

Les métamorphoses animales

I) Caractères généraux

1) Définition

La métamorphose est une phase du développement dit indirect : ce type de développement est caractérisé par le fait qu'après l'embryogenèse, l'éclosion donne naissance à un organisme différent de ses parents (c'est une larve), menant une vie autonome mais incapable de reproduction sexuée.

La métamorphose correspond en fait à l'ensemble des bouleversements morpho-anatomiques et physiologiques irréversibles conduisant à l'édification d'un imago (= image de l'espèce) à partir d'une larve. L'imago ressemble aux parents et sera capable de se reproduire à plus ou moins long terme.

En effet, l'acquisition de l'organisation de l'adulte n'est pas toujours accompagnée de l'acquisition de toutes ses fonctions caractéristiques, notamment celle de l'aptitude à la reproduction. La maturité sexuelle survient plus ou moins longtemps après la métamorphose, souvent au terme d'une croissance somatique.

Les bouleversements que l'on observe lors de la métamorphose sont surtout qualitatifs : ce n'est donc pas un phénomène de croissance, mais une phase de reconstruction d'un individu au sein d'un même plan d'organisation (on a un bouleversement de plans secondaires).

2) Les différents types de métamorphose

a) Selon le déroulement des transformations

On peut distinguer dans un 1^{er} temps les métamorphoses qui se font par étapes : certains parlent en réalité de "transformation" et pas de métamorphose réelle. Dans ce cas, l'éclosion donne naissance à un jeune se transformant graduellement en adulte par étapes successives et vivant généralement dans le même milieu que l'adulte. On n'aura pas d'arrêt de l'activité relationnelle de l'individu, hormis lors de son passage rapide à l'état imaginal. C'est par exemple ce que l'on retrouve chez les Crustacés et chez les Insectes Paurométaboles, mais les modifications dépassent quand même la simple croissance.

On peut distinguer dans un 2^e temps les métamorphoses brusques pour lesquelles le changement de forme est toujours rapide, voire même explosif : ce sont les métamorphoses au sens strict. Elles sont caractérisées par un état de crise (on parle d'ailleurs souvent de "crise métamorphotique"), marquant le passage sans transition d'un type d'organisation à un autre, tout en conservant un même plan d'organisation. Larve et imago évoluent le plus souvent dans un milieu différent. Pendant la métamorphose, l'activité relationnelle est totalement suspendue.

b) Selon un point de vue évolutif

On va distinguer tout d'abord les métamorphoses primordiales ou métamorphose de développement. Elles prennent place immédiatement après l'embryogenèse et avant la période principale de croissance de l'individu, celui-ci étant loin de pouvoir se reproduire. Cela concerne uniquement des organismes aquatiques, et notamment les Invertébrés marins à œufs oligolécithes. Le

modèle le plus couramment étudié est d'ailleurs pris parmi les Malacostracés (Crustacés supérieurs), où les nombreux stades introduisent des modifications plus importantes que chez les Insectes Paurométaboles.

On va distinguer ensuite les métamorphose évolutives : elles sont différentes des précédentes car elles se placent à des moments divers de l'ontogenèse et président à un changement de biotope. On en distingue 3 sous-classes :

1. *Les métamorphoses progressives* des Batraciens et d'un grand nombre d'Arthropodes marins. Elles séparent l'ontogenèse de ces individus en 2 phases plus ou moins équivalentes, comportant chacune une phase de croissance : on distingue en effet une phase de croissance larvaire puis une phase de croissance imaginale.

Cette dernière peut en réalité suivre différentes modalités : soit elle s'arrête dès que l'état reproducteur est atteint dans le 2nd milieu (c'est le cas de la croissance juvénile des amphibiens), soit elle se poursuit de manière asymptotique. C'est par exemple le cas du développement post-embryonnaire des Crustacés : la croissance et donc les mues sont permanentes tout au long de la vie. Cependant, au fur et à mesure, les périodes d'inter-mue augmentent alors que le taux de croissance diminue, ce qui provoque un ralentissement progressif de la croissance.

2. *Les métamorphoses régressives* qui forme des individus très différents des organismes libres. On distingue alors les métamorphoses de fixation telle que celle des Cnidaires ou des Urochordés, à croissance principale post-imaginale et les métamorphoses parasitaires comme celles des Crustacés Monstrillidés et de certains Gastéropodes. Dans ce cas, l'organisme produit est réduit à son appareil reproducteur.

3. *Les métamorphoses de puberté*, qui donnent des imago matures. On distingue en 1^e les métamorphoses/pubertaires à proprement parlé : c'est le cas du 2nd changement des Hydrozoaires, produisant par bourgeonnement des méduses qui retournent à la vie sexuée et pélagique.

On distingue en 2^e les métamorphoses purement terrestres et propres aux Insectes. Dans ce cas, les processus morphogénétiques imaginaires ne se déclenchent qu'une seule fois, alors que la croissance touche à son terme : cela permet de parachever ou de reconstruire la forme définitive tout en apportant un surplus volumétrique et amenant rapidement à la maturité sexuelle.

3) Les remaniements associés à la métamorphose

a) Sur le plan biologique

La métamorphose est un phénomène complexe qui met en jeu des processus constructifs (élaboration de tissus et d'organes nouveaux imaginaires), des processus régressifs ou dégénératifs (lyse de tissus et d'organes larvaires) et des remaniements de structures pré-existantes (transformations d'organes pré-existants).

Cet ensemble de transformations des caractères morpho-anatomiques et structuraux se réalise grâce à des transformations biochimiques et cellulaires : ainsi on assiste pendant la métamorphose à des différenciations, des multiplications cellulaires et des apoptoses.

Ces différents bouleversements sont sous la dépendance de facteurs à la fois intrinsèques et extrinsèques (photopériode, température...). En effet, il existe un contrôle hormonal : on a mise en œuvre d'un processus neuro-endocrinien et endocrinien propre à cette crise. Il existe également un contrôle génétique : on a ainsi des changements de programme génique ou bien une reprogrammation génétique par répression/dépression génique → cela permet l'expression de gènes spécifiques à la métamorphose au sein du programme de développement de l'organisme.

b) Sur le plan éco-éthologique

La métamorphose est le plus souvent associée à des modifications éco-éthologiques : larve et adulte ne mènent pas le mode de vie et/ou ne vivent pas dans le même milieu. Cela nécessite donc des changements écologiques (changement de niche écologique, de place dans un écosystème...) et des changements éthologiques (le comportement varie selon le mode et les milieux de vie).

