

## **Hétérochronie (Développement direct ; Néoténie ; Progénèse).**

### **1. Hétérochronie :**

La plupart des espèces d'animaux se développent à travers une phase larvaire. Cependant, certaines espèces ont modifié leur cycle de vie en allongeant ou en raccourcissant considérablement leur période larvaire. Le phénomène dans lequel les animaux modifient le temps relatif d'apparition et le taux de développement des caractères présents dans leurs ancêtres est appelé hétérochronie. Nous discuterons ici de trois types extrêmes d'hétérochronie: **la néoténie, la progénèse et le développement direct.** Néoténie se réfère à la rétention de la forme juvénile en raison du retard du développement du corps par rapport à celui des cellules germinales et des gonades, qui atteignent la maturité à l'heure normale. La progénèse implique également la rétention de la forme juvénile, mais dans ce cas, les gonades et les cellules germinales se développent à un rythme plus rapide que la normale et deviennent sexuellement matures tandis que le reste du corps est encore dans une phase juvénile. En développement direct, l'embryon abandonne complètement les stades de développement larvaire et procède à la construction d'un petit adulte.

## 1.1. Développement direct :

**Définition :** En générale, le développement direct, est un développement au cours duquel le jeune ressemble à l'adulte. Il n'y a pas de changement morphologique profond, si ce n'est une augmentation de la taille et du poids de l'individu. Alors que certains animaux ont **prolongé leur période de vie larvaire**, d'autres ont **«accélééré» leur développement en abandonnant leurs formes larvaires «normales»**. Ce dernier phénomène, appelé développement direct.

**Processus et exemples :** (a) Il est caractérisé par des espèces de grenouilles dépourvues de têtards, Elinson et ses collègues (del Pino & Elinson, 1983; Elinson, 1987) ont étudié *Eleutherodactylus coqui* (**Figure 1**) une petite grenouille qui est l'un des vertébrés les plus peuplés de l'île de Porto Rico. Contrairement aux œufs de *Rana* et *Xenopus*, les œufs *d'E. Coqui* sont fécondés alors qu'ils sont encore dans la trompe de la femelle. Chaque œuf mesure environ 3,5 mm de diamètre (environ 20 fois le volume des œufs de *Xenopus*). Une fois les œufs pondus, le mâle s'assoit doucement sur les embryons en développement, les protégeant des prédateurs et de la dessiccation (Taigen *et al.*, 1984). Le développement précoce est semblable à celui de la plupart des grenouilles. Le clivage est holoblastique, la gastrulation est initiée à une position sous-équatoriale et les plis neuronaux s'élèvent de la surface. Cependant, **peu de temps après la fermeture du tube neural**, des bourgeons de membre apparaissent à la surface. Cette émergence précoce des bourgeons des membres est la première indication que le développement est direct et ne passera pas par un stade de têtard sans membre. De plus, l'émergence des membres ne dépend pas des hormones thyroïdiennes. Ce qui émerge de la gelée d'œufs 3 semaines après la fécondation n'est pas un têtard, **mais une petite grenouille**. La grenouille a une queue

transitoire qui est utilisée pour la respiration plutôt que pour la locomotion. Ces grenouilles à développement direct **n'ont pas besoin d'étangs pour leurs stades larvaires** et peuvent donc coloniser de nouvelles régions inaccessibles aux autres grenouilles. Le développement **direct** se produit également **dans d'autres phylums**, dans lesquels il est **également corrélé avec un gros œuf**. Il semble que si la nutrition peut être apportée dans l'œuf, le cycle de vie n'a pas besoin d'avoir un stade larvaire de collecte des aliments.

**(B) et caractérisé aussi par des oursins dépourvus de larves pluteus:** En effet, Raff à observé une **corrélation** entre **le volume de l'œuf** et la fréquence d'apparition **du développement direct**. Les œufs des oursins d'Amérique du Nord d'Europe ont des diamètres allant de 60 à 200µm. Ces espèces présentent un développement indirect passant par la larve pluteus. Des œufs qui ont un diamètre allant de 300 à 350µm produisent des plutéi partiel qui ont des squelettes larvaires mais pas des tubes digestifs (ils ne peuvent donc pas se nourrir). Ces espèces présentent une croissance accélérée de l'éebauche de l'adulte, de sorte qu'il se forme rapidement un jeune oursin, capable de se nourrir. Il existe des œufs riches en vitellus, qui atteignent un diamètre de 2 mm (approximativement comme les œufs de Xénops). Ces embryons ont un développement direct sans stade pluteus. La nourriture est fournie par le vitellus de sorte que l'embryonn ne passe pas par des stades où il doit se nourrir. Dans la nature il existe deux espèces australiennes d'oursins du genre *Heliocidaris*. *H. erythrogamma* (**Figure 2**) et *H. tuberculata*

