose :

- **Le cœur se cloisonne partiellement** : 1 oreillette droite collecte le sang de retour des organes pauvre en O₂, une oreillette gauche collecte le sang en provenance des poumons riche en O₂. Puis les deux types de sang se mélange au niveau d'un ventricule unique. Via le bulbe, le sang est envoyé dans la circulation artérielle.

4.3.5. Modifications de l'excrétion et de l'osmorégulation :

Les contraintes du milieu aérien et du milieu aquatique sont très différentes pour l'excrétion et l'osmorégulation.

-**milieu aquatique eau douce** : le milieu extérieur est hypotonique, l'eau tend à entrer par osmose, les ions à sortir. Mais l'eau est abondante, l'organisme ne risque pas le déficit hydrique

-**milieu aérien** : milieu desséchant, l'eau a tendance à sortir et s'évaporer.

Modalités de l'excrétion azotée : Le têtard pratique l'ammonotélie, adaptée au milieu aquatique car il y a nécessité d'éliminer une grande quantité d'urine

très diluée, ce qui évite l'effet toxique de l'ammoniac. Ce déchet est éliminé au niveau des **branchies**, de la **peau** et des **reins**.

La métamorphose signe le passage à l'uréotélie, plus adaptée à un mode de vie aérien. En effet, l'urée n'est pas toxique, elle peut être éliminée dans une urine beaucoup plus concentrée. C'est-à-dire avec beaucoup moins d'eau, ainsi l'excrétion par uréotélie permet d'économiser l'eau, de limiter les pertes en eau. Chez l'adulte, l'urée est éliminée par le rein maintenant au stade mésonéphros. L'urée est aussi éliminée par la peau (très minoritairement).

Remarque : on peut voir une baisse de la quantité d'urée excrétée en fin de climax : le climax est une phase d'intense élimination de déchets, l'excrétion azotée baisse globalement en fin de métamorphose.