Ces bouleversements vitaux ont conduits à considérer la métamorphose comme une transition écologique, mais on distingue plusieurs cas. Ainsi, on peut avoir un passage :

- du milieu aquatique dulçaquicole au milieu terrestre → c'est le cas des Batraciens Anoures et Urodèles, des Insectes à larve aquatique et à adulte terrestre (trichoptères, Libellules, Ephémères, Moustiques Coléoptères).

- de la vie pélagique à la vie benthique en milieu marin → c'est le cas de nombreux Invertébrés à larve planctonique et à adulte benthique (spongiaires, Cnidaires, Turbellariés, Annélides, Mollusques, Crustacés, Urochordés, Céphalocordés...) mais aussi des Poissons plats à alevin planctonique et à adulte couché sur le sédiment.

- de la vie libre à la vie parasitaire → c'est le cas de nombreux Plathelminthes Trématodes, de Gastéropodes et de Crustacés parasites.

- d'un milieu à un autre au cours de migrations (catadromes et anadromes).

II) La métamorphose des Arthropodes

1) Chez les Insectes

a) Modalités des métamorphoses

Le développement post-embryonnaire des Insectes s'effectue selon 4 modalités, que l'on distingue en fonction de l'importance des changements métamorphotiques qui les font passer d'une larve sans organes sexuels fonctionnels à un adulte capable de se reproduire. On distingue alors les amétaboles, les Paurométaboles, les Hémimétaboles, et les Holométaboles.

Les Amétaboles sont des Insectes primitifs aptérygotes comme les Collemboles, les Protoures et les Thysanoures. Les jeunes sont semblables aux adultes, mis à part l'absence d'organes sexuels fonctionnels et leur taille et vivent dans le même type de milieu. La croissance résulte d'une série de mues : au cours de la dernière, appelée mue imaginale, l'insecte acquiert des gonades fonctionnelles le transformant en adulte capable de se reproduire. L'insecte adulte continuera de grandir au cours de mues post-imaginale → on ne peut pas considérer que l'on a une métamorphose au sens strict.

Les Paurométaboles sont des insectes ptérygotes faisant partie des Dictyoptères (Mantes, Blattes), des Hémiptères (Punaise, Cochenille, Puceron), des Orthoptères et des Phasmoptères. Ils ont un mode de croissance assez semblable aux amétaboles, donc on a tendance à les inclure dans la catégorie précédente. La différence majeure réside dans le fait que les ailes apparaissent au cours de l'avant dernière mue, appelée mue nymphale. La mue suivante est la mue imaginale, au cours de laquelle les organes sexuels deviennent fonctionnels.

Les Hémimétaboles correspondent aux Ephéméroptères et aux Odonatoptères. La larve a un habitat et un mode de vie différent de l'adulte (le plus souvent on a passage de la vie aquatique à la vie terrestre). La mue imaginale entraîne donc des transformations plus importantes. Tout comme chez les Paurométaboles, les ailes apparaissent lors de la mue nymphale (l'avant dernière), mais la nymphe reste libre, et est donc capable de se déplacer et de se nourrir.

Les Holométaboles correspondent aux coléoptères, aux Diptères, aux Lépidoptères et Névroptères. La mue nymphale donne naissance à une puppe caractérisée par son immobilité extérieure quasiment totale. C'est au cours de ce stade pupal que la nymphe va se métamorphoser en adulte.

Bien que la métamorphose soit pour les morphologistes caractéristique des holométaboles, des changements de type métamorphotiques s'effectuent aussi dans les autres groupes lors des mues nymphales et imaginale. La croissance présente dans tous les groupes un caractère discontinu, réglée par des "sauts" successifs au cours des mues. Le contrôle endocriné du développement présente de plus des caractéristiques communes dans les différents groupes.

Finalement, il ne semble pas y avoir de différences essentielles selon l'importance plus ou moins grande des changements lors des mues nymphales et imaginales ou lors de la pupaison.

b) Contrôle hormonal de la métamorphose

Le système hormonal impliqué dans les différents types de mues met en jeu une glande endocrine thoracique et des cellules neurosécrétrices situées dans le cerveau et l'organe péri-viscéral. Ces cellules produisent des facteurs intervenant soit directement dans différents processus, soit comme facteurs trophiques activant les productions hormonales.

L'entrée en mue, quel que soit son type, dépend de la production de l'hormone prothoracotrope PTTH libérée par les cellules neurosécrétrices cérébrales. Cette hormone passe par un transport axonal dans les corpora cardiaca, organes neurohumoraux associés au cerveau où elle est stockée.

Suite à une série de stimuli externes et internes appropriés, la sécrétion de PTTH va induire la sécrétion d' α -ecdysone par la glande prothoracique. L' α ecdysone est hydroxylée dans les corps adipeux pour donner la β ecdysone plus active. En réalité, l' α ecdysone est considérée plus comme un précurseur que comme l'hormone de mue elle-même, alors que la β -ecdysone est à la base des modifications préparant et accompagnant les différents types de mue.

Le caractère larvaire ou non d'une mue est déterminé par la sécrétion plus ou moins abondante de l'hormone juvénile JH depuis les corpora allata. Ces structures neurohumorales sont voisines des corpora cardiaca et sont sous contrôle direct d'allostatines et d'allatolibérines produites par le cerveau. C'est la présence de JH en concentration plus ou moins importante par rapport à l'hormone de mue qui détermine le caractère larvaire, nymphal ou imaginal de la mue.

Au cours de la mue imaginale, l'activité des corpora allata et la production de JH sont pratiquement nulles. Elles reprennent après cette mue alors que l'activité des corpora cardiaca et de la glande prothoracique régresse. La JH ainsi produite par l'imago va intervenir dans le contrôle du comportement sexuel, l'activité des glandes génitales et la gamétogenèse.

Les mues s'accompagnent toujours d'une exuviation accompagnée d'un tannage et d'un durcissement de la nouvelle exocuticule. Ces processus sont là encore sous contrôle hormonal. Un facteur neurohumoral, l'hormone d'exuviation EH (eclosion hormon) a des effets directs sur différents phénomènes impliqués dans ce processus, et notamment sur l'assouplissement des structures alaires et sur les contractions musculaires. Elle est produite par des cellules spécialisées du complexe corpora cardiaca – corpora allata et induit la production de bursicon par le complexe nerveux périviscéral. Cette hormone est impliquée dans l'expansion des ailes, la sclérotinisation de l'exocuticule et sa mélanisation éventuelle.

De nombreux insectes suspendent l'essentiel de leurs activités biologiques pendant des temps plus ou moins longs, à différents moments de leur développement ou de leur vie adulte. Ces périodes appelées diapause coïncident aussi avec des moments où les conditions de vie deviennent défavorables : hibernation, estivation, déshydratation...

Les diapauses larvaires, imaginales et surtout nymphales sont en rapport avec la mise en repos du système endocrine et avec une diminution importante de la production de PTTH et du taux d'ecdysone circulant. Il en va de même pour la JH dans différents cas, mais chez certaines espèces, le taux de JH peut être élevé pendant les diapauses larvaires et pupales. Cette hormone paraît dans ces 2 conditions exercer un contrôle inhibiteur sur la production de PTTH.

Les facteurs déclenchant les différents types de mues et de diapause restent en général très mal connus. Dans la plupart des cas, il semble faire intervenir le jeu de facteurs internes et externes : ainsi l'ingestion de nourriture est chez beaucoup d'espèces un facteur important →

- Chez la Tique *Rhodnius prolixus*, la mue ne se produit qu'après la prise d'un important repas de sang qui provoque une distension abdominale servant de facteur déclenchant. Une larve de 50 mg peut ainsi absorber jusqu'à 300 mg de sang !!

- Chez le Criquet *Locusta migratoria*, la propagation de messages sensoriels provoqués par la déglutition au niveau pharyngien paraît indispensable à la sécrétion des hormones de mue

- Chez *Bombyx mori*, la diapause embryonnaire semble déterminée par les conditions photopériodiques subies par la mère : les femelles reproductrices élevées en jour long produisent des œufs à diapause tout à fait caractéristique, riches en hydroxykinurénine et de teinte violette. A l'opposé, les femelles reproductrices élevées en jour court produisent des œufs sans diapause embryonnaire.

-Rm- La Doryphore est pour l'instant le seul Insecte connu capable d'entrer en diapause à l'état adulte.

2) Chez les Crustacés

Le développement des Crustacés, tout comme celui des Insectes, se fait par mues successives dont certaines impliquent des changements de type métamorphotiques. Le déterminisme endocrine fait intervenir 2 structures sécrétrices jouant un rôle majeur dans le contrôle des mues.

L'organe X, de type neurohumoral, situé dans les pédoncules oculaires, produit la MIH (Molt inhibiting hormon) qui passe par transport axonal dans une glande sinusale d'où elle est sécrétée. La MIH inhibe la production d'une hormone de mue de type ecdystéroïde, produite au niveau d'un organe Y thoracique, comparable à la glande prothoracique des insectes.

III) Métamorphose des Batraciens Anoures

1) Quelques rappels sur le développement

a) La larve ou têtard

Le tronc et la tête du têtard forment une grosse masse globuleuse affublée d'une queue. Juste après l'éclosion, le têtard se fixe aux pierres et aux plantes du plan d'eau grâce à une ventouse située sous la tête. Les branchies externes, à peine visibles, se ramifient rapidement mais elles commencent à régresser quelques jours après : elles sont en effet remplacées par des branchies internes dès la 4^e semaine.

Le têtard respire comme un poisson et se nourrit à l'aide de rangées de denticules cornés qui râpent les plantes et les algues. L'eau pénètre par la bouche avec les aliments, entre en contact avec les branchies, échange avec elles l'O₂ contre le CO₂ et ressort par un orifice appelé spiracle. Au fur et à mesure, l'intestin du têtard s'allonge et s'enroule en spirale.

Les membres postérieurs apparaissent vers la 6^e semaine et précèdent donc les membres antérieurs qui n'apparaissent que vers la 9^e semaine au cours de la prémétamorphose. De plus, les paupières se forment et la bouche, qui ressemblait à une petite boutonnière, s'élargit en une large fente jusqu'au niveau des yeux.

b) La métamorphose

• Aspects généraux

Lors de la métamorphose, la queue va régresser jusqu'à disparaître au moment du climax. L'intestin se raccourcit, l'estomac se forme, prêt à accepter une nourriture carnée. Les poumons commencent à fonctionner. En 2 mois, le têtard fait place à une petite grenouille qui sort de l'eau et qui commence donc sa vie terrestre.

Il arrive parfois, lorsque les conditions météorologiques lui sont défavorables, que la larve d'amphibien stoppe momentanément son développement. Elle garde ses caractéristiques aquatiques pour affronter le plus tard possible le milieu terrestre, moins hospitalier. Cela peut être le cas de la grenouille verte *Rana esculenta*.

• *Les transformations métamorphotiques en détail*

→ *Respiration et circulation* : le système pulmo-cutané vient remplacer le système branchial. De plus, on assiste à un changement de l'hémoglobine : l'hémoglobine larvaire à forte affinité pour l'O₂ (90%) est ainsi remplacée par l'hémoglobine adulte, de moindre affinité (65%). Le fer provenant de la destruction des hémoglobines araires est stocké dans le foie puis recyclé.

De plus, on a augmentation de la concentration de ces hémoglobines dans le sang et augmentation en parallèle des globules rouges. Enfin, on a apparition de l'effet Bohr chez l'adulte.

→ *Le système locomoteur* : On assiste à la régression des nageoires, à l'ossification du squelette et au développement de membres chiridiens.

→ *Le système nerveux et les organes sensoriels* : De nouveaux neurones se développent dans la moelle épinière, et on peut observer la myélinisation du cervelet et de certains nerfs crâniens.

La rétine va s'épaissir, en même temps que l'on a raccourcissement et myélinisation des voies optiques. De plus, on a modification de la distribution des pigments visuels : la porphyropsine (caractéristique des milieux dulçaquicoles) est remplacée par la rhodopsine, mais on peut avoir des variantes selon l'habitat de l'adulte. Enfin, on a apparition de la vision binoculaire, amélioration de l'acuité visuelle et de la vision des couleurs.

D'un point de vue auditif, on a développement de l'oreille moyenne, notamment chez les anoures où l'on peut observer une cavité tympanique complète. Enfin, on a disparition du système de la ligne latérale chez les anoures terrestres, mais il peut persister chez ceux ayant des mœurs aquatiques.