(**Figure 3**) et de séquençage de l'ADN sont très voisines. Elles vivent côte à côte et se reproduisent au même moment pendant l'été. Toutefois l'œuf, d'*H. erythrogamma* a un diamètre de 425µm et présente un développement direct. *H. tuberculata* produit un œuf de 95µm et passe par un stade pluteus typique. La comparaison entre ces deux espèces révèle que l'espèce à développement direct a éliminé les stades larvaires et procède directement à la formation du coelome et à l'édification d'un oursin juvénile. La larve pluteus est conçue pour nager et se nourrir, utilisant ses bras comme support pour des bandelettes ciliées qui entraînent les particules de nourriture dans la bouche. Les cellules de l'espèce ont modifié leurs destinées de sorte qu'il n'y a pas formation de squelette et de bouche larvaire. Au cours de ce type de développement pendant la gastrulation on ne voit pas les micromères s'invaginer, ces participent immédiatement à la formation des piquants calcaires du jeune adulte de même le sommet de l'archentéron forme un grand hydrocoele qui interagit avec l'ectoderme vestibulaire pour former l'ébauche de l'oursin lors de la gastrulation.

## 1.2 . Néoténie :

**Définition :** Dans le cas de la néoténie l'organisme croît jusqu'à une taille adulte normale mais conserve des caractères juvéniles. L'exemple le plus connu d'animal néoténique est celui de l'axolotl (*Ambystoma mexicanum*) (**Figure 4**), un amphibien qui conserve ses branchies, typiques du stade larvaire, à l'état adulte.

**Processus et exemples :** Dans certaines salamandres, la maturité sexuelle se produit dans ce qui est généralement considéré comme un état larvaire. Le système reproducteur et les cellules germinales mûrissent, tandis que le reste du corps

conserve sa forme juvénile tout au long de la vie. Dans la plupart des cas, la métamorphose ne se produit pas et la maturité sexuelle a lieu dans un corps «larvaire». L'axolotl mexicain, *Ambystoma mexicanum*, ne subit pas de métamorphose dans la nature car sa glande pituitaire ne libère pas de thyrotropine (hormone stimulant la thyroïde) pour activer la synthèse de T3 dans ses glandes thyroïdiennes. Ainsi, lorsque les enquêteurs ont donné à *A. mexicanum* des hormones thyroïdiennes ou de la thyrotropine, ils ont constaté que la salamandre se métamorphosait en une forme adulte que l'on ne voit pas dans la nature. D'autres espèces, comme *A. tigrinum* (**Figure 5**), ne se métamorphosent que si elles sont données par l'environnement. Sinon, ils deviennent néoténiques et s'accouplent avec succès sous forme de larves. Dans une partie de son aire de répartition, *A. tigrinum* est une salamandre néoténique qui pagaie à travers les étangs froids des montagnes Rocheuses. Ses gonades et ses cellules germinales mûrissent tandis que le reste du corps conserve sa forme larvaire. Cependant, dans la région plus chaude de son aire de répartition, la forme larvaire d'*A. Tigrinum* est transitoire, conduisant à la salamandre tigrée terrestre. Les populations néoténiques des Rocheuses peuvent être amenées à subir une métamorphose simplement en les plaçant dans l'eau à des températures plus élevées. Il semble que l'hypothalamus de cette espèce ne puisse pas produire de facteur de libération de thyrotropine à basse température.

Certaines salamandres sont **néoténiques en permanence**, même en laboratoire. Alors que T3 est capable de produire la forme adulte perdue depuis longtemps d'*A. Mexicanum*, les espèces néoténiques de *Necturus* et *Siren* ne répondent pas aux hormones thyroïdiennes; leur néoténie est permanente. Yaoita & Brown (1990) ont noté que l'ARNm de TR $\beta$  est absent dans *Necturus*, de sorte que cette espèce ne peut pas répondre à T3. De Beer (1940) & Gould (1977) ont émis l'hypothèse que

la néoténie est un facteur majeur dans l'évolution de taxons plus complexes. En retardant le développement des tissus somatiques, la néoténie peut donner à la sélection naturelle un substrat flexible. Selon Gould (1977), la néoténie «fournirait **une échappatoire à la spécialisation**, « Les animaux peuvent abandonner leurs formes adultes hautement spécialisées, retourner à la labilité de la jeunesse et se préparer à de nouvelles directions évolutives».

### 1.3. Progénèse :

**Définition :** En progénèse, **la maturation gonadique est accélérée** tandis que le **reste du corps se développe normalement** jusqu'à un certain stade. La progénèse a permis à certaines espèces de salamandres de **trouver de nouvelles niches écologiques**.

**Processus et exemples :** *Bolitoglossa occidentalis* (**Figure 6**) est une salamandre tropicale qui, contrairement à d'autres membres de son genre, vit dans les arbres. Les pieds palmés de cette salamandre et sa petite taille lui conviennent pour une existence arboricole, les pieds palmés produisant une aspiration pour l'escalade et le petit corps rendant cette traction efficace. Alberch & Alberch, (1981) ont montré que *B. occidentalis* (**Figure 7**) ressemble aux juvéniles des espèces apparentées *B. subpalmata* et *B. rostrata* (**Figure 8**) (dont les petits sont petits, avec des griffes qui n'ont pas encore poussé au-delà de leur palmes). *B. occidentalis* subit une métamorphose à une taille beaucoup plus petite que ses parents. Cela semble lui avoir donné un phénotype qui a rendu possible le caractère d'être arboricole.

