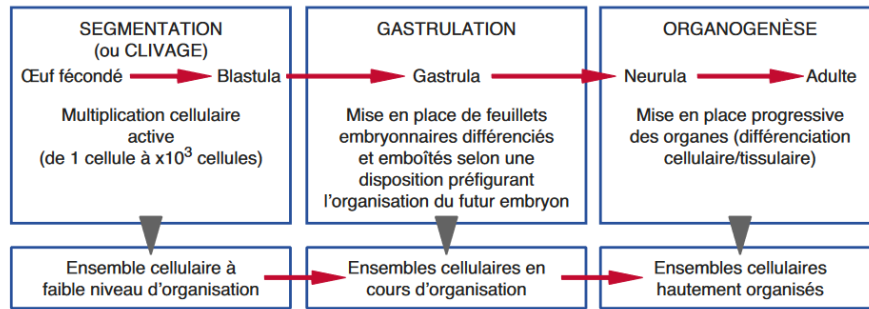


La segmentation (le clivage) chez les animaux

Chez toutes les espèces connues, la production d'un organisme pluricellulaire commence par une étape appelée **segmentation**, qui consiste en une série de divisions mitotiques. L'oeuf fécondé, est segmenté en de nombreuses petites cellules appelées **blastomères**. La masse de cellules résultante s'appelle **blastula** et est généralement creusée d'une cavité, le **blastocoele**, remplie de fluide.










Chez la plupart des espèces il n'y a pas de gain volumétrique total durant la segmentation. Ceci résulte de l'absence de période de croissance interphasique (entre les divisions) qui caractérise normalement le cycle cellulaire. Durant la segmentation, la cytokinèse s'effectue à un rythme accéléré tandis qu'aucun cytoplasme nouveau, est ajouté aux cellules-filles: la masse cytoplasmique de l'oeuf leur est répartie. Ainsi les cellules-filles deviennent de plus en plus petites au fur et à mesure que progresse la segmentation.

Les types de la segmentation

Le type de la segmentation dépend du type de l'œuf (l'abondance des réserves ; vitellus), Les divisions se déroulent plus rapidement au pôle pauvre en vitellus, le pôle animal, qu'au pôle riche en vitellus, le pôle végétatif. Les oeufs ne contenant pas une grande quantité de vitellus subissent une **segmentation holoblastique**: les plans de clivage traversent l'oeuf entier. Selon l'angle de ses axes, elle peut être: Radiaire spiralee bilatérale rotationnelle .

Les oeufs renfermant beaucoup de vitellus subissent une **segmentation méroblastique**: seulement une portion du cytoplasme se segmente car l'axe de division ne pénètre pas ou ne pénètre qu'incomplètement le vitellus. La segmentation méroblastique peut être: discoïde chez les oeufs téléolécithes: vitellus abondant au pôle végétatif. superficielle chez les oeufs centrolécithes: vitellus abondant central.

« Différents types d'œufs »

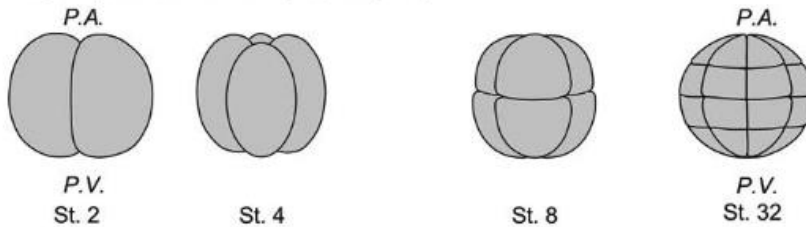
Segmentation	Types d'œuf	Aspect général	Taille	Quantité du vitellus	Répartition du vitellus	Exemples
Œuf holoblastique = Segmentation totale 	Alécithe		petite taille ($\approx 1/10$ mm)	-	-	Mammifères
	Oligolécithe		petite taille ($\approx 1/10$ mm)	pauvre en vitellus	homogène	Oursins
	Hétérolécithe = Mésolécithe		+ volumineux (≈ 1 mm)	+ de vitellus	inégaie	Amphibiens
Œuf méroblastique = discoïdale = segmentation partielle 	Centrolécithe		+ volumineux (1 à plusieurs mm)	vitellus abondant	vitellus entourant un noyau central cytoplasme rejeté à la périphérie de l'œuf	Insectes
	Téolécithe		le + volumineux (1 à plusieurs cm)	vitellus très abondant	occupe la plus grande de partie du volume de l'œuf	Oiseaux

1) Clivage holoblastique radiaire:

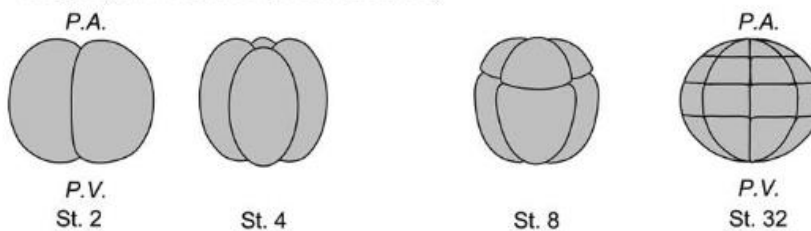
Ex.1. concombre de mer , un échinoderme: Le concombre de mer présente la forme la plus simple de segmentation. L'oeuf des échinodermes est oligolécithe, il renferme peu de réserves vitellines et celles-ci sont réparties uniformément dans le cytoplasme. Après l'union des deux pronoyaux, l'axe du premier fuseau mitotique se forme perpendiculaire à l'axe A-V de l'oeuf fécondé; donc le premier clivage passe directement au travers des pôles animal et végétatif. Comme le plan de clivage coupe ces deux pôles, on dit qu'il est **méridional**. Comme les deux blastomères obtenus sont de taille égale, c'est un clivage **égal**.

a) Radiaire

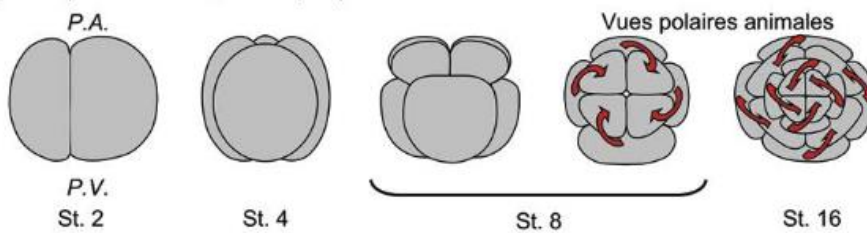
Égale (seul cas connu : *Synapta digitata*)



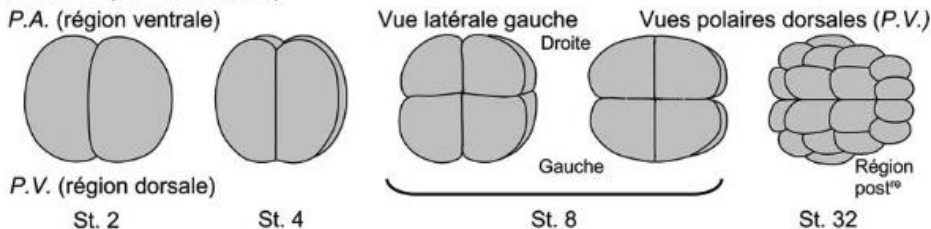
Inégale (ex : Amphibiens, Échinodermes)



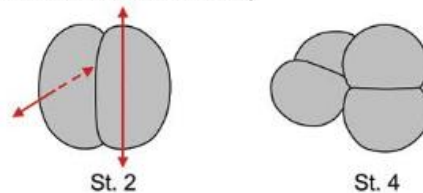
b) Spirale (ex : Annélides, Mollusques)



c) Bilatérale (ex : Urochordés)



d) Rotationnelle (ex : Nématodes, Mammifères)



- Exemples de segmentations totales

Les fuseaux mitotiques de la seconde division sont également perpendiculaires à l'axe A-V, mais à angle droit par rapport au premier fuseau. La division coupe les pôles A-V, se produit simultanément dans les deux blastomères et résulte en la formation de 4 blastomères égaux. Elle est méridionale et égale.

Le troisième clivage ne passe plus par les pôles A-V de l'embryon mais, pour chacun des 4 blastomères, est perpendiculaire à cet axe car les fuseaux mitotiques sont dans l'axe A-V. On dit que le clivage est **équatorial**. Il sépare l'embryon en 8 blastomères égaux.

La quatrième division est méridionale et produit 16 blastomères égaux. Les divisions successives se font en alternance selon les plans équatorial et méridional, jusqu'au stade 256 cellules. Le résultat de la segmentation est une petite boule, la **blastula**, dont le volume est sensiblement égal à celui de l'oeuf initial et dont les petits blastomères ont tous la même taille.

Ex.2: l'oursin, un échinoderme : L'oursin possède lui aussi un oeuf oligolécithe. Ses 3 premiers clivages ressemblent à ceux du concombre de mer . Au 4ème clivage, les 4 blastomères de l'hémisphère animal se divisent selon l'axe méridional et donnent une assise de 8 blastomères de taille égale appelés **mésomères**; les blastomères de l'hémisphère végétatif se divisent selon l'axe équatorial mais inégalement, en réalité sous l'équateur, et donnent 4 grosses cellules appelées **macromères**, sous les mésomères, et 4 petits **micromères**, sous les macromères.

Au clivage suivant, les 8 mésomères se divisent équatorialement (également), donnant deux assises animales, l'une au-dessus de l'autre: an-1 et an-2. Les macromères se divisent méridionalement, donnant une assise de 8 macromères; les micromères, en se divisant, forment un petit amas sous les macromères.

Ex.3: les amphibiens : L'oeuf mésolécithe d'amphibien possède plus de vitellus que celui des échinodermes, vitellus qui devient concentré au pôle végétatif après la fécondation (oeuf hétérolécithe), et le noyau migre au pôle animal. La 1ère division commence au pôle animal de l'oeuf et s'étend lentement vers le pôle végétatif; elle est méridionale et égale. Avant que cette division ne soit achevée, un second clivage méridional s'amorce au pôle animal, perpendiculaire au premier, lui aussi égal.

Le 3e clivage est équatorial; il ne s'effectue pas au centre de l'embryon mais plus près du pôle animal (donc, sus-équatorial), là où les plans de clivages des deux divisions précédentes ont achevé de traverser; il est donc inégal. Les plans de clivage méridionaux, du moins le second, n'ont pas encore achevé de traverser le cytoplasme de l'hémisphère végétatif quand a lieu ce 3e clivage sus-équatorial. Cette division sépare l'embryon en 4 petits blastomères animaux, les micromères, et 4 gros macromères végétatifs (qui éventuellement s'individualisent). Ce clivage holoblastique inégal établit deux régions embryonnaires majeures: une région de micromères qui se diviseront rapidement, dans l'hémisphère animal, et une région de macromères qui se diviseront lentement, dans l'hémisphère végétatif.

Les embryons amphibiens aux stades 16 à 64 cellules portent le nom de **morula**, à cause de leur aspect de mûre. Au stade 128 cellules l'embryon est considéré une blastula, creusée d'un blastocoele de volume proportionnellement moindre que celui des échinodermes.

2) Clivage holoblastique spiralé:

Se rencontre notamment chez les mollusques bivalves et les annélides, qui ont des oeufs isolécithes, pauvres en vitellus. Au lieu de se produire parallèle ou perpendiculaire à l'axe A-V de l'oeuf, le clivage se produit à angle oblique. En général, les deux premières divisions sont à peu près méridionales et égales.

À chaque clivage subséquent le plan de segmentation est oblique à l'axe A-V et perpendiculaire au plan de segmentation précédent. Chaque blastomère produit deux cellules de tailles différentes: un micromère dans l'hémisphère animal et un macromère dans l'hémisphère végétatif. Pour que les micromères et les macromères aient cette localisation préférentielle, ils migrent vers leur hémisphère respectif après la division. C'est ce mécanisme qui crée la relation en spirale caractéristique de ce type de clivage.

L'orientation du plan de clivage à gauche: spirale senestre (sens contraire aux aiguilles d'une montre), ou à droite: spirale dextre (dans le sens des aiguilles d'une montre), est contrôlée par des facteurs cytoplasmiques et déterminée génétiquement.

3) Clivage holoblastique bilatéral:

Se rencontre chez les Ascidiens qui possèdent des oeufs oligolécithes, pauvres en vitellus. Le 1er plan de segmentation, méridional, établit le seul plan de symétrie de l'embryon. Chaque division successive s'oriente selon ce plan de symétrie; le demi-embryon d'un côté de ce plan (et seulement de ce plan) est une image miroir de l'autre.

Le 2e clivage est méridional mais ne passe pas par le centre de l'embryon. Il crée 2 gros blastomères antérieurs et 2 petits blastomères postérieurs. Ainsi, chaque moitié (établie par le premier clivage) possède un gros et un petit blastomère.

Aux 3 divisions suivantes, les différences de taille et de forme cellulaires accentuent la symétrie bilatérale de l'embryon. Au stade 32 cellules, un blastocoele est formé et la gastrulation commence.

4) Clivage holoblastique rotationnel:

Se retrouve chez les mammifères dont les oeufs appartiennent au type alécithe. La segmentation est tardive et lente chez les mammifères. Ceci est relié au fait que l'ovocyte a accumulé peu de réserves durant sa phase d'accroissement. Le premier clivage peut ne se produire qu'un jour après la fertilisation et les divisions peuvent être espacées de 12 à 24 heures, allouant une certaine interphase qui permet la transcription du génome embryonnaire. La 1ère division est méridionale et égale. La seconde diffère de tous les patrons déjà vus: un des deux blastomères se divise méridionalement, l'autre équatorialement; c'est le clivage rotationnel. De plus, les deux mitoses du second clivage peuvent ne pas se produire en synchronie, permettant des stades 3, 5, 6 cellules.

La segmentation des mammifères présente une autre singularité, le phénomène de **compactage**. Suivant le troisième clivage (stade 8 cellules), les blastomères maximisent les surfaces de contact entre eux. Quelques uns adoptent une forme généralement arrondie, en boule compacte: c'est la **masse cellulaire interne** ou **bouton embryonnaire**. D'autres blastomères adoptent une forme pavimenteuse et entourent la MCI; ils sont reliés entre eux par des jonctions cellulaires serrées: c'est le **trophoblaste** ou **trophectoderme**.

Un **blastocoele** se forme sous la MCI, délimité de l'autre part par une portion du trophoblaste. L'embryon entier prend le nom de **blastocyste**.

La création de la MCI constitue le phénomène crucial des premiers stades du développement mammalien. Une fois le trophoblaste formé, l'embryon est capable de s'implanter dans la paroi utérine.

5) Clivage méroblastique discoïdal:

Il se retrouve chez les oiseaux, les reptiles et plusieurs poissons, dont les oeufs accumulent une grande quantité de vitellus.

La plus grande portion de l'oeuf télolécithe étant occupée par le vitellus, le noyau et le cytoplasme actif sont repoussés au pôle animal, seul affecté par la segmentation. Les 8 premiers blastomères, résultats de divisions méridionales, forment une assise sur la masse vitelline; leur membrane cytoplasmique est continue avec celle entourant le vitellus et leur cytoplasme repose sur le vitellus.

Des clivages équatoriaux amènent la formation de quelques assises de cellules complètement délimitées, mais l'assise inférieure repose toujours sur le vitellus. Les blastomères complets forment un disque à la surface de la masse vitelline, c'est la **discoblastula** ou disque germinal. Sous le disque de blastomères complets se crée un espace, la cavité sous-germinale ou **blastocoele primaire**. L'ensemble des blastomères complets prend le nom de **blastoderme**. La structure entière constitue la **blastula primaire**.

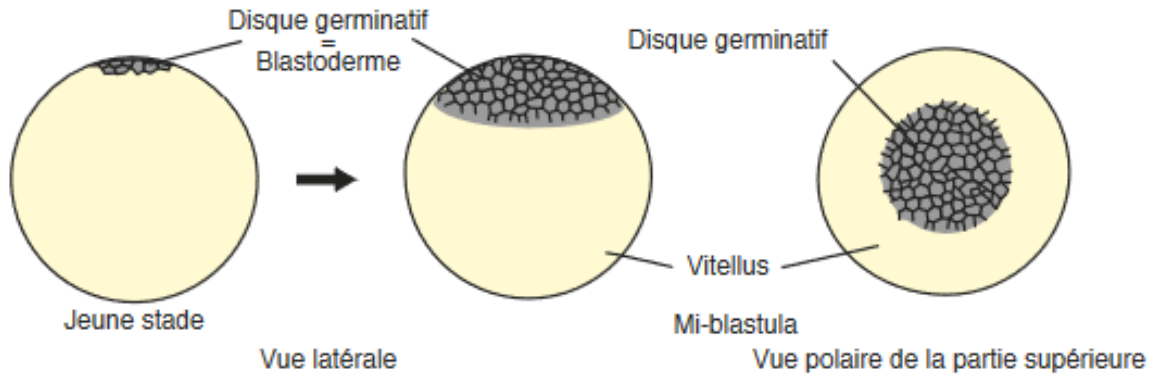
6) Clivage superficiel:

Rencontré chez les oeufs centrolécithes d'insectes, riches en vitellus central.

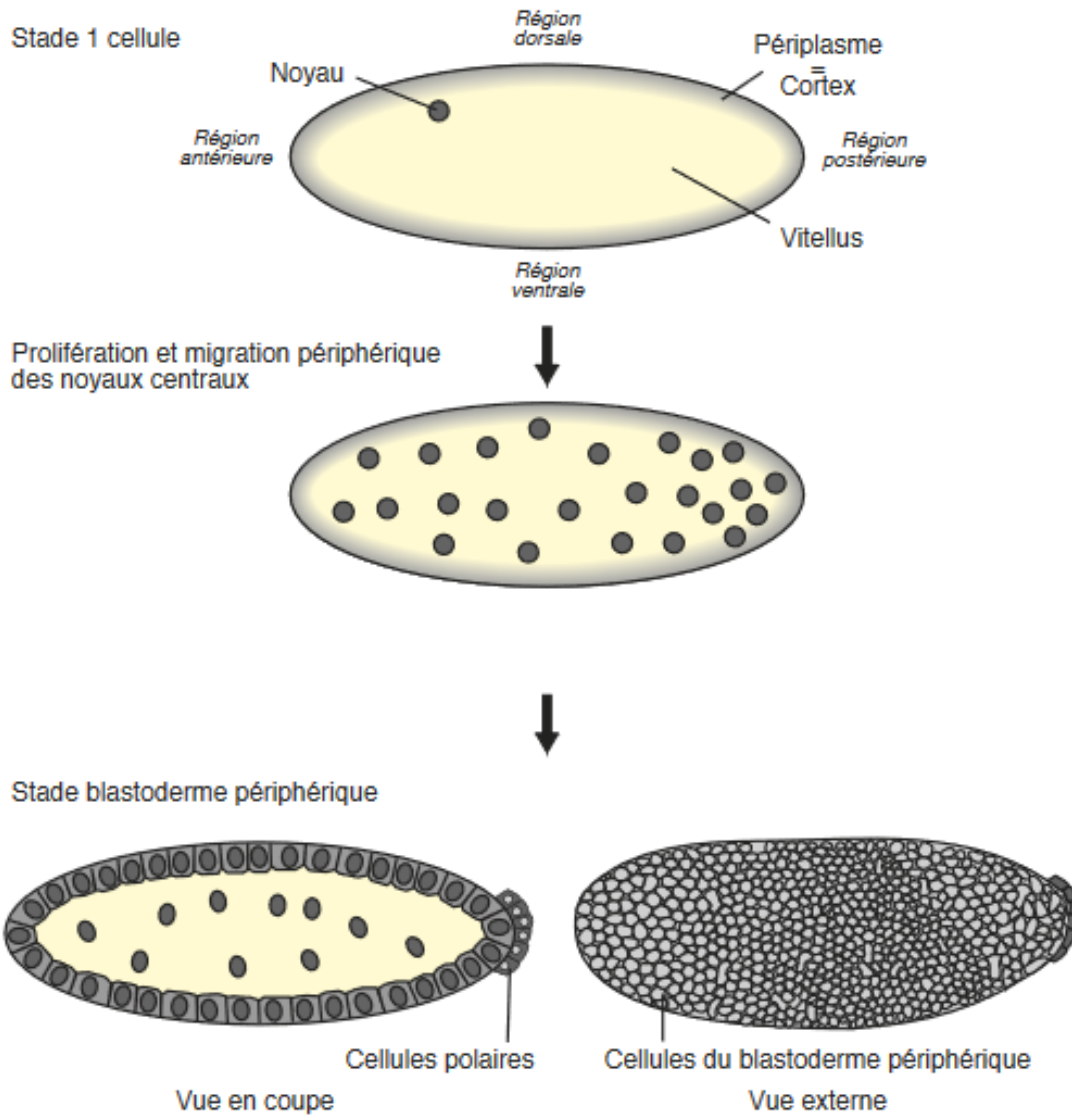
La segmentation offre ici aussi un exemple unique. Le noyau du zygote, en plein dans la masse vitelline, entreprend de nombreuses caryocinèses sans que ne se produisent de cytocinèses; ces noyaux s'appellent **énergides**. Ils migrent à la périphérie de l'oeuf, et les caryocinèses s'y poursuivent à un rythme prodigieux. L'embryon porte le nom de **blastoderme syncytial**: tous les noyaux du clivage sont contenus dans un même cytoplasme.

Des noyaux migrent au pôle postérieur de l'oeuf et s'enveloppent de membrane cytoplasmique; ce sont les **cellules polaires** de l'embryon. Elles donneront naissance aux cellules germinales (reproductrices) de l'animal adulte. Ainsi, un des premiers événements de l'embryogenèse des insectes est la distinction des cellules germinales et somatiques.

a) Discoïdale (ex : Oiseaux)



b) Superficielle (ex : Insectes)



Exemples de segmentations partielles

- <https://www.dunod.com/sites/default/files/atoms/files/9782100779536/Feuilletage.pdf>
- <https://snv.univ-tlemcen.dz/assets/uploads/Tableau%20des%20types%20d%2527oeuf.pdf>
- <http://mapageweb.umontreal.ca/cabanat/bio2460/segmentation.html>