La maturation du système nerveux et la modification des organes sensoriels a une incidence sur le comportement des animaux métamorphosés. Ainsi, la métamorphose correspond en quelque sorte à la préparation de la locomotion en milieu terrestre : pour cela, la maturation du cervelet est associée à la coordination des membres. On a également apparition du réflexe cornéen qui permet la rétraction de l'œil et acquisition de l'aptitude au dressage. On a enfin développement d'un nouveau comportement social par les appels sonores des mâles vis-à-vis de femelles pour la reproduction.

→ *Le tégument* : Le nombre de couches épidermiques augmente, ce qui peut expliquer les mues. De plus, on peut observer une augmentation du nombre de fibroblastes dermiques. Le développement de 2 types glandes acineuses permet la sécrétion de sérotonine à rôle répugnatoire (glandes séreuses) et la sécrétion d'un mucus protecteur (glandes muqueuses).

Le tégument va également changer de pigmentation : des pigments jaunes (lipophores) et rouges (ptérides) apparaissent, en même temps que l'on a augmentation du nombre de mélanophores.

→ *La digestion et l'alimentation* : Le changement de régime alimentaire (herbivore → carnivore) est associé à un raccourcissement de l'intestin. De plus, l'épithélium digestif larvaire primaire disparaît au profit d'un épithélium secondaire, et le foie s'hypertrophie, entraînant une augmentation de volume. La cavité buccale s'agrandit : cela permet à l'animal de saisir des proies de plus grande taille. Ce phénomène est permis entre autre par l'ossification des mâchoires par foyer.

2) Le contrôle hormonal de la métamorphose

a) L'axe thyroïdienne

Le développement des Batraciens est contrôlé par l'hypophyse et la thyroïde, et l'adénohypophyse intervient comme un des maillons de l'axe thyroïdienne. Au sommet de cet axe, l'hypothalamus produit le TRF (Thyreotropic releasing factor : c'est un tripeptide chez les Mammifères).

Cette neurohormone stimule la production de l'hormone thyroïdienne TSH par l'adénohypophyse (c'est une protéine à 2 chaînes chez les Mammifères : une chaîne α de 89 acides aminés et une chaîne β de 112 acides aminés). Cette hormone hypophysaire stimule à son tour la

production de thyroxine T4, précurseur de la triiodothyronine T3 : c'est cette dernière qui constitue l'hormone biologiquement active, et on l'obtient par déiodation périphérique de la T4.

b) Variations de l'activité de l'axe hypothalamo-hypophysaire au cours du développement

Au cours de la prémétamorphose, les quantités de T3 et T4 dans le sang sont basses. Cette synthèse minimale est assurée par l'activité autonome de la glande quand les connexions vasculaires entre l'hypothalamus et l'hypophyse sont inexistantes (donc on ne peut pas avoir transport du TRF).

Lors de la prométamorphose, les neurones hypothalamiques se développent, et des axones sécrétoires à TRF se projettent sur l'éminence médiane et sur le système porte, qui apparaissent alors bien différenciés. L'activité thyroïdienne augmente alors très rapidement pour atteindre son maximum au cours du climax.

Les taux de synthèse et de libération de prolactine atteignent également leur valeur maximale dans cette même période. Ceci renforce l'idée selon laquelle le TRF est le principal facteur impliqué dans la régulation de la fonction prolactinique chez les Batraciens. De plus, la synthèse de prolactine est sous le contrôle direct de T3 chez *Rana catesbeiana* et *Xenopus laevis*.

Le développement larvaire et la métamorphose dépendent également de divers facteurs externes. Ainsi, la température et la lumière contrôlent l'ontogenèse en modifiant l'activité de l'axe thyroïdienne. Chez la grenouille ou le crapaud en zone tempérée, les têtards éclosent en mai se développent rapidement quand la température est clémente et la photopériode longue, et se métamorphosent dès le mois d'août.

Au contraire, les têtards éclosent en juillet et non encore transformés en septembre vont grandir lentement pendant l'hiver, sous la double influence d'une température basse et d'une photopériode courte, pour se métamorphoser au printemps suivant. De même dans les régions subarctiques, des températures basses et des jours courts retardent la métamorphose.

c) La sensibilité hormonale différentielle et la spécificité tissulaire

Un des aspects majeurs de la métamorphose chez les Batraciens Anoures est la coordination des événements anatomiques, morphologiques et biochimiques qui se déroulent au cours du climax. Ainsi, la queue ne peut dégénérer sans la mise en place préalable d'un autre système de locomotion, les pattes. Il en est de même entre les branchies et l'émergence des poumons. Cette coordination est le fait d'une sensibilité différentielle des tissus à un taux d'hormone différentielle circulante en augmentation progressive de la fin de la prométamorphose jusqu'au climax.

On a de plus une spécificité tissulaire aux hormones, que l'on peut démontrer par une expérience. On transplante l'extrémité de la queue dans la région du tronc ou la région orbitale de l'œil sur la queue. Seule la queue va régresser, alors que la région orbitale maintient son intégrité bien qu'elle soit placée dans un tissu en dégénérescence. Seuls les tissus larvaires disparaissent au moment où l'hormone thyroïdienne apparaît. La dégénérescence de la queue est une mort cellulaire programmée, contrôlée par l'hormone thyroïdienne.

3) La régulation génomique de la métamorphose

a) Effet sur la synthèse protéique

Les effets morphogénétiques de l'hormone thyroïdienne passent par un contrôle de la synthèse protéique au niveau de la traduction et/ou de la transcription. Il existe dans le foie et dans tous les tissus larvaires 3 types de réponse génétique à l'hormone :

1. *Stimulation de la transcription* via l'ARN polymérase 1 : les gènes concernés codent pour des protéines qui apparaissent pour la 1^{ère} fois au climax. C'est par exemple le cas des enzymes du cycle hépatique de l'urée, des enzymes lysosomiales de la queue, des protéines contractiles des pattes postérieures...

Parmi les gènes réglés positivement, on peut différencier des gènes précoces et des gènes tardifs. Parmi les gènes tardifs, on peut citer le gène codant pour la carbamyl-phosphate synthétase (enzyme clé pour le passage de l'ammoniotélisme à l'uréotélisme), le gène de la collagénase (une des hydrolases indispensables à l'histolyse de la queue) et le gène de l'albumine (nécessaire au maintien

de la pression oncotique et du volume plasmatique. Leur synthèse nécessite la synthèse préalable de facteurs transrégulateurs induits à partir de gènes précoces.

2. Inhibition de la transcription : ces gènes codent pour des protéines dont le taux de renouvellement diminue au cours de la métamorphose. C'est par exemple le cas des protéines contractiles de la queue... Il faut noter qu'au cours de la répression de la queue, le contrôle hormonal négatif des gènes codant pour les protéines musculaires précède le contrôle positif des gènes codant pour les protéases responsables de l'histolyse.

3. Insensibilité à l'hormone : ces gènes codent probablement pour des protéines communes à la larve et à l'adulte.

b) Les récepteurs de la T3 : caractérisation et régulation

Il existe 2 grands types de récepteurs à la T3 : on distingue ainsi les TR α et les TR β , issus de gènes différents (il existe 2 gènes α et 2 gènes β). Comme les récepteurs des stéroïdes, les récepteurs à T3 font partie de la grande famille des facteurs de transcription en "doigts à zinc" qui se lient à l'ADN et régulent l'expression génomique. L'ARNm pré-TR β subit un épissage alternatif complexe aboutissant à 4 protéines et 8 variantes, alors que l'ARNm pré-TR α donne directement les sous-unités du récepteur.

Pendant l'ontogenèse, le récepteur TR α est abondamment exprimé, notamment en pré et prométamorphose, indépendamment de la présence de T3. En l'absence de T3, ces récepteurs sont capables de se lier aux séquences TRE (thyroid hormone responsive element) des promoteurs situés en amont de leurs gènes cibles. Cette liaison est possible par formation d'homodimères TR α -TR α ou d'hétérodimères TR α -RXR (RXR sont des récepteurs nucléaires à l'acide rétinoïque). Les ARNm RXR sont présents dès le développement précoce du têtard de *Xenopus laevis*, et on pense que les hétérodimères pourraient conférer aux gènes cibles de la T3 une plus grande spécificité de réponse.

Il est probable que les homo et hétérodimères puissent réprimer la transactivation des gènes cibles de la T3 : cela empêche ainsi toute expression de gènes adultes avant la métamorphose. Cette répression peut être levée expérimentalement durant la prémétamorphose par ajout de T3 exogène.

A l'opposé, il semble que le récepteur TR β prépare l'animal à la métamorphose. Quand l'activité thyroïdienne commence à augmenter en fin de prométamorphose, la T4 produite est convertie en T3 par une désiodase de type I, déjà présente dans les tissus. En se liant aux récepteurs β , la T3 va induire et accélérer les processus métamorphotiques du climax, en stimulant à la fois l'expression des gènes codant pour l'enzyme de conversion et pour le récepteur TR β .

Grâce à TR β , la T3 induit en réalité la synthèse de facteurs de transcription nécessaire à la régulation de l'expression de gènes morphogénétiques tardifs, tels que celui de la collagénase ou de la carbamyl-phosphate synthétase.

Un modèle séquentiel de régulation de l'expression génomique a été réalisé pour la queue du têtard. Ce modèle d'intervention hiérarchique des gènes du développement laisse présumer de multiples possibilités de régulation transcriptionnelle. L'association de la combinatoire des récepteurs de la T3 (entre les différents sous-unités α et les sous-types de β) et des facteurs transrégulateurs conduit à l'expression de nombreux gènes tardifs codant pour des protéines de structures ou pour des protéines fonctionnelles caractéristiques de l'adulte.

L'hormone thyroïdienne se fixerait d'abord au récepteur TR α abondant avant la métamorphose. Cela entraînerait l'induction de gènes précoces en 2 à 4h, dont le récepteur TR β . Ce dernier serait responsable, en présence de T3, de l'activation de gènes dits tardifs en 12 à 24h. Par contre, les gènes réprimés pendant la métamorphose n'ont pas d'homologues connus et leur fonction reste mystérieuse...

c) L'antagonisme T3/prolactine

La prolactine, produite en grande quantité à la fin du climax, est régulatrice du déroulement de la métamorphose. En effet, l'ajout d'anticorps anti-prolactine entraîne une accélération de la métamorphose. On a pu montrer que la prolactine peut inhiber *in vitro* et *in vivo* les effets histolytiques de la T3 sur la queue du têtard comme les effets trophiques sur les pattes postérieures.

On pense que la prolactine inhibe l'induction transcriptionnelle de la T3 pour ses propres récepteurs α et β . Dans la mesure où la synthèse de prolactine et de son récepteur est régulée par la T3, cette dernière exerce donc un auto-contrôle de son activité métamorphotique en fin de climax...

Finalement, on vient de voir que les récepteurs à la T3 sont indispensables au développement complet des Batraciens Anoures. En phase larvaires et en absence d'hormone, les récepteurs α , seuls ou en association avec d'autres facteurs de transcription (RXR notamment), répriment le programme adulte. Au contraire, la GH et la prolactine contrôlent la croissance du têtard.

La T3 qui commence à être sécrétée lors de la prométamorphose : elle va alors initier et accélérer la métamorphose en stimulant sa propre production à la fois par l'intermédiaire de la désiodase de type I et par l'expression de ses récepteurs β . La métamorphose séquentielle qui se déroule alors est le résultat d'une sensibilité hormonale différentielle des tissus à un taux d'hormone circulante en constante augmentation. Si la T3 initie la métamorphose, elle va également y mettre un terme par l'intermédiaire de la prolactine.

IV) Métamorphoses et migrations chez les Agnathes et les Poissons

Métamorphoses et migration sont inséparables chez les Cyclostomes (Lamproies actuelles) et les poissons migrateurs. S'ils migrent de l'eau douce vers le mer, on parle de migration *catadrome* : ces organismes sont alors dits diadromes ou thalassotoques, et ils pondent en mer → c'est par exemple le cas de l'Anguille qui naît en mer, migre en rivière et retourne à la mer pour se reproduire. Au contraire, s'ils migrent vers l'amont des rivières, leur migration est dite *anadrome* : ces organismes sont dits potamotoques et ils pondent en rivière → c'est le cas des Lamproies, des Esturgeons, des Alose, des Saumons qui naissent en rivière, migrent en mer puis retournent se reproduire en rivière.

1) Chez les Agnathes : exemple de la Lamproie

a) Le cycle de vie des Lamproies

Les lamproies se reproduisent en eau douce dans la vase des rivières fraîches et pures où vivent leurs larves (= ammocètes). Leur bouche en fer à cheval n'a pas de dents mais des filaments souples où se collent les particules alimentaires enrobées par le mucus du tube digestif.

Elles subissent une 1^e métamorphose après 2 à 6 ans de vie : les jeunes lamproies vont alors se rendre en mer où elles passeront une année. A l'approche de la maturité, les Lamproies vont se diriger vers les emplacements de ponte appelés frayères.

Se déroule alors une 2^e métamorphose au moment de l'acquisition de la maturité sexuelle : les lamproies se fixent sur les pierres en paquets, et vont donc onduler dans le courant. Dès la métamorphose terminée, les lamproies "s'agitent et se trémoussent" de telle sorte qu'elles finissent par se détacher du gravier : cela permet de dégager une petite cuvette propre et claire où les accouplements se produisent.

Les mâles à maturité ont une sorte de papille visible fonctionnant comme un pénis, qui pénètre dans l'orifice génital des femelles. Les mâles ne sont alors plus fixés au gravier mais à la nuque de leur femelle, l'extrémité de leur corps étant replié afin d'enlacer leur partenaire. La femelle pourra alors déposer les œufs fécondés sur le gravier des frayères. Aucun individu ne semble survivre à la reproduction car on ne trouve des Lamproies adultes que de manière saisonnières.

b) Les transformations métamorphotiques

On a tout d'abord des modifications du tube digestif et du régime alimentaire : lors de la 1^e métamorphose, on a en effet apparition d'une bouche circulaire pourvue de denticules cornés et d'un piston circulaire associé à des muscles et à du cartilage. De plus, le pharynx au départ en cul de sac est mis en dérivation sur le tube digestif : le pharynx initial est autolysé (de même qu'une partie du foie). On passe alors d'une nutrition microphagique à une nutrition de type ectoparasite.

L'appareil circulatoire subit également des modifications : il devient plus performant, notamment avec l'apparition d'un cœur et donc compatible avec une vie plus active. De plus, on a substitution des hémoglobines larvaires par des hémoglobines adultes. On assiste également à d'autres transformations : on a évolution du réflexe d'effroi mais aussi développement et fonctionnement du système visuel. Le sac hypobranchial devient la thyroïde.

De fait du passage eau de mer/eau douce ou eau douce/eau de mer, la migration est étroitement associée à des modifications de l'équilibre hydrominéral : cela permet de corriger dans un sens ou dans l'autre les déséquilibres ioniques par intervention de ionocytes. De plus, on a favorisation de l'antidiurèse : on assiste au remaniement de l'opisthonéphros et à l'apparition de nouveaux néphrons, ce qui permet de faire des économies d'eau. Enfin, on a augmentation de l'osmolarité du plasma par néosynthèse de protéines sériques.

2) Chez les Poissons

a) L'exemple du saumon

• Le cycle de vie

Les saumons (*Salmo*, *Oncorhynchus*) constituent le meilleur exemple de poissons anadromes, vivant en mer et se reproduisant en eau douce. Ils pondent leurs œufs dans les eaux froides et richement oxygénées du cours supérieur des rivières. Les alevins deviennent progressivement des parrs sédentaires et peu colorés, chassant dans les eaux douces.

Ces parrs vont alors entreprendre une 1^e migration vers l'aval, appelée smoltification : ils se transforment alors en smolts, qui séjourneront en mer pendant 2 à 3 ans. Devenus adultes, ils vont subir une 2^e métamorphose avant de revenir en eau douce vers les frayères lors de la migration de frai. Les Saumons de l'Atlantique accomplissent plusieurs fois le voyage de reproduction alors que ceux du Pacifique ne l'effectuent qu'une fois pendant leur vie. La proportion d'individus revenant aux lieux de reproduction est faible car la mortalité est élevée en mer...

• Les transformations métamorphotiques

Lors de la 1^e métamorphose, on a acquisition d'un mode de vie actif et pélagique : les parrs sont donc des individus nectoniques actifs. De plus, on assiste à l'accumulation de dérivés insolubles du catabolisme azoté (guanine, hypoxanthine), ce qui confère aux parrs une livrée brillante et argentée.

Au départ, les jeunes parrs subissent une perte de poids par mobilisation des réserves et utilisation pour la respiration. La consommation d'O₂ va d'ailleurs considérablement augmenter. On assiste également à la modification des pigments visuels : la porphyropsine "dulçaquicole" est remplacée par la rhodopsine "marine".

Au cours de la descente vers la mer, on assiste également à une modification de l'équilibre hydrominéral par antidiurèse et faible excrétion de déchets azotés (c'est ce qui est à l'origine de l'accumulation des purines dans le tégument). De plus, la réabsorption d'eau est augmentée par l'intestin postérieur. Le problème est que toutes ces modifications se font avant même que les smolts n'arrivent en mer : on va alors avoir une invasion d'eau, qui sera corrigée par les ionocytes (par expulsion d'ions contre le gradient de concentration) et par une meilleure économie d'eau par le rein et l'intestin.

Lors de la 2^e métamorphose, les pigments visuels s'inversent de nouveau : la rhodopsine est remplacée par la porphyropsine. Les capacités iono et osmorégulatrices vont de nouveau s'adapter : les ionocytes vont désormais pomper les ions à l'extérieur au lieu de les expulser. Le tube digestif va

progressivement dégénérer et les mâchoires se déforment : l'animal va en fait suspendre toute alimentation et utilise ses réserves.

b) L'exemple de l'Anguille

• *Le cycle de vie*

Les anguilles d'Amérique (*Anguilla rostrata*) et d'Europe (*Anguilla anguilla*) constituent un exemple de poissons catadromes qui, selon la théorie classique, ne se reproduisent que dans la Mer des Sargasses dans l'Atlantique.

Les larves pélagiques, dites leptocephales, aplaties et transparentes, sont emportées par les courants marins. Les larves des anguilles européennes grandissent ainsi, charriées par le Gulf Stream pendant environ 2,5 ans. Une métamorphose les transforme en civelles cylindriques qui s'accumulent par millions sous forme de cordons aux embouchures des fleuves dont elles remontent le cours.

Dans les eaux douces, les civelles deviennent des anguilles jaunes qui, au bout de 10 à 15 ans, se transforment en anguilles argentées pourvues d'yeux énormes. Elles redescendent alors les rivières en direction de la Mer des Sargasses où elles pondent et meurent. Cette migration de retour n'a pas été formellement démontrée pour l'Anguille d'Europe qui, d'après certains, ne se reproduirait pas et ne reviendrait pas à ses lieux d'éclosion. Les 2 "espèces" atlantiques ne seraient en fait qu'une seule forme dont les populations européennes se maintiendraient grâce aux reproducteurs venus d'Amérique...

• *Les transformations métamorphotiques*

Les leptocephales de forme foliacée, transparentes et planctonique se déplacent en suivant les courants jusqu'au plateau continental. Elles se nourrissent de microplancton, n'ont ni hémoglobine ni globules rouges et présentent une rétine à bâtonnets contenant de la chrysopsine (sensible aux radiations bleues).

La 1^e métamorphose se réalise au-delà du plateau continental : elle forme des civelles allongées et transparentes qui gagneront les eaux douces. C'est à ce moment-là que l'on a apparition de nageoires pectorales et d'une nouvelle denture. De plus, on voit apparaître une vessie gazeuse et des reins définitifs. La rétine acquiert des cônes en plus de ses bâtonnets, et la chrysopsine est remplacée par la rhodopsine. Lors de cette métamorphose, on a un arrêt momentané de l'alimentation : cela provoque une perte de poids et de taille de 25%, mais une grande quantité de réserves sont utilisées.

Les civelles vont progressivement donner en eau douce des Anguilles jaunes prédatrices dont la croissance peut durer 15 ans. La 2^e métamorphose du cycle va transformer ces anguilles jaunes en anguilles argentées qui gagneront la profondeur de la Mer des Sargasses pour frayer.

Lors de cette métamorphose, on a acquisition d'une livrée nuptiale, et agrandissement des yeux qui contiennent désormais des bâtonnets contenant de la chrysopsine et des cônes contenant de la cyanopsine (adaptation à la vie en profondeur). La ligne latérale va s'accroître, ce qui stimule l'activité natatoire. Le tube digestif va s'atrophier, mais les réserves accumulées par la forme "anguille jaune" seront mises à profit.

On assiste de plus à la réalisation d'un nouvel équilibre hydrominéral : la fuite d'ions par diffusion est compensée par le doublement des ionocytes branchiaux et par l'augmentation de la réabsorption au niveau du tractus digestif. L'invasion de l'eau sera quant à elle corrigée par une diurèse plus importante.

Cette 2^e métamorphose permet également l'acquisition de la maturité sexuelle : les gonades se développent grâce au déblocage de la fonction gonadotrope hypophysaire par la pression hydrostatique élevée existant dans la profondeur. Les femelles vont alors sécréter un mucus contenant une phéromone attirant les mâles.

3) Les changements hormonaux associés aux processus métamorphotiques

La métamorphose des poissons migrateurs met en jeu des changements dans les sécrétions de différentes hormones : parmi elles, les hormones thyroïdiennes prennent une place prépondérante avec les corticostéroïdes. Ces dernières semblent très importantes : ainsi les modifications d'activité

des transports ioniques branchiaux qui accompagne la transition de milieu sont directement mises en relation avec la sécrétion de cortisol.

La métamorphose implique donc des la régulation de l'activité de différents gènes qui commandent les séquences d'évènements morphologiques, comportementaux, biochimiques et physiologiques extrêmement variées. Par exemple chez les Salmonidés, la smoltification illustre parfaitement toutes les modifications morphologiques et de caractéristiques d'osmorégulation qui interviennent lors du passage de l'eau douce vers l'eau de mer.

a) Chez les Lamproies

Lors de la 1^e métamorphose, les hormones thyroïdiennes n'interviennent pas : seul le complexe pinéal (organe pinéal et parapinéal) joue, et il semble lié aux conditions d'éclairement. En effet, chez les Lamproies, on ne retrouve pas d'épiphyse au sens strict : ce sont les pinéalocytes photosensibles et glandulaires qui interviennent par sécrétion de mélatonine. Outre la lumière, on s'est rendu compte que l'augmentation de la température accroît l'activité de ce complexe, coordonnant les changements métaboliques de la métamorphose.

L'axe hypothalamo-hypophysaire s'active lors de la 2^e métamorphose : on a libération de 2 gonado-libérines à partir de cette métamorphose et ce pendant toute la vie. De plus, la glande interrénales est stimulée par l'ACTH : elle produit en réponse des corticostéroïdes intervenant dans l'initiation de la maturité sexuelle.

b) Chez les Salmonidés

• *La 1^e métamorphose : la smoltification*

De très nombreuses hormones vont intervenir, chacune sur un aspect de la métamorphose :

1. La glande interrénales a un effet osmo-régulateur via la sécrétion de cortisol : les ions Na⁺ et Cl⁻ se diluent alors dans le milieu. De plus, le cortisol permet la prolifération des ionocytes, ce qui joue là encore sur l'équilibre hydrominéral. Tout cela permet d'améliorer la capacité osmorégulatrice des smolts, et donc de les préparer à la migration en mer. Le cortisol présente également un autre rôle : il stimule le métabolisme énergétique et un grand nombre de transformations métamorphotiques.

2. La thyroïde voit son activité augmenter au cours de la smoltification (mais elle diminue lors de la pénétration en mer). Cela permet de stimuler l'activité énergétique, d'augmenter la masse cérébrale et d'augmenter l'activité hypo-osmorégulatrice. En réalité, les hormones thyroïdiennes permettent une pré-adaptation au milieu marin.

3. Les cellules somatotropes de l'adénohypophyse sont stimulées pendant la smoltification. Consécutivement à l'augmentation de cortisol, on peut de plus observer une chute du taux de prolactine : cela stimule la capacité hypo-osmorégulatrice des animaux, ce qui leur permet de s'acclimater à l'eau de mer.

Cependant, les hormones ne sont pas les seules à intervenir dans la métamorphose : ainsi il semble que le milieu extérieur ait également une influence. La métamorphose ne peut se faire que si la température est supérieure à 4°C, et elle s'accélère jusqu'à 14°C. De plus, l'alternance jour/nuit est nécessaire, de même qu'une augmentation de la photophase, comme celle du Printemps. Enfin, il semble que les cycles lunaires interviennent indirectement par leur action sur la photophase.

• *La 2^e métamorphose*

La maturation des gonades se fait lors de la vie marine, et elle est achevée avant la migration de frai. Elle s'accompagne de la libération d'hormones sexuelles diminuant la capacité osmorégulatrice des saumons, qui sont alors contraints de rechercher des eaux douces pour frayer. Les hormones sexuelles agiraient par affaiblissement de la fonction thyroïdienne et par stimulation de la sécrétion de prolactine.

c) Chez les Anguilles

Tout comme chez les Saumons, de nombreuses glandes interviennent :

- lors de l'avalaison, la glande interrénale est stimulée : on a ainsi sécrétion de cortisol, associé à un effet hypo-osmorégulateur. En effet, on assiste à la dilution des ions Na^+ et Cl^- dans le milieu extérieur, à l'absorption d'eau par l'intestin et au freinage des pertes d'eau par les branchies : les anguilles ont donc besoin de quitter les eaux douces.

- la thyroïde est activée chez les leptocéphales : T4 atteint un maximum au début de la métamorphose, et T3 augmente de plus en plus vite pendant ce phénomène. Cela permet de stimuler la glande interrénale mais aussi d'accélérer la conversion du cortisol en cortisone dans les ionocytes branchiaux et les épithéliums intestinaux.

- l'adénohypophyse libère une hormone de croissance, ce qui stimule la production de la T4

Là encore les facteurs externes semblent intervenir dans la métamorphose. Ainsi, la diminution de la durée de la phase lumineuse accroît l'activité locomotrice des anguilles argentées, facilitant ainsi la migration. De plus, les phases lunaires interviennent car elles modulent l'éclairage nocturne. Enfin, les crues des rivières sont associées à une plus grande activité migratoire.

V) Métamorphose et symétrie : les poissons plats ou Pleuronectiformes

1) Les différentes étapes de la vie des Pleuronectiformes

Les larves, pélagiques et nectoniques, se retrouvent généralement au niveau du plateau continental. Elles présentent une symétrie bilatérale, une pigmentation progressive et la rétine est uniquement composée de cônes. Elles se déplacent par ondulations caudales.

Les adultes sont les véritables poissons plats côtiers (ils vivent à proximité des rivages) et benthiques : ce sont les Soles, les Plies, les Limandes, des Flets et les Turbots. Leur corps est comprimé latéralement et ils vivent avec une de leur face appliquée sur substrat ou plus ou moins enfouis dans le sédiment meuble. La dissymétrie résultante de ce mode de vie particulier est renforcée par un flanc dépigmenté aveugle et par un flanc pigmenté pourvu des 2 yeux.

La migration que l'on peut observer chez ces poissons est très courte elle se fait du plateau continental vers les rivages. Pendant cette migration, la croissance est faible (les organismes ont assez peu d'avidité pour la nourriture), mais c'est à ce moment-là que se fait la métamorphose.

2) Les transformations métamorphotiques

La métamorphose correspond en réalité à la transformation d'une larve à symétrie bilatérale en un juvénile benthique avec une compression latérale.

Au fur et à mesure, l'animal va acquérir un port horizontal, et se posera sur le flanc droit ou gauche selon l'espèce. Les nageoires ventrales et dorsales se développent jusqu'à la tête, ce qui augmente la surface d'appui sur l'eau : le déplacement à plat par des ondulations motrices sera donc plus efficace. De plus, on a établissement de nouvelles connexions neuronales : on a ainsi un meilleur contrôle de l'horizontalité du poisson (fonction équilibratrice des nageoires), et plus dans la verticalité...

Au niveau de la tête, les transformations sont nombreuses : toutes la partie antérieure du crâne subit une torsion du fait des forces de traction musculaires. Le crâne sera donc complètement asymétrique, et la cavité cérébrale est remodelée par l'apparition et la disparition de certains os. La bouche va également subir une torsion chez les Soléidés (Soles) et les Pleuronectidés (Plies, Limandes, Flets).

La métamorphose est soulignée par la migration de l'œil initialement situé sur la face inférieure (appliquée contre le substrat) autour de la ligne médio-dorsale vers le flanc supérieur. La rétine va de

plus acquérir des bâtonnets parmi les cônes. Tout comme le système visuel, le système olfactif est également modifié et devient asymétrique.

D'autres modifications peuvent encore être observées : les fentes operculaires sont réduites et l'eau est désormais évacuée uniquement par la fente supérieure. La musculature est remaniée et la vessie natatoire disparaît.

3) Le déterminisme de la métamorphose

Tout comme chez les poissons migrateurs, la métamorphose est contrôlée par l'axe hypothalamo-hypophysaire. Elle est initiée par une élévation du taux des hormones thyroïdiennes, consécutive à une activation de la thyroïde. Le taux de T4 augmente significativement lors de la métamorphose jusqu'à atteindre un maximum, alors que le taux de T3 reste modéré.

Chez les alevins, l'activité de l'axe hypophysio-thyroïdien est maintenue faible par un rétrocontrôle négatif. En fin de vie larvaire, la TSH est libérée en abondance : cela stimule alors la production d'hormones thyroïdiennes qui enclenche les événements métamorphotiques.

D'autres hormones vont également intervenir dans la métamorphose : ainsi la glande interrénale voit son activité augmenter. La sécrétion de cortisol est ainsi accrue, et il semble que l'on ait une synergie d'action entre cette hormone et les hormones thyroïdiennes.

VI) Suppression ou apparition des métamorphoses

1) Les modalités

Une variation ou une mutation affectant le mode de développement peut être d'une importance évolutive plus ou moins capitale. Ainsi, des variations ontogénétiques semblent s'être produites, escamotant les métamorphoses liées au milieu primitif ou, au contraire, en faisant apparaître de nouvelles métamorphoses résultant de l'adaptation aux milieux secondaires ou nouveaux.

La suppression de métamorphose résulte de 2 processus aux effets qualitatifs et quantitatifs distincts, mais de valeur équivalente : la *condensation du développement* annulant le développement larvaire libre et autonome sans modifier l'imago et la *paedomorphose* (= néoténie = progénèse), éliminant l'état imaginal en promouvant un stade larvaire, souvent le dernier.

L'apparition de nouvelles métamorphoses dérive également de 2 processus opposés : la *déviatio*n de la biologie de l'animal qui passe de la vie libre à la vie fixée, et la *juvénalisation* (ou la larvisation) où l'on observe l'invention d'organes ou d'organismes entiers provisoires, ce qui permet l'occupation d'un biotope nouveau sans modification de la forme imaginale.

2) Vertébrés et non Vertébrés

a) Chez les Vertébrés

La conquête du milieu terrestre par la vie animale 'a pu se réaliser sans la mise en œuvre de mécanismes originaux. Elle a eu pour conditions préