

PASS & LAS

REPRODUCTION
ET EMBRYOLOGIE

Jean Foucier • Guillaume Bassez

PARCOURS
SANTÉ
& LAS

EDISCIENCE

Illustrations intérieures : Jean Foucrier

NOUS NOUS ENGAGEONS EN FAVEUR DE L'ENVIRONNEMENT :



Nos livres sont imprimés sur des papiers certifiés pour réduire notre impact sur l'environnement.



Le format de nos ouvrages est pensé afin d'optimiser l'utilisation du papier.



Depuis plus de 30 ans, nous imprimons 70 % de nos livres en France et 25 % en Europe et nous mettons tout en œuvre pour augmenter cet engagement auprès des imprimeurs français.



Nous limitons l'utilisation du plastique sur nos ouvrages (film sur les couvertures et les livres).

© Dunod, 2024

11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff

www.dunod.com

ISBN 978-2-10-085290-1

Table des matières

Avant-propos

XI

Abréviations

XIII

Partie 1 : Reproduction

Chapitre 1 Généralités sur la gamétogenèse 2

■ 1.1 Place de la gamétogenèse dans le cycle vital 2

■ 1.2 Méiose 4

▪ 1.2.1 Les phases clefs de la méiose 5

▪ 1.2.2 Achèvement de la méiose et bilan 8

■ 1.3 Comparaison ovogenèse/spermatogenèse 10

Chapitre 2 Spermatogenèse 16

■ 2.1 Organisation testiculaire 17

▪ 2.1.1 Anatomie générale 17

▪ 2.1.2 Les tubules séminifères, sites de la spermatogenèse 17

■ 2.2 Des gonies aux gamètes 19

▪ 2.2.1 Les étapes précoces de la spermatogenèse 19

▪ 2.2.2 La spermiogenèse 20

■ 2.3 Biologie des spermatozoïdes 23

▪ 2.3.1 Production des gamètes mâles : données générales 23

▪ 2.3.2 Acquisition du pouvoir fécondant 24

Chapitre 3 Ovogenèse 31

■ 3.1 L'ovaire, site de l'ovogenèse 32

■ 3.2 Des gonies à l'ovule 32

▪ 3.2.1 Évolution générale 32

▪ 3.2.2 Caractéristiques de l'ovogenèse 33

■ 3.3 Évolution folliculaire 35

Chapitre 4 Contrôle endocrinien de la gamétogenèse 42

- **4.1 Les tissus endocriniens et leurs sécrétions** 42
 - 4.1.1 Le complexe hypothalamo-hypophysaire 42
 - 4.1.2 Les tissus gonadiques 43
- **4.2 Contrôle de la spermatogenèse** 44
 - 4.2.1 Les cellules somatiques, cellules cibles de la FSH et de la LH 44
 - 4.2.2 Interactions cellulaires testiculaires 45
- **4.3 Contrôle de l'ovogenèse et de la folliculogenèse** 46
 - 4.3.1 La phase folliculeuse 47
 - 4.3.2 La phase ovulatoire 48
 - 4.3.3 La phase lutéale 48

Chapitre 5 Fécondation 58

- **5.1 Processus précédant le contact gamétique** 59
 - 5.1.1 Interactions à distance 59
 - 5.1.2 La capacitation 60
- **5.2 Contact entre les gamètes** 61
 - 5.2.1 Fixation des spermatozoïdes à la zone pellucide 62
 - 5.2.2 La réaction acrosomique 63
 - 5.2.3 Liaison à la membrane plasmique ovocytaire et fusion 64
- **5.3 Conséquence immédiate de la fécondation : l'activation ovocytaire** 66
 - 5.3.1 Le signal calcique 66
 - 5.3.2 La réaction corticale 66
 - 5.3.3 Achèvement de la méiose 67
 - 5.3.4 Formation et fusion des pronoyaux 67

Partie 2 : Embryogenèse : étapes et mécanismes

Chapitre 6 Étapes de l'embryogenèse 76

- **6.1 Généralités** 76
- **6.2 La segmentation** 79
- **6.3 La gastrulation** 80
- **6.4 L'organogenèse** 85

Chapitre 7

Développement de Vertébrés : données générales 92

- **7.1 Étapes précoces du développement chez les Amphibiens** 92
 - 7.1.1 L'œuf vierge 92
 - 7.1.2 Fécondation 93
 - 7.1.3 Segmentation (ou Clivage) 94
 - 7.1.4 Gastrulation 96
 - 7.1.5 Organogenèse 98
- **7.2 Spécification des structures corporelles :
rôle des gènes *Hox*** 102
 - 7.2.1 Caractéristiques générales 102
 - 7.2.2 Expression du code Hox et ses conséquences 103

Chapitre 8

Les acteurs moléculaires privilégiés de l'embryogenèse 116

- **8.1 Constituants matriciels** 117
 - 8.1.1 Les GAGs et protéoglycannes matriciels 117
 - 8.1.2 Collagènes 118
 - 8.1.3 Fibronectine et laminine 118
- **8.2 Molécules membranaires** 120
 - 8.2.1 Molécules impliquées dans des fonctions d'adhérence 120
 - 8.2.2 Molécules membranaires assurant
des communications intercellulaires 125
- **8.3 Facteurs de transcription** 126
 - 8.3.1 Facteurs à homéodomaine 126
 - 8.3.2 Protéines à doigt de zinc 127
 - 8.3.3 Protéines à hélice-boucle-hélice 127
 - 8.3.4 Facteurs de transcription à boîte T 128
 - 8.3.5 Facteurs à domaine HMG 128
- **8.4 Facteurs de croissance** 128
 - 8.4.1 Famille du TGF β 128
 - 8.4.2 Famille des FGF 129
- **8.5 Autres familles moléculaires** 129
 - 8.5.1 Molécules diffusibles 130
 - 8.5.2 Molécules membranaires 130
 - 8.5.3 Molécules antagonistes de facteurs d'induction 131

Chapitre 9

Déterminations embryonnaires : données générales

139

■	9.1 Induction et compétence	139
	▪ 9.1.1 Champs morphogénétiques	140
	▪ 9.1.2 Notion d'induction	141
	▪ 9.1.3 Notion de compétence	142
■	9.2 Les signaux inducteurs	144
	▪ 9.2.1 Modes de transmission des signaux	144
	▪ 9.2.2 Réception des signaux inducteurs et ses conséquences	145
	▪ 9.2.3 Principales voies de signalisation	146
■	9.3 Détermination du système nerveux	149
	▪ 9.3.1 Nécessité d'un contact entre ectoderme et cordonmésoderme	149
	▪ 9.3.2 Nature de l'induction neurogène : une induction par défaut	150
	▪ 9.3.3 L'induction neurale est régionalisée selon l'axe antéro-postérieur	150
■	9.4 Induction et organogenèse	152
	▪ 9.4.1 Organogenèse de l'œil des Vertébrés	152
	▪ 9.4.2 Organogenèse de l'appareil urinaire chez les Vertébrés	153

Chapitre 10

Lignage et différenciation cellulaires – Apoptose

162

■	10.1 Notion de cellules souches	163
	▪ 10.1.1 Les différents types de cellules souches	163
	▪ 10.1.2 Définitions et caractéristiques des cellules souches	165
■	10.2 Lignage cellulaire	166
	▪ 10.2.1 Exemples pris chez les Invertébrés	167
	▪ 10.2.2 Cas des Vertébrés	167
■	10.3 Différenciation cellulaire	168
	▪ 10.3.1 Mise en place d'un phénotype différencié	168
	▪ 10.3.2 Plasticité de l'état différencié	169
	▪ 10.3.3 Maintien de l'état différencié	171
■	10.4 Mortalité cellulaire et développement	171
	▪ 10.4.1 Les deux modalités de mort cellulaire	171
	▪ 10.4.2 Déroulement du processus apoptotique	172
	▪ 10.4.3 Rôles de l'apoptose au cours de l'embryogenèse	176

Partie 3 : Développement embryonnaire humain

Chapitre 11 Notions d'annexes embryonnaires 186

- 11.1 Œufs et réserves vitellines 186
- 11.2 Annexes embryonnaires chez les Vertébrés 188
 - 11.2.1 La vésicule vitelline 188
 - 11.2.2 L'amnios 188
 - 11.2.3 L'allantoïde 189
 - 11.2.4 Le placenta 190

Chapitre 12 Première semaine du développement – Segmentation et formation du blastocyste 195

- 12.1 Modifications de l'organisme maternel 196
- 12.2 Segmentation (ou Clivage) 196
- 12.3 Compaction 198
- 12.4 Cavitation et formation du blastocyste 200
- 12.5 Phénomènes pré-implantatoires 201
 - 12.5.1 Migration de l'embryon 201
 - 12.5.2 Écllosion 201

Chapitre 13 Manifestations durant la seconde semaine du développement 208

- 13.1 L'implantation utérine : premier dialogue entre la mère et l'embryon 208
 - 13.1.1 Notion de fenêtre implantatoire 209
 - 13.1.2 L'endomètre 209
 - 13.1.3 Les hormones 210
 - 13.1.4 Les cytokines et les facteurs de croissance 210
 - 13.1.5 L'adhérence et l'enfouissement dans l'endomètre 212
 - 13.1.6 Angiogenèse – implantation et début de la placentation 212
- 13.2 Évolution embryonnaire : Formation du disque embryonnaire ; embryon didermique 213
- 13.3 Évolution des dérivés extra-embryonnaires 213
 - 13.3.1 Formation de la cavité amniotique 213
 - 13.3.2 Formation de la vésicule vitelline 215

Chapitre 14

Mise en place des trois feuillets et évolution des annexes

223

- 14.1 Gastrulation** **224**
 - 14.1.1 Formation de la ligne primitive 224
 - 14.1.2 Mise en place des 3 feuillets 225
- 14.2 Différenciation des territoires mésodermiques** **227**
 - 14.2.1 Formation de la corde 227
 - 14.2.2 Mésoderme para-axial et initiation de la somitogenèse 229
 - 14.2.3 Mésoderme intermédiaire et latéral 231
- 14.3 Différenciation de l'ectoderme et de l'endoderme** **232**
- 14.4 Évolution des formations extra-embryonnaires** **232**
 - 14.4.1 Développement du trophoblaste 232
 - 14.4.2 Formation des villosités placentaires 234

Chapitre 15

Délimitation et organogenèse précoce

241

- 15.1 Délimitation** **241**
 - 15.1.1 Délimitation longitudinale 242
 - 15.1.2 Délimitation transversale 244
- 15.2 Différenciation de l'appareil circulatoire embryonnaire et extra-embryonnaire** **246**
 - 15.2.1 La formation des vaisseaux 246
 - 15.2.2 La formation des cellules sanguines 247
- 15.3 Différenciation neurale** **247**
 - 15.3.1 La neurulation 247
 - 15.3.2 Les crêtes neurales 250

Chapitre 16

Développement du placenta

259

- 16.1 Devenir de la muqueuse utérine formation des caduques** **260**
- 16.2 Évolution du placenta** **261**
 - 16.2.1 Apport tissulaire maternel et fœtal à la structure placentaire 261
 - 16.2.2 L'arborisation et l'organisation des villosités 261
- 16.3 Les principales fonctions placentaires** **262**
 - 16.3.1 Circulations placentaire et maternelle 263

▪ 16.3.2 Barrière placentaire	264
▪ 16.3.3 Les échanges placentaires	265
▪ 16.3.4 Activité endocrine du placenta	265
■ 16.4 Tolérance immunitaire fœto-maternelle	266
▪ 16.4.1 Tolérance du fœtus par la mère	267
▪ 16.4.2 Tolérance de la mère par le fœtus	268

Partie 4 : Anomalies du développement

Chapitre 17 Problèmes liés à la fécondation 276

■ 17.1 Anomalies dans la production des gamètes	277
▪ 17.1.1 Anomalies dans la production des gamètes mâles	277
▪ 17.1.2 Anomalies dans la production des gamètes féminins	280
■ 17.2 Anomalies affectant le transit et la rencontre des gamètes	280
▪ 17.2.1 Absence de survie	280
▪ 17.2.2 Incompatibilité immunologique	281
■ 17.3 Anomalies lors de la fusion gamétique	281

Chapitre 18 Facteurs embryonnaires et maternels affectant le développement 288

■ 18.1 Facteurs génétiques	288
▪ 18.1.1 Anomalies chromosomiques	288
▪ 18.1.2 Anomalies géniques	292
■ 18.2 Les défauts d'implantation	295
▪ 18.2.1 Absence d'implantation	296
▪ 18.2.2 Implantations ectopiques	296

Chapitre 19 Facteurs exogènes susceptibles d'affecter le développement précoce 302

■ 19.1 Caractéristiques générales	302
■ 19.2 Agents physiques	303
▪ 19.2.1 Radiations ionisantes – Rayons X	303
▪ 19.2.2 Période d'exposition	303

■ 19.3 Agents chimiques	304
▪ 19.3.1 Les vitamines	304
▪ 19.3.2 Les hormones	305
▪ 19.3.3 Les médicaments	305
▪ 19.3.4 L'alcool	306
▪ 19.3.5 Le tabac	307
▪ 19.3.6 Les drogues	307
▪ 19.3.7 Les polluants	308
■ 19.4 Agents biologiques	308
▪ 19.4.1 Virus	308
▪ 19.4.2 Infections parasitaires	310
▪ 19.4.3 Infections bactériennes	311

Annexes

Chapitre 1 **Déterminisme génétique** **du développement chez la drosophile** **318**

▪ 1 Les gènes de polarité	318
▪ 2 Les gènes de segmentation	320
▪ 3 Les gènes sélecteurs homéotiques	322

Chapitre 2 **Déterminations embryonnaires précoces :** **axes de symétrie et centre organisateur** **chez les Amphibiens** **324**

▪ 1 Mise en évidence de l'importance de la région dorsale embryonnaire	324
▪ 2 Expérience historique de Spemann et Mangold (1924)	325
▪ 3 Détermination du centre de Spemann	328
▪ 4 Mise en place du centre de Nieuwkoop, inducteur du centre de Spemann	330
▪ 5 Régionalisation du patron mésodermique selon l'axe dorso-ventral	332

Glossaire **335**

Index **349**

Avant-propos

L'embryologie constitue une discipline qui, au cours de ces dernières décennies, a subi de profonds bouleversements. En effet, si l'étude du développement des organismes a été abordée initialement à partir de données essentiellement descriptives, puis enrichie par des observations menées à partir de démarches expérimentales variées, c'est grâce à l'apport d'approches méthodologiques nouvelles que des analyses mécanistiques ont pu être menées avec succès, l'embryologie se transformant en biologie du développement. De fait, cette nouvelle terminologie traduit l'implication des différents domaines de la biologie qui concourent à la compréhension des phénomènes ontogéniques.

Discipline de synthèse par excellence, l'embryologie constitue pour beaucoup d'étudiants un domaine difficile à appréhender. Vocabulaire et concepts nouveaux ou phénomènes s'effectuant temporellement dans un espace à trois dimensions sont autant de difficultés qu'il faut maîtriser pour comprendre et apprécier le défi sans cesse renouvelé que représente la formation d'un nouvel être.

Cet ouvrage comporte plusieurs parties pour accompagner l'étudiant dans la découverte des disciplines traitées et le préparer aux épreuves de son cursus :

- La partie « **Reproduction** » constitue un point de départ obligé à partir duquel peuvent être abordées les données concernant un développement embryonnaire initié, dans la majorité des cas, par une fécondation.
- La partie « **Embryogenèse : étapes et mécanismes** » est consacrée à la présentation des grands concepts établis à partir d'observations et d'expérimentations réalisées majoritairement sur divers modèles animaux. Un chapitre complète cette partie en présentant les acteurs moléculaires qui interviennent à de multiples niveaux dans les processus de l'embryogenèse.
- La partie « **Développement embryonnaire humain** » présente un descriptif du déroulement normal de l'embryogenèse précoce lors du premier mois de gestation.
- La dernière partie « **Anomalies du développement** » traite, de manière non exhaustive, des divers dysfonctionnements qui peuvent se manifester, dès la fécondation, dans le déroulement des phases précoces du développement avec les conséquences éventuellement néfastes qui en découlent.

Afin de permettre une auto-évaluation des connaissances, des questions sous la forme de QCM sont proposées à la fin de chaque chapitre. Ces questions peuvent parfois déborder le contenu des chapitres auxquels elles se rapportent directement, mais pourront trouver leur réponse dans des notions possiblement abordées dans des enseignements magistraux ou dirigés. Par ailleurs, ces QCM sont complétés par des questions de type Vrai/Faux qui, bien que pouvant parfois paraître redondantes avec

les questions du premier type, permettent, par leur formulation, d'évaluer par une réflexion logique, la bonne compréhension de données expérimentales et/ou descriptives ou la maîtrise d'une terminologie adéquate.

Certaines données de base de la biologie du développement, acquises à partir de modèles animaux classiques et susceptibles de présenter un intérêt pour des étudiants curieux ou se réorientant vers des cursus scientifiques de licence, ont été développées dans deux chapitres placés en annexe. Enfin, un glossaire définissant les principaux termes relatifs aux thématiques développées complète le contenu de l'ouvrage.

Ainsi les auteurs espèrent que cet ouvrage conçu pour offrir « à la carte » diverses facettes de l'embryogenèse afin de couvrir la possible diversité des enseignements prodigués, apportera une aide efficace à de nombreux étudiants confrontés pour la première fois à cette discipline. Cette dernière, doit-on le rappeler, constitue actuellement l'un des domaines de recherche les plus dynamiques et prometteurs en raison des enjeux multiples qui s'y rattachent tant au niveau de la connaissance fondamentale qu'à celui de ses possibles applications sur le plan médical.

Abréviations

ABP	Protéine transporteuse des androgènes pour « <i>Androgen Binding Protein</i> »	ES	Cellule souche embryonnaire pour « <i>Embryonic Stem (cell)</i> »
ADAM	« <i>A Disintegrin And Metalloproteinase</i> »	eve	Gène <i>even-skipped</i>
ADNmt	ADN mitochondrial	FasL	Ligand du récepteur Fas pour « <i>Fas Ligand</i> »
AGM	aorto-gonado-mésonephrétique (Région embryonnaire)	FGF	Facteur de croissance fibroblastique pour « <i>Fibroblast Growth Factor</i> »
AINS	Anti-inflammatoire non stéroïdien	FISH	Hybridation <i>in situ</i> fluorescente pour « <i>Fluorescence In Situ Hybridization</i> »
AMH	Hormone anti-müllérienne pour « <i>Anti-Mullerian Hormone</i> »	FRP	Protéine régulatrice folliculaire pour « <i>Follicle Regulatory Protein</i> »
AMPc	Adénosine monophosphate cyclique	FSH	Hormone folliculo-stimulante pour « <i>Follicle Stimulating Hormone</i> »
Antp-C	Complexe Antennapedia	Ftz	Gène <i>fushi-tarazu</i>
Apaf 1	Facteur activateur de protéase apoptotique 1 pour « <i>Apoptotic protease activating factor 1</i> »	GAG	Glycosaminoglycane
ARN	Acide ribonucléique	GalTase	Galactosyltransférase
BMP	Protéine de la morphogénèse osseuse pour « <i>Bone Morphogenetic Protein</i> »	GEU	Grossesse extra-utérine
Bx-C	Complexe Bithorax	GnRH	Gonadolibérine « pour <i>Gonadotropin-Releasing Hormone</i> »
Ci	Cubitus interruptus	GPI	Glycosyl phosphatidylinositol
CMH	Complexe majeur d'histocompatibilité	GSK3	Glycogène synthétase kinase 3 pour « <i>Glycogen Synthase Kinase 3</i> »
CMV	Cytomegalovirus	HB-EGF	Facteur de croissance de type EGF liant l'héparine pour « <i>Heparin-Binding EGF-like growth factor</i> »
COS	Chaîne oligosaccharidique	hCG	Gonadotrophine chorionique pour « <i>human Chorionic Gonadotropin</i> »
CSF-1	Facteur activateur de colonie 1 pour « <i>Colony Stimulating Factor 1</i> »	HCS	Hormone chorionique somato-mammotrophique (= HPL)
Cx	Connexine	HERV	Retrovirus endogène humain pour « <i>Human Endogenous RetroVirus</i> »
Dsh	Disheveled	hh	hedgehog
EGF	Facteur de croissance épidermique pour « <i>Epidermal Growth Factor</i> »		
en	Gène <i>engrailed</i>		
ERK	Kinase régulée par signal extracellulaire pour « <i>Extracellular signal-Regulated Kinase</i> »		

HLA	Antigène leucocytaire humain pour « <i>Human Leucocyte Antigen</i> »	PCR	Réaction en chaîne par polymérase pour « <i>Polymerase Chain Reaction</i> »
HMG	Groupe de haute mobilité pour « <i>High Mobility Group</i> »	PDGF	Facteur de croissance dérivé des plaquettes pour « <i>Platelet-Derived Growth Factor</i> »
HPL	Hormone placentaire lactogène (= HCS)	PKA	Protéine kinase A
HSV	Virus de l'herpès pour « <i>Herpes Simplex Virus</i> »	PLC	Phospholipase C
ICSI	Injection intra-cytoplasmique de spermatozoïde pour « <i>Intra Cytoplasmic Sperm Injection</i> »	PMA	Procréation médicalement assistée
IDO	Indoleamine 2,3-dioxygénase	PV	Pôle végétatif
IGF	Facteur de croissance apparenté à l'insuline pour « <i>Insulin-like Growth Factor</i> »	RER	Réticulum endoplasmique rugueux
IL	Interleukine	RNP	Particule ribonucléique pour « <i>Ribonucleoparticle</i> »
IMG	Interruption médicale de grossesse	RTK	Récepteur à activité tyrosine-kinase
IP3	Inositol 1,4,5 tri-phosphate	SA	Semaine(s) d'aménorrhée
iPS	Cellule souche pluripotente induite pour « <i>induced Pluripotent Stem (cell)</i> »	SD	Semaine(s) de développement
LH	Hormone lutéinisante pour « <i>Luteinic Hormone</i> »	Shh	Sonic hedgehog
LIF	Facteur inhibiteur de leucémie pour « <i>Leukemia Inhibitory Factor</i> »	SNC	Système nerveux central
MAPC	Cellule progénitrice adulte multipotente pour « <i>Multipotent Adult Progenitor Cell</i> »	TGFβ	Facteur de croissance transformant β pour « <i>Transforming Growth Factor β</i> »
MCI	Masse cellulaire interne	TIMP	Inhibiteur tissulaire de métalloprotéases pour « <i>Tissue Inhibitor of Metalloproteinase</i> »
MMP	Métalloprotéase matricielle pour « <i>Matrix Metalloproteinase</i> »	TNFα	Facteur de nécrose tumorale α pour « <i>Tumor Necrosis Factor α</i> »
MSH	Hormone mélanotrope pour « <i>Melanocyte Stimulating Hormone</i> »	TNFR	Récepteur du TNF
MST	Maladie sexuellement transmissible	VEGF	Facteur de croissance de l'endothélium vasculaire pour « <i>Vascular Endothelial Growth Factor</i> »
NK	Cellule tueuse naturelle pour « <i>Natural Killer (cell)</i> »	VIH	Virus d'immunodéficience humaine
PA	Pôle animal	VZV	Virus Varicelle-Zona pour « <i>Varicella Zoster Virus</i> »
PAI-1	Inhibiteur de l'activateur du plasminogène 1 pour « <i>Plasminogen Activator Inhibitor 1</i> »	wg	Gène <i>wingless</i>
		Xnr	Protéine de Xénope apparentée à Nodal pour « <i>Xenopus nodal related (protein)</i> »



Partie 1
Reproduction

Généralités sur la gamétogenèse

Plan

1.1 Place de la gamétogenèse dans le cycle vital

1.2 Méiose

1.3 Comparaison ovogenèse/spermatogenèse

QCM et Vrai ou faux ?

Corrigés

Objectifs

- Apprécier la place de la reproduction sexuée dans le cycle vital
- Connaître le déroulement de la méiose et son rôle dans la diversité génétique
- Comparer les deux types de gamétogenèse

Tous les êtres vivants sont assujettis à une même règle, celle d'assurer leur survie. Cette dernière s'exprime selon deux processus différant à la fois dans leur signification biologique et dans leur niveau d'expression. Une **vie trophique** assure, au niveau de l'individu même, les conditions de sa **survie à court terme**. Se nourrir et se protéger constituent des priorités absolues pour tout organisme. Or, ces dernières ne prennent toute leur signification que dans la mesure où elles assurent la réalisation d'une autre dimension, qui dépasse le niveau du simple individu. En effet, au cours de sa durée de vie, l'organisme participe, par la **reproduction**, à la pérennisation de l'espèce à laquelle il appartient. Cette **survie à long terme** s'accompagne de la transmission d'un patrimoine génétique spécifique au fil des générations. La nature et les modalités de cette transmission s'expriment en considérant la notion de cycle vital.

■ 1.1 Place de la gamétogenèse dans le cycle vital

La notion de cycle vital permet d'appréhender d'emblée l'ensemble des processus qui, pour une espèce donnée, assurent la perpétuation de celle-ci de génération en génération. La représentation de ce cycle est illustrée dans la **figure 1.1**.

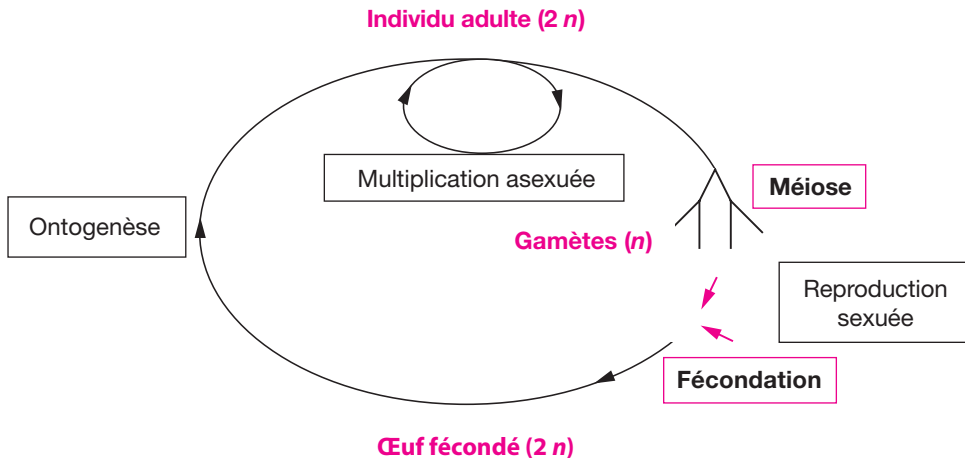


Figure 1.1 Représentation générale schématique d'un cycle vital.

Chez la majorité des espèces, les individus, à l'état adulte, sont constitués de cellules possédant un double lot de chromosomes ($2n$) caractérisant l'état **diploïde**. Cependant chez ces organismes, se différencie une lignée cellulaire dite germinale qui présente la particularité de produire des cellules ne possédant qu'un seul lot de chromosomes (n) et qui sont dites **haploïdes**. Cette réduction de moitié du stock de chromosomes est le fait de processus particuliers se produisant durant deux divisions successives regroupées sous le terme de **méiose**. Ainsi chez les organismes peuvent être distinguées deux catégories cellulaires, l'une regroupant les cellules ne subissant pas le phénomène de la méiose et qui constitue l'ensemble des **cellules somatiques**, et l'autre, formant la **lignée germinale**, qui subit au cours de sa différenciation le phénomène de la réduction chromosomique. À l'état final de leur différenciation, les cellules haploïdes issues de cette dernière lignée constituent les cellules fonctionnelles de la reproduction sexuée, ou **gamètes**. Les processus conduisant à leur formation correspondent à la **gamétogenèse**. On parlera de gamètes mâles ou de gamètes femelles en fonction de l'équipement en chromosomes sexuels (hétérochromosomes ou gonosomes) dont ceux-ci sont pourvus et du sexe de l'individu qui les produit. Ces gamètes, cellules hautement spécialisées, ont la faculté de s'unir lors du phénomène de la fécondation. Lors de la formation de la **cellule-œuf** ou **zygote** résultant de cette union, se trouve reconstitué le stock chromosomique diploïde caractéristique de l'espèce considérée. Les gamètes sont généralement produits par des individus de sexe différent (on parlera de **gonochorisme**), mais peuvent également être formés chez un même individu (ceci correspond à l'**hermaphrodisme**).

L'œuf fécondé se développe, et l'ensemble des processus qui conduisent à la formation d'un nouvel être adulte constitue l'**ontogenèse** dont les phases les plus précoces forment l'**embryogenèse**.

À noter

Chez l'humain, la phase haploïde n'est représentée que par les gamètes, et le cycle peut se définir comme haplodiplophasique à diplophase dominante. Certains organismes, notamment dans le monde végétal, peuvent présenter des cycles d'une autre nature, avec un équilibre, voire une inversion de dominance entre les phases diploïde et haploïde.

La génération d'individus faisant appel aux cellules de la lignée germinale correspond à la **reproduction sexuée** dans laquelle la gamétogenèse joue un rôle clef. Néanmoins certaines espèces, soit animales (à l'exception des Vertébrés), soit végétales (cas les plus fréquents), présentent la possibilité de générer de nouveaux êtres à partir de processus auxquels les cellules de la lignée germinale ne participent pas. Ce type de reproduction correspond à une **multiplication asexuée** dite encore végétative. Il est à noter que ces deux types de reproduction ne sont pas exclusifs l'un de l'autre et peuvent coexister durant la vie de l'organisme.

Certaines espèces animales présentent des développements d'individus à partir d'un ovule non fécondé. Ce phénomène est désigné sous le terme de **parthénogenèse** (cf. chap. 17, § 17.3.). Dans ce cas, le nouvel être, pourvu uniquement du génome maternel, ne sera pas haploïde pour autant, car des mécanismes régulateurs permettent le plus souvent la restauration d'un état diploïde, voire polyploïde, pour les tissus somatiques.

■ 1.2 Méiose

Dérivant des **gonocytes primordiaux** (Encart 1.1), les cellules germinales souches dénommées **gonies** (spermatogonies chez le mâle ou ovogonies chez la femelle) possèdent la propriété de se diviser plus ou moins activement par simple mitose. Certaines cellules filles issues de ces divisions cessent de se multiplier et s'engagent dans le processus gamétogénétique. Elles subissent dans un premier temps une phase d'accroissement d'importance inégale selon le type de gamétogenèse, mâle ou femelle, dans lequel elles sont engagées. Ces cellules constituent des spermatocytes I ou des ovocytes I qui vont entrer en méiose, processus qui se caractérise par deux divisions successives ne s'accompagnant que d'une seule duplication d'ADN. Cette synthèse d'ADN (phase S) se déroule au stade dit **préleptotène** et se réalise avant que ne s'accroissent les cellules d'ordre I. Les cellules à ce stade possèdent $2n$ chromosomes, mais $4c$ ADN (c représentant la quantité d'ADN).

Attention

La quantité d'ADN dans une cellule à un état donné, est identique au nombre de chromatides présentes, même si celles-ci ne sont pas visualisées.

Encart 1.1 Comportement des gonocytes primordiaux

Chez de nombreuses espèces animales, et notamment chez les Vertébrés, les cellules précurseurs de la lignée germinale se différencient dans des sites distincts et souvent éloignés des futures gonades. Ces cellules, désignées sous le terme de gonocytes primordiaux, effectuent une migration leur permettant de coloniser les ébauches gonadiques présentes sous la forme de cavités creusées dorsalement au niveau de la somatopleure (*cf. chap. 7, § 7.1.5*), les crêtes génitales. Insérées dans la couche des cellules somatiques constituant les crêtes génitales, les gonocytes primordiaux se multiplient activement. En fonction des espèces et du sexe des individus, les gonades se forment alors selon des modalités différentes, et des coopérations intimes s'établissent entre cellules germinales et cellules somatiques. Les cellules filles issues des divisions des gonocytes primordiaux deviennent des gonies (ovogonies ou spermatogonies selon le sexe de l'individu).

I 1.2.1 Les phases clefs de la méiose

C'est durant la première division de méiose (**Figure 1.2**), lors de la prophase et de la métaphase, que se déroulent des événements majeurs rendant cette division particulière.

La prophase se décompose en cinq stades :

- **Stade leptotène** : Les chromosomes commencent à se spiraler et apparaissent sous un aspect filiforme. Ils sont constitués chacun, suite à la phase S, de deux chromatides reliées entre elles au niveau d'un centromère.
- **Stade zygotène** : Un appariement initié au niveau des télomères se produit progressivement entre chromosomes homologues, l'un d'origine paternelle, l'autre d'origine maternelle. Ce phénomène s'accompagne de la mise en place de complexes synaptonémaux assurant la stabilité de cet appariement (**Encart 1.2**). Les paires de chromosomes homologues appariés constituent des bivalents. À ce stade, la cellule comporte **2 n chromosomes**, **4 n chromatides**, **4 c ADN** et **n bivalents**.
- **Stade pachytène** : La spiralisation des chromatides se poursuit et les deux chromatides présentes au niveau de chaque chromosome deviennent visibles. Chaque bivalent révèle alors quatre chromatides, d'où le nom de tétrades pour les désigner. À ce stade, l'appariement des chromosomes est total. La cellule possède **2 n chromosomes**, **4 n chromatides**, **4 c ADN**, **n bivalents** et **n tétrades**. C'est durant ce stade qu'apparaissent entre chromatides de chromosomes homologues d'origine paternelle et maternelle, des enjambements, plus connus sous le nom de « *crossing-over* ».
- **Stade diplotène** : Les chromosomes homologues constituant chaque bivalent s'écartent l'un de l'autre, mais restent intimement liés aux endroits où se sont mis en

place des « *crossing-over* ». Ces points d'appariements étroits qui subsistent malgré l'écartement des chromosomes homologues sont désignés sous le nom de chiasma.

- **Stade diacinèse** : La spiralisation des chromosomes s'intensifie, ce qui donne à ces derniers un aspect court et épais. Les chiasmata subsistant encore à ce stade donnent l'impression de glisser vers les extrémités des chromosomes en raison de leur raccourcissement causé par la spiralisation. Ce phénomène est désigné sous l'expression de terminalisation des chiasmata.

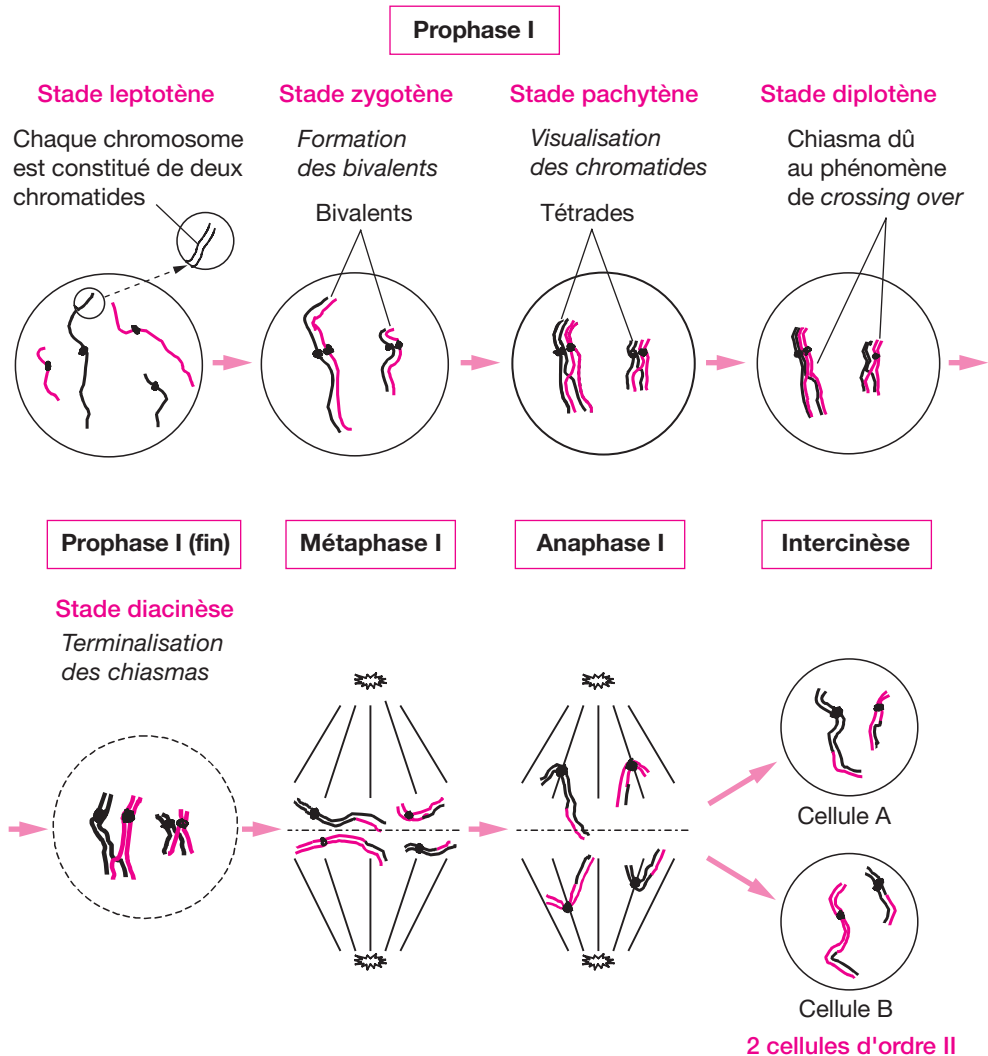
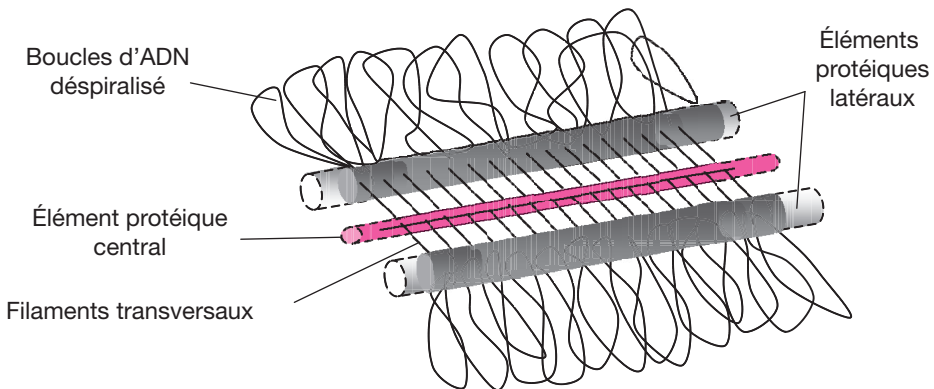


Figure 1.2 Schéma de la division I de méiose à partir d'une cellule d'ordre I où le nombre de chromosomes est $2n = 4$ (seuls les noyaux sont représentés).

Encart 1.2 Complexes synaptonémaux

Au cours de l'appariement (ou synapsis) des chromosomes homologues durant le stade zygotène de la prophase I de méiose, se mettent en place des structures moléculaires désignées sous le terme de **complexes synaptonémaux** qui permettent aux dits chromosomes de rester accolés. Leur formation est achevée lorsque débute le stade pachytène. À l'échelle ultrastructurale, ces complexes sont constitués par deux éléments parallèles distants de 100 nm, disposés symétriquement de part et d'autre d'un axe central auquel ils sont reliés par des filaments transversaux. Les structures externes, de nature protéique, sont bordées par des boucles d'ADN déspiralisé issues de chacun des chromosomes homologues. C'est au niveau de ces complexes synaptonémaux que sont localisés, à partir du stade pachytène, des **nodules de recombinaison**, assemblages multienzymatiques de grande taille qui catalysent les processus de recombinaison génétique. Certains de ces nodules apparaissant tardivement ont une localisation qui coïncide avec les sites de « *crossing-over* ».



La division I de méiose se poursuit par une métaphase tout aussi atypique que l'est la prophase par rapport à une division classique de mitose. En effet, suite à la disparition de l'enveloppe nucléaire, les chromosomes homologues paternels et maternels appartenant à une même tétrade se disposent au hasard avec leur centromère situé de part et d'autre de la plaque équatoriale métaphasique.

À l'anaphase, les chromosomes homologues migrent vers les pôles opposés du fuseau de division. Chaque chromosome anaphasique comporte 2 chromatides et un centromère. À l'achèvement de la télophase, les **deux cellules filles d'ordre II** (spermatocytes et ovocytes II) contiennent chacune **n chromosomes, $2n$ chromatides et $2c$ ADN**.

I 1.2.2 Achèvement de la méiose et bilan

La seconde division de méiose se déroule de manière analogue à une division mitotique normale, si ce n'est qu'aucune duplication d'ADN ne s'effectue au préalable (Figure 1.3). Après une très courte prophase, les chromosomes se disposent au niveau de la plaque équatoriale lors de la métaphase et l'anaphase est initiée, comme dans une mitose normale, par le clivage des centromères. Les chromosomes anaphasiques sont constitués d'une chromatide et d'un centromère fils. À l'issue de la télophase, les cellules formées possèdent n chromosomes, n chromatides et c ADN. Un récapitulatif des changements quantitatifs affectant le matériel héréditaire au cours de la spermatogenèse (prise ici comme exemple) est illustré dans la figure 1.4.

Le bilan global de la méiose se solde par la formation de quatre cellules haploïdes à n chromosomes à partir d'une cellule d'ordre I diploïde à $2n$ chromosomes. Cette réduction de moitié du lot de chromosomes permet de donner naissance, après fusion des gamètes, à un nouvel individu chez lequel est rétabli le nombre diploïde de chromosomes caractéristique de l'espèce. Si ce mécanisme régulateur n'existait pas, le degré de ploïdie ne ferait qu'augmenter au fil des générations.

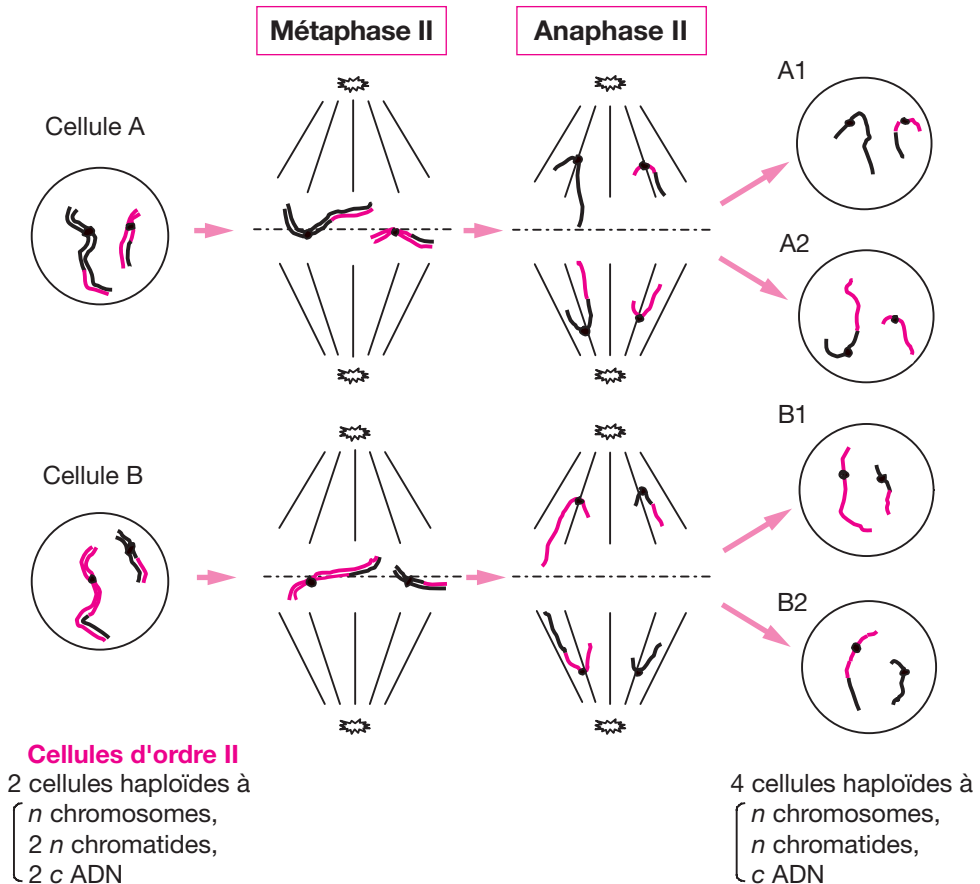


Figure 1.3 Schéma de la division II de méiose à partir de cellules d'ordre II (seuls les noyaux sont représentés).

		Chromosomes	Chromatides	ADN
Spermatocytes I	en pré-phase S	$2n$	$2n$	$2c$
	au stade pré-leptotène	$2n$	$4n$	$4c$
Spermatocytes II		n	$2n$	$2c$
Spermatides → Spermatozoïdes		n	n	c

Figure 1.4 Contenu du matériel héréditaire au cours de la spermatogenèse

Il est à noter que les 2 divisions successives de méiose ne se réalisent pas forcément en continu. Bien au contraire, on observe fréquemment chez de nombreuses espèces, durant l'ovogenèse, des arrêts dans le déroulement de la méiose. Ainsi chez tous les Vertébrés, un premier blocage est observé durant la prophase de division I au stade diplotène. La ponte ovulaire déclenche l'achèvement de la première division de méiose avec émission du premier globule polaire. L'ovocyte II s'engage dans la deuxième division de méiose, qui s'arrête à son tour en métaphase. La fécondation permet le déblocage de la division, et la méiose s'achève alors avec l'émission du deuxième globule polaire (Figure 1.5).

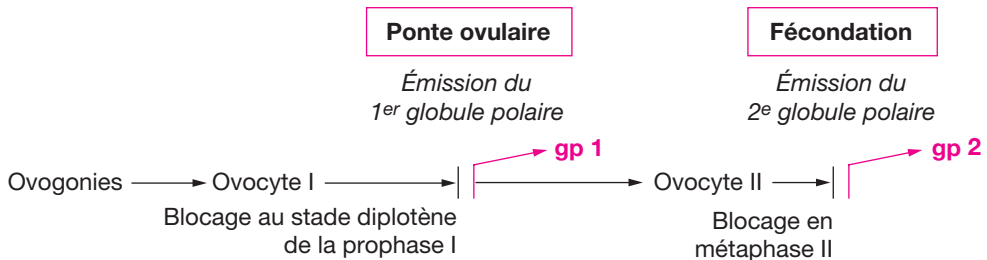


Figure 1.5 Déroulement des étapes de la méiose lors de l'ovogenèse chez les Vertébrés.

L'autre notion à retenir est le rôle fondamental de la méiose dans le brassage génétique. Elle constitue le propre de la reproduction sexuée.

- Lors de la prophase I, avec la formation des bivalents, des échanges de fragments homologues entre chromatides paternelles et maternelles peuvent se produire consécutivement à la réalisation de « *crossing-over* ». Il en résulte des recombinaisons génétiques, une même chromatide recombinée portant alors à la fois des gènes d'origines paternelle et maternelle.
- Par ailleurs, la disposition des chromosomes homologues issus des tétrades par rapport à la plaque métaphasique de la division I induit leur ségrégation au hasard lors de l'anaphase. Ainsi les lots de chromosomes des futures cellules filles d'ordre II comporteront un mélange de chromosomes d'origines paternelle et maternelle, ces chromosomes étant de surcroît porteurs de gènes échangés par le jeu des « *crossing-over* ». Cette répartition au hasard des chromosomes lors de la métaphase I rend compte de la deuxième loi de Mendel notifiant la ségrégation indépendante des caractères parentaux.

Remarque

Cette distribution au hasard des chromosomes aboutit à un grand nombre de combinaisons à l'origine de la diversité entre individus d'une même espèce. Ainsi dans le cas de l'humain où $n = 23$, le nombre de recombinaisons chromosomiques possibles est de 2^{23} .

■ 1.3 Comparaison ovogenèse/spermatogenèse

Chez les espèces gonochoriques, selon le sexe des individus, des gamètes mâles ou femelles seront émis à l'achèvement des processus de la gamétogenèse. L'ensemble des étapes conduisant à la formation des deux types de gamètes est présenté dans la **figure 1.6**.

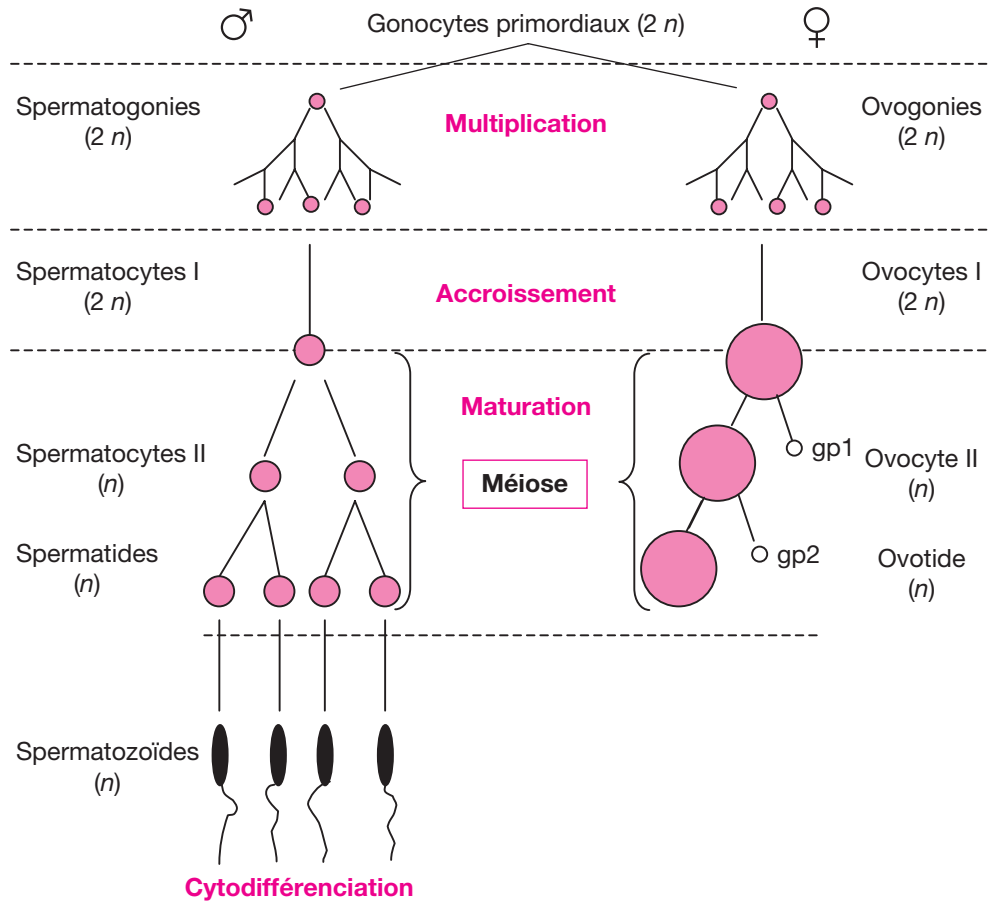


Figure 1.6 Étapes de la gamétogenèse.

Quel que soit le type de gamétogenèse, trois étapes fondamentales peuvent être distinguées :

- à partir de gonocytes primordiaux ayant colonisé les ébauches gonadiques, les gonies subissent une phase de multiplication.
- à l'issue de la phase précédente, chaque gonie s'engage dans une seconde phase dite d'accroissement durant laquelle, en absence de divisions supplémentaires, elle augmente de volume. C'est durant cette phase que les cellules devenues des ovocytes I peuvent accumuler, chez certaines espèces, des quantités plus ou moins importantes de substances de réserve ou vitellus (*cf. chap. 11, § 11.1*). L'accroissement en taille des spermatocytes I est en revanche peu marqué.

- la dernière phase commune aux deux types de gamétogenèse correspond à une maturation, période pendant laquelle se produit la méiose. Celle-ci aboutit à la formation, dans la spermatogenèse, de quatre cellules haploïdes – les spermatides – qui évolueront en spermatozoïdes, alors que dans l'ovogenèse, une seule cellule fonctionnelle est produite. Cette différence entre les deux gamétogenèses est due au fait que dans l'ovogenèse, les deux divisions de méiose sont profondément inégales, avec la formation de globules polaires (gp 1 et 2) dont la signification biologique est de permettre l'élimination de lots de chromosomes tout en sauvegardant l'ensemble du contenu cytoplasmique de l'ovocyte I dans la cellule haploïde qui constituera le gamète femelle.

À noter

Au cours de l'ovogenèse, un chevauchement des deux dernières phases est souvent observé, la première division de la méiose pouvant avoir été amorcée durant la phase d'accroissement.

Dans la spermatogenèse, une cytodifférenciation terminale est observée lors de la transformation progressive des spermatides en spermatozoïdes, phénomène désigné sous le terme de **spermiogenèse**.

Attention

Si pour toutes les espèces la spermatogenèse aboutit à la formation de gamètes mâles, les spermatozoïdes, en revanche l'ovule, gamète femelle pondu par l'ovaire et qui sera fécondé, peut être selon les espèces, un ovocyte I ou II ou un ovotide.

Questions à choix multiples

- 1** Parmi les propositions suivantes, quelle est la séquence qui correspond à celle observée lors de la prophase de division I de méiose ?
- a. Pachytène/Diplotène/Diacinèse/Leptotène/Zygotène
 - b. Leptotène/Diplotène/Zygotène/Pachytène/Diacinèse
 - c. Leptotène/Zygotène/Pachytène/Diplotène/Diacinèse
 - d. Zygotène/Pachytène/Diacinèse/Leptotène/Diplotène
 - e. Leptotène/Pachytène/Zygotène/Diplotène/Diacinèse

Questions 2 et 3 : Parmi ces diverses combinaisons relatives au matériel héréditaire observé dans les cellules germinales au cours de la méiose...

- 2** ... quelle est celle qui se rapporte aux cellules germinales au stade zygotène de prophase de division I de méiose ?
- a. $2n$ chromosomes / $4n$ chromatides / $4c$ ADN / n bivalents
 - b. n chromosomes / $4n$ chromatides / $4c$ ADN / $2n$ bivalents
 - c. $2n$ chromosomes / $2n$ chromatides / $2c$ ADN / 0 bivalents



- d. n chromosomes / $2n$ chromatides / $2c$ ADN / 0 bivalents
- e. $2n$ chromosomes / $2n$ chromatides / $4c$ ADN / n bivalents

3 ... quelle est celle qui se rapporte aux cellules germinales au stade de la métaphase de division II de méiose ?

- a. $2n$ chromosomes / $4n$ chromatides / $4c$ ADN / n bivalents
- b. n chromosomes / $4n$ chromatides / $4c$ ADN / $2n$ bivalents
- c. $2n$ chromosomes / $2n$ chromatides / $2c$ ADN / 0 bivalents
- d. n chromosomes / $2n$ chromatides / $2c$ ADN / 0 bivalents
- e. $2n$ chromosomes / $2n$ chromatides / $4c$ ADN / n bivalents

4 Les globules polaires I et II sont

- a. des cellules permettant l'expulsion de surplus cytoplasmiques
- b. l'équivalent d'ovocytes I mais dépourvus de substances de réserve
- c. des cellules permettant l'expulsion de lots d'ADN
- d. respectivement l'équivalent d'ovocytes I et II
- e. respectivement l'équivalent d'ovocytes II et d'ovotides

5 Lors de la méiose, l'appariement des chromosomes se réalise

- a. lors de l'anaphase I
- b. avec l'apparition des chiasmas
- c. lors du stade pachytène de la prophase I
- d. de manière partielle pour les hétérochromosomes
- e. avec une mise en place du complexe axonémal

6 La méiose se caractérise par les événements suivants

- a. l'individualisation des chromosomes au stade leptotène
- b. le clivage des centromères à l'anaphase I
- c. la formation du complexe synaptonémal au stade diplotène
- d. une recombinaison génétique des caractères parentaux au stade pachytène
- e. l'absence de chiasma entre hétérochromosomes

7 Parmi les cellules suivantes, lesquelles sont haploïdes ?

- a. spermatide
- b. ovocyte II
- c. spermatogonie
- d. ovocyte I
- e. ovotide

8 Chez toutes les espèces animales,

- a. une cellule germinale d'ordre I donne 4 gamètes fonctionnels
- b. les ovules sont des ovotides, stade ultime de l'ovogenèse
- c. les spermatozoïdes sont flagellés
- d. le mode de reproduction est uniquement sexué à la différence des espèces végétales
- e. les individus adultes sont toujours diploïdes

9 Les chromosomes sexuels ou hétérochromosomes

- a. n'existent que dans les cellules germinales
- b. n'existent que dans les gamètes
- c. ne s'individualisent que durant la méiose
- d. sont présents dans toutes les cellules de l'adulte
- e. sont responsables d'une hétérogamétie chez tous les individus mâles de Vertébrés

10 Au cours de la méiose,

- a. le nombre de chromosomes est réduit de moitié après chaque division
- b. la séparation des chromatides s'effectue durant la division I
- c. la séparation des chromosomes homologues s'effectue durant la division II
- d. la séparation des chromosomes homologues s'effectue durant la division I
- e. les chromatides restent appariées durant la division II

11 Propre à la reproduction sexuée, le brassage génétique qui a lieu au cours de la méiose est dû

- a. au phénomène de « *crossing-over* » lors du stade leptotène de la prophase I
- b. à des modifications épigénétiques se produisant lors de la prophase II
- c. à la ségrégation des chromosomes homologues lors de la métaphase I
- d. à une recombinaison chromosomique lors de la prophase II
- e. à la répartition des chromosomes lors de l'anaphase II

Vrai ou faux ?

La réponse se fait en deux temps : tout d'abord étudiez les propositions **a** et **b** et indiquez si chacune d'elles est vraie ou fausse. Si les deux propositions vous semblent vraies, interrogez-vous s'il existe une corrélation entre elles, c'est-à-dire si le possible lien de causalité exprimé par la conjonction **car** est « vrai » ou « faux ».

12 a. La ségrégation des chromosomes homologues s'effectue de manière indépendante lors de la méiose**car**

b. la disposition des chromosomes homologues de part et d'autre d'une plaque métaphasique est indépendante du phénomène de « *crossing-over* ».

V	F
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

13 a. L'ovule est le gamète femelle qui est fécondé par le spermatozoïde**car**

b. seule une fécondation entre le gamète mâle et une cellule germinale femelle ayant achevé la totalité de la méiose est possible.

V	F
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Corrigés

I Questions à choix multiples

- 1 Bonne(s) réponse(s) : c.**
- 2 Bonne(s) réponse(s) : a.**
- 3 Bonne(s) réponse(s) : d.** Les chromosomes ne forment plus de bivalents tels qu'ils existaient au stade zygotène. Ils sont constitués de deux chromatides réunies par un centromère et qui ne sont pas identiques entre elles puisque des échanges de matériel héréditaire se sont produits par le phénomène du « *crossing-over* ».
- 4 Bonne(s) réponse(s) : c. et e.**
- Les globules polaires ne comportent que très peu de cytoplasme.
 - Ils ne sont formés qu'au cours des deux divisions de méiose.
- 5 Bonne(s) réponse(s) : d.**
- Les chiasmata apparaissent lors du stade diplotène de la prophase I, lors de l'écartement des chromosomes appariés.
 - La formation des bivalents s'effectue durant le stade zygotène.
 - L'appariement s'accompagne de la mise en place d'un complexe synaptonémal.
- 6 Bonne(s) réponse(s) : a. et d.**
- Elle résulte d'une spiralisation progressive des chromosomes.
 - C'est au début de l'anaphase II que s'effectue le clivage des centromères.
 - C'est lors de l'appariement des chromosomes homologues au stade zygotène que se forment les complexes synaptonémaux.
 - Ceci se réalise avec le phénomène du « *crossing-over* ».
 - Chez l'espèce humaine, un enjambement se produisant au niveau de la courte région d'homologie située aux extrémités des chromosomes X et Y donne lieu à la formation d'un chiasma.
- 7 Bonne(s) réponse(s) : a., b. et e.**
- 8 Aucune bonne réponse :**
- À partir d'un spermatocyte I, 4 spermatozoïdes sont formés alors qu'un ovocyte I ne produit qu'un seul ovule.
 - Selon les espèces, l'ovule peut être un ovocyte I (Insectes), un ovocyte II (Vertébrés), un ovotide (Oursins).
 - Les Arthropodes ne possèdent pas de spermatozoïdes flagellés.
 - Il existe de nombreuses espèces qui peuvent se reproduire à la fois par reproduction sexuée et par multiplication asexuée (l'hydre d'eau douce par exemple).
 - Des espèces animales peuvent présenter des cycles vitaux comportant des individus haploïdes, avec existence du phénomène de parthénogenèse.

9 Bonne(s) réponse(s) : d.

- a. et b. Ils sont présents dans toutes les cellules de l'organisme.
- c. Lors des mitoses, ils s'individualisent comme tous les autres chromosomes.
- e. Chez certaines espèces de Vertébrés tels que les Oiseaux ou certains Amphibiens, c'est la femelle qui est hétérogamétique (ZW), le mâle étant homogamétique (WW).

10 Bonne(s) réponse(s) : d.

- a. La réduction chromosomique a lieu au cours de la seule division I dite réductionnelle.
- d. C'est bien lors de la métaphase I que se distribuent au hasard les chromosomes homologues issus de chacun des parents.
- e. Les chromatides se séparent, suite au clivage des centromères, au début de l'anaphase II et elles formeront les chromosomes du futur gamète.

11 Bonne(s) réponse(s) : c.

- a. Le phénomène de « *crossing-over* » joue également un rôle très important dans le brassage génétique, mais il se produit au stade pachytène de la prophase I et non au stade leptotène.
- c. C'est en effet la répartition au hasard des chromosomes homologues de part et d'autre de la plaque équatoriale qui participe au brassage génétique, et qui se trouve notamment exprimée par la seconde loi de Mendel.
- d. et e. Le brassage génétique s'est produit lors des phases de la division I, et la division II est assimilable à une simple division mitotique mais se déroulant à partir de cellules devenues haploïdes.

I Vrai ou faux ?**12 a. Vrai b. Vrai** Il n'y a pas de relation entre ces deux propositions.

La distribution des bivalents d'origine paternelle et maternelle de part et d'autre de la plaque métaphasique se réalise de manière aléatoire au cours de la métaphase de division I de méiose. L'échange de portions chromatidiennes entre chromosomes homologues par « *crossing-over* » augmente le brassage génétique mais n'intervient pas dans la répartition des bivalents lors de la métaphase I.

13 a. Vrai b. Faux

Par définition, l'ovule est la cellule germinale femelle qui est pondue par l'ovaire et qui est fécondé. Selon les espèces, l'ovule peut être à divers stades de l'ovogénèse (ovotide chez les Échinodermes, ovocyte I chez les Insectes, ovocyte II bloqué en métaphase II chez les Vertébrés).

Spermatogenèse

Plan

- 2.1 Organisation testiculaire
- 2.2 Des gonies aux gamètes
- 2.3 Biologie des spermatozoïdes
- QCM et Vrai ou faux ?
- Corrigés

Objectifs

- Connaître les contributions structurales et fonctionnelles des différents partenaires cellulaires du testicule
- Retenir les différentes étapes conduisant à la différenciation des spermatozoïdes
- Comprendre la notion de fécondance

La spermatogenèse correspond à l'ensemble des étapes qui conduit les cellules germinales d'un individu mâle depuis un état de cellules souches à celui de gamètes, les spermatozoïdes. Elle se déroule au sein des gonades mâles ou **testicules**. Ces derniers comportent deux compartiments tissulaires distincts, l'un germinatif, constitué de cellules germinales et de cellules somatiques, l'autre interstitiel, tissu mésenchymateux uniquement formé de cellules somatiques.

À noter

Chez les Vertébrés, le compartiment germinatif est organisé selon un des types suivants : soit sous forme de vésicules juxtaposées ou cystes (cas des testicules cystiques des anamniotes, c'est-à-dire les Poissons et les Amphibiens), soit avec des structures tubulaires, les tubules séminifères (cas des amniotes). C'est donc ce dernier type qui est observé dans l'espèce humaine.