

bulletin de la société d'HISTOIRE NATURELLE de TOULOUSE

1994

T 130



UNIVERSITE PAUL SABATIER TOULOUSE

Données préliminaires sur l'allongement du corps et la somitogénèse chez les jeunes embryons d'orvet (*Anguis fragilis*, L.) et de lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.)

par A. Raynaud

Laboratoire de Biologie, Route de la Glévalde, F-81330 Vabre
Laboratoire de Zoologie, Université Paul Sabatier, 118, Route de Narbonne, F-31062 Toulouse Cedex

RÉSUMÉ

Les mesures de la longueur du tronc et le dénombrement des somites montrent qu'à partir d'un stade précoce du développement, les embryons d'orvet s'allongent plus rapidement que les embryons de lézard vert : à partir de ce stade, le nombre de somites augmente plus rapidement chez l'embryon d'orvet et pour une même longueur du cordon mésodermique para-axial, le nombre de somites différenciés est plus élevé chez l'embryon d'orvet que chez l'embryon de lézard vert. Données numériques et interprétations possibles.

ABSTRACT

Measurement of the trunk length and somite counts show that, from an early stage on, *Anguis* embryos elongate more rapidly than *Lacerta viridis* embryos. The number of somites also increases more rapidly in *Anguis* embryos from that stage on. In addition, for a given length of para-axial mesodermal cord, *Anguis* embryos display a higher number of differentiated somites. Numerical data are presented and possible interpretations are suggested.

Dans une publication antérieure (Raynaud et al., 1992), nous avons attiré l'attention sur les différences existant dans la longueur initiale du tronc et des cordons mésodermiques pré-somitiques (mésoderme para-axial) ainsi que sur le mécanisme de la somitogénèse, chez les jeunes embryons d'orvet (*Anguis fragilis*, L.) et de lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.). Nous apportons ici des informations complémentaires sur ces phénomènes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Une trentaine d'embryons d'orvet (*Anguis fragilis*, L.) et autant d'embryons de lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.) provenant des élevages réalisés à Sannois et à Vabre ont été utilisés pour cette étude. Le dénombrement des somites a été fait sur des embryons fixés au Bouin, examinés sous la loupe binoculaire ; facile, dans la partie antérieure et moyenne du corps, cette détermination devient difficile dans la région caudale : ici, les somites sont étroits et serrés et il est difficile de savoir si l'on a affaire à

des somites séparés, contigus ou en cours de séparation ; ceci peut causer une incertitude de l'ordre de plus ou moins deux ou trois unités dans cette partie postérieure du mésoderme para-axial.

Pour la mesure de la longueur du tronc, chaque embryon étudié a été dessiné (le contour du corps) couché sur son côté gauche, au moyen d'une chambre claire, à un grossissement de 25 ; la mesure a été effectuée au moyen d'un fil disposé sur le bord dorsal du corps, entre l'otocyste et la partie médiane du renflement cloacal latéral (dont la formation a été décrite antérieurement (Raynaud, Picau et Raynaud, 1968)) ou le milieu de l'ébauche du membre postérieur pour les embryons les plus âgés.

L'étude de la prolifération cellulaire dans le mésoderme para-axial a été faite sur des coupes sagittales de jeunes embryons des deux espèces (épaisseur des coupes : 7,5 μm ; coloration : hémalum-éosine) coupés en série. Les stades de développement atteints par les embryons utilisés sont définis ici par des critères morphologiques.

RÉSULTATS OBTENUS

1. Allongement du corps

Les valeurs numériques du tableau I montrent que très rapidement, dès le stade défini par un bourgeon maxillaire supérieur arrivant près du bord interne de l'œil (embryons représentés sur la Figure 1), l'élongation devient nettement plus importante chez l'embryon d'orvet que chez l'embryon de lézard vert : la distance, mesurée le long de la ligne dorsale du corps, entre l'otocyste et le renflement cloacal latéral est, en moyenne, à ce stade, de 6,92 mm chez l'embryon d'orvet et de 4,07 mm chez l'embryon de lézard vert. A un stade un peu plus avancé du développement (début de la pigmentation des yeux), cette longueur est, en moyenne, de 8,86 mm chez l'orvet et de 6,30 mm chez l'embryon de lézard vert (Tableau I).

2. Somitogénèse

Les données du tableau I montrent que très rapidement, chez l'embryon d'orvet, le nombre total de somites formés devient plus important que chez l'embryon de lézard vert : dès le stade II du tableau I, 70 somites en moyenne sont formés chez les embryons d'orvet et seulement de 30 à 40 chez les embryons de lézard vert. Ainsi, il existe déjà à ce stade, une différence du simple au double, entre les deux espèces, pour le nombre des somites formés ; cette différence s'accroît ensuite légèrement (stade III, tableau I). Cette augmentation du nombre des somites est en relation avec la plus grande élongation du corps chez les embryons d'orvet et aussi avec un découpage plus serré du cordon mésodermique présomitique comme nous l'avions constaté antérieurement (Raynaud, Bonnet et Clergue-Gazeau 1992) ; les nouvelles numérations effectuées ici confirment les observations antérieures : ainsi, chez les embryons de *Lacerta viridis* du stade II du tableau I, il existe en moyenne 35 somites pour une longueur moyenne du tronc de 4 mm. Pour des embryons d'orvet de 6,5 mm de longueur moyenne du tronc, il devrait exister, s'il y avait proportionnalité, 57 somites en moyenne ; or 70, en moyenne, sont présents.

Les mesures et les dénombrements de somites mettent ainsi en évidence un allongement du corps plus rapide chez l'embryon d'orvet que chez l'embryon de lézard vert à un stade comparable du développement.

Les travaux d'embryologie descriptive ont depuis longtemps mis en évidence des différences dans les modalités du développement embryonnaire entre Lacertiens et Ophiidiens déjà au cours des premiers stades du développement des œufs, en particulier au cours de la gastrulation (formation de l'endoblaste) (Corning, 1895 ; Hertwig, 1891 ; Hoffmann, 1882, 1890 ; Keibel, 1906 ; Kupffer, 1882 ; Strahl, 1881, 1882 ; Weldon, 1883).

L'allongement du tronc résulte de l'extension de l'ensemble des organes axiaux et en particulier de l'élongation de la tige chordale (Dalcq et Pasteels, 1954 ; Pasteels, 1970) ; d'autres processus peuvent intervenir dans

la réalisation des différences de croissance existant entre embryons de Lacertiens et Ophiidiens, en particulier :

- Il est possible que chez les embryons d'espèces serpentiformes, les mouvements morphogénétiques associés à la gastrulation continuent d'ajouter, par le canal blastoporal (notochordal) des cellules à la partie postérieure des cordons mésodermiques para-axiaux, plus longtemps que chez les embryons d'espèces tétrapodes. Diverses observations ont montré que le blastopore reste plus longtemps apparent chez les embryons d'Ophiidiens, sous forme d'un élargissement postérieur du sillon neural alors qu'il se ferme assez rapidement, incorporé dans l'extrémité terminale de la gouttière médullaire, chez les Lacertiens (Hubert, 1985) ; de même, dans sa partie antérieure, le sillon neural se ferme plus tardivement chez les Ophiidiens que chez les Lacertiens (Hubert, *op. cit.*).

- Les cellules mésodermiques de la plaque primitive (blastoporale) dans le bourgeon caudal pourraient continuer à proliférer plus longtemps chez les embryons d'espèces serpentiformes que chez les embryons de reptiles tétrapodes ; ceci ajouterait des cellules à la partie caudale des cordons mésodermiques para-axiaux, augmentant ainsi leur longueur.

- La prolifération cellulaire pourrait être plus active dans la partie postérieure, non segmentée, des cordons mésodermiques para-axiaux et dans la plaque primitive, chez les embryons de reptiles serpentiformes que chez les embryons de reptiles tétrapodes. Les numérations de mitoses effectuées dans ces deux régions, chez des embryons d'orvet et de lézard, au stade I du tableau I montrent (tableau II) une prolifération légèrement plus active à ce stade, chez les embryons d'orvet que chez les embryons de lézard vert. Au stade II, cette prolifération a faibli et les différences sont moins nettes entre les deux espèces dans la partie postérieure du mésoderme post-axial. Par contre, les numérations (tableau II) suggèrent (le nombre d'embryons de lézards disponibles à ce stade étant faible) un ralentissement important de l'activité mitotique dans le mésoderme indifférencié de la plaque primitive du bourgeon caudal des embryons de lézard vert.

D'une manière générale, les causes de l'arrêt de la somitogénèse et du contrôle du nombre de somites chez les embryons de différentes espèces sont encore mal connues. Les recherches effectuées sur l'organisation métamérique du mésoderme présomitique (Meier, 1979, 1984 ; Tam et Beddington, 1987) et sur les facteurs impliqués dans l'arrêt de la somitogénèse chez les embryons d'oiseaux (Belairs, 1987 ; Packard et al., 1993) et de souris (Tam, 1988 ; Tam et Tan, 1992 ; Tam, Meier et Jacobson, 1982) n'ont pas complètement élucidé les causes de l'arrêt de la formation des somites chez ces embryons : cet arrêt ne tiendrait pas à une perte de la capacité somitogène des cellules mésodermiques du bourgeon caudal mais à une modification générale de l'environnement tissulaire dans ce bourgeon.

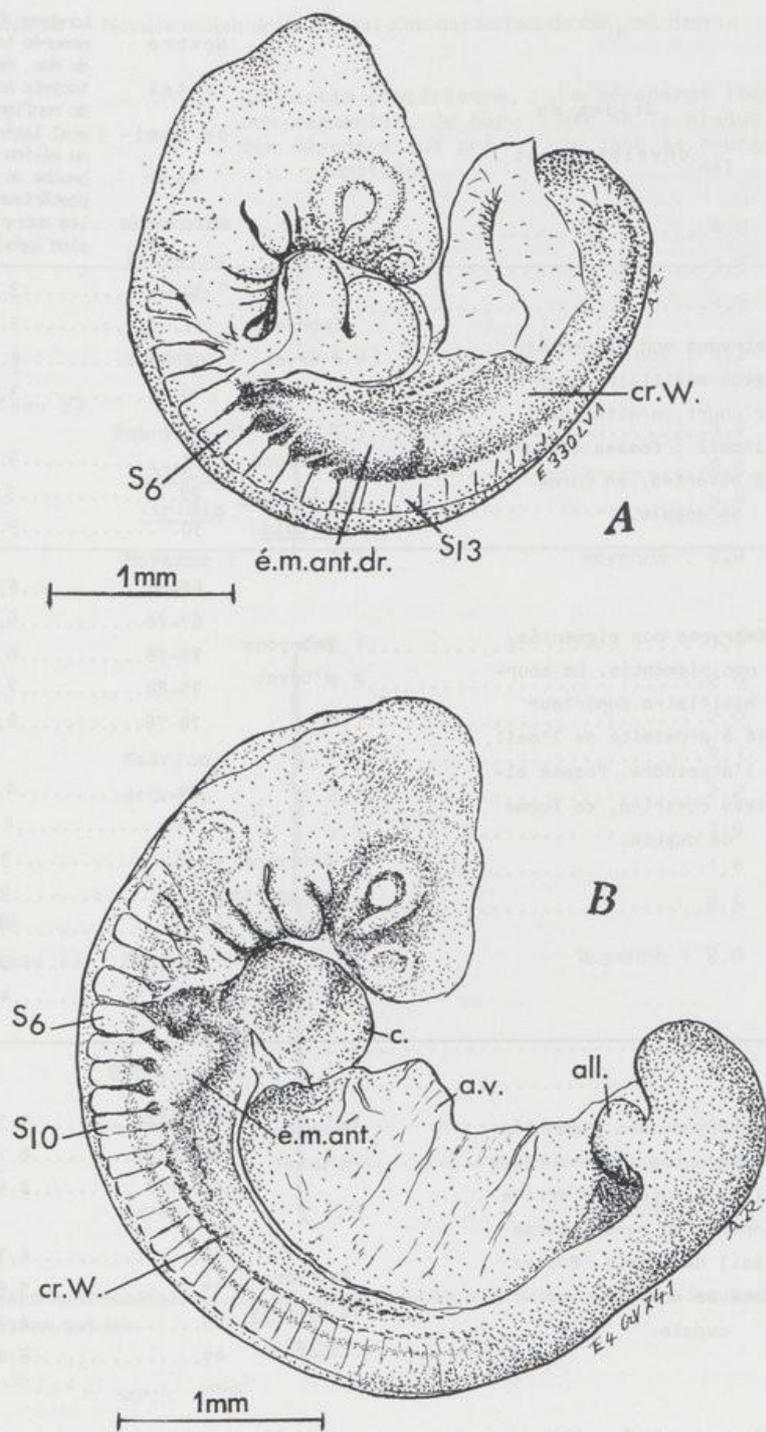


Figure 1. Dessins à la chambre claire d'un embryon de *Lacerta viridis* (A) et d'un embryon d'*Anguis fragilis* (B) au même stade du développement (stade II du tableau I). L'embryon de lézard vert est âgé de 4 jours d'incubation (à 24°C) et possède 36 somites. L'embryon d'orvet possède de 67 à 70 somites différenciés. (all. : allantoïde ; a.v. : aire vasculaire ; c. : cœur ; cr. w. : crête de Wolff ; é. m. ant. dr. : ébauche du membre antérieur droit ; S₆, S₁₀ et S₁₃ : sixième, dixième et treizième somites post-otiques). (X 25 pour la figure A et X 27 pour la figure B)

Stades du développement	Nombre total de somites différenciés	Longueur (en mm), mesurée le long du dos, de l'otocyste au milieu du renflement cloacal latéral (ou au milieu de l'ébauche du membre postérieur, pour les embryons les plus âgés).	
	30.....	3,8	
I. Embryons non pigmentés, bourgeon maxillaire supérieur court, n'atteignant pas l'oeil ; fosses olfactives ouvertes, en forme de cupule.	Embryons	31.....3,5	
	d'Orvet	32-38.....	4,8
		40-43.....	3,8
		Embryons	27.....3,6
de <u>Lacerta</u>	28.....	3,7	
	<u>viridis</u>	30.....3,2	
	62-68.....	6,5	
II. Embryons non pigmentés, yeux non pigmentés. Le bourgeon maxillaire supérieur arrivé à proximité de l'oeil, sans l'atteindre. Fosses olfactives ouvertes, en forme de cupule.	Embryons	67-70.....6,0	
	d'Orvet	74-78.....	6,4
		75-80.....	7,2
		70-76.....	8,3
		29.....	4,1
	34.....	4,2	
	Embryons	35.....3,6	
	de <u>Lacerta</u>	36.....3,4	
	<u>viridis</u>	37.....4,6	
	39.....	2,6	
43.....	4,8		
III. Embryons non pigmentés ; yeux pigmentés ; le bourgeon maxillaire supérieur arrive au contact du bord interne (dorsal) de l'oeil. Fosses olfactives ouvertes, en cupule.	Embryons	108-112.....9,3	
	d'Orvet	110-116.....	8,7
		120-128.....	8,5
		43.....	6,7
	Embryons	43.....5,6	
	de <u>Lacerta</u>	45.....6,2	
<u>viridis</u>	49.....6,6		

Tableau I. — Allongement du tronc, nombre de somites, chez de jeunes embryons d'orvet (*Anguis fragilis*, L.) et de lézard vert (*Lacerta viridis*, L.), à trois stades de leur développement.

De nouvelles recherches devront être entreprises chez les reptiles et les premières données apportées dans ce travail, complétées, pour connaître les facteurs impliqués dans les différences de croissance et dans la formation de nombres différents de somites chez les embryons de lézards tétrapodes et de reptiles serpentiformes.

BIBLIOGRAPHIE

- Bellairs (R.). 1987. — The tail bud and cessation of segmentation in the chick embryo. pp. 161-178, in « Somites in developing embryos », édité par R. Bellairs, D.A. Ede et J.W. Ladh, Plenum Press, New York.
- Corning (H.K.). 1895. — Über die erste Anlage der Allantois bei Reptilien. *Morphol. Jahrbuch*, t. 23, pp. 375-390.

Tableau II. — Nombre moyen de mitoses (x) dans une surface de 460 μm², dans :

	La partie postérieure, non segmentée, du cor- don mésodermique pré- somitique	Le mésoderme indifféren- cié de la plaque primiti- ve dans le bourgeon cau- dal	
Stade I (du tableau I)	Embryons d'Orvet	5,2.....4,2 4,6.....3,8 5,0.....4,6 moyenne : 4,93	moyenne : 4,2
	Embryons de <u>Lacerta viridis</u>	4,5.....3,7 2,5.....2,5 4,2.....2,7 Moyenne : 3,7	moyenne : 2,9
	Embryon d'Orvet	2,1.....1,9 1,8.....2,0 2,1.....2,0 1,4.....2,3 2,1.....2,2 2,3.....1,9 2,0.....1,6 2,5.....2,6 Moyenne : 2,0	moyenne : 2,0
	Embryons de <u>Lacerta viridis</u>	2,6.....1,4 2,3.....1,1 1,6.....1,3 1,4.....1,0 moyenne : 1,9	moyenne : 1,2

(x) Chaque valeur numérique dans les deux colonnes de ce tableau représente la moyenne de cinq numérations, pour chaque embryon.

Dalcq (A.) et Pasteels (J.). 1954. — Le développement des Vertébrés, pp. 35-201, in « Vertébrés : généralités, embryologie topographique, anatomie comparée, caractéristiques biochimiques », in « Traité de zoologie » du Professeur P.P. Grassé, t. XII, Masson et Cie édit., Paris.

Hertwig (O.). 1891. — Traité d'embryologie de l'Homme et des Vertébrés, pp. 1-601, C. Reinwald et Cie, édit., Paris.

Hoffmann (C.K.). 1882. — Contribution à l'histoire du développement des Reptiles. *Arch. Neerl. Sci. exactes et naturelles*, t. 17, pp. 168-192.

Hoffmann (C.K.). 1890. — Schlangen and Entwicklungsgeschichte der Reptilien. In « H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs ». VI Band, 3. Abth. Reptilien. pp. 1872-1938, Leipzig.

Hubert (J.). 1985. — Embryology of the Squamata. chap. I, pp. 1-34, in « Biology of the Reptilia », t. 15, édit. par C. Gans et F. Billett. J. Wiley and Sons, New York.

Keibel (F.). 1906. — Die Entwicklung der äusseren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten 2 monaten. in G. Hertwig, *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. G. Fisher, Jena, t. 1, 2^e partie, pp. 1-176.

Kupffer (S.). 1882. — Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. *Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte*. (Anat. Abt), pp. 1-30.

Meier (S.). 1979. — Development of the duck mesoblast : formation of the embryonic axis and establishment of the metameric pattern. *Dev. Biol.*, t. 73, pp. 25-45.

- Meier (S.). 1984. — Somite formation and its relationship to metameric patterning of the mesoderm. *Cell Differentiation*, 1984, t. 14, pp. 235-243.
- Packard Jr. (D.S.), Rui-Zheng (Z.) & Turner (D.C.). 1993. — Somite pattern regulation in the avian segmental plate mesoderm. *Development*, t. 117, pp. 779-791.
- Pasteels (J.J.). 1970. — Développement embryonnaire, pp. 893-971, in Reptiles, « Traité de zoologie » du Professeur P.P. Grassé, t. XIV, fasc. III, Masson et Cie édit., Paris.
- Raynaud (A.), Pieau (Cl.) et Raynaud (J.). 1968. — Contribution à l'étude de la formation du cloaque chez l'Orvet (*Anguis fragilis*, L.), *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, Série A, zoologie, t. 52, p. 1-64.
- Raynaud (A.), Bonnet (L.) et Clergue-Gazeau (M.). 1992. — Caractéristiques somitiques et premiers stades de la formation des ébauches des membres chez les jeunes embryons de lézard vert (*Lacerta viridis*, Laur.) et d'Orvet (*Anguis fragilis*, L.). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t. 128, p. 37-45.
- Strahl (H.). 1881. — Ueber die Entwicklung der Canalis myelo-entericus and der Allantois der Eidechse. *Arch. f. Anat. und Entwickl. Anat.*, (Abt. der Arch. f. Anat und Physiol.), pp. 122-160.
- Strahl (H.). 1882. — Beiträge zur Entwicklung von *Lacerta agilis*. *Arch. f. Anat. und Entwickl.*, pp. 242-278.
- Tam (P.P.L.). 1988. — The allocation of cells in the presomitic mesoderm during segmentation in the mouse embryo. *Development*, t. 103, pp. 379-390.
- Tam (P.P.L.) et Beddington (R.S.P.). 1987. — The metameric organization of the presomitic mesoderm and somite specification in the mouse embryo. pp. 17-36, in « Somites in developing embryos », édité par R. Bellairs, D.A. Ede et J.W. Lash, Plenum Press, New York.
- Tam (P.P.L.) et Tan (S.-S.). 1992. — The somitogenic potential of cells in the primitive streak and the tail bud of the organogenesis-stage mouse embryo. *Development*, t. 115, pp. 703-715.
- Tam (P.P.L.), Meier (S.) et Jacobson (A.G.). 1982. — Differentiation of the metameric pattern in the embryonic axis of the mouse. *Differentiation*, t. 21, pp. 109-122.
- Weldon (W.F.R.). 1883. — Note on the early development of *Lacerta muralis*. *Quart. J. Mier. Sci.*, t. 23, pp. 134-144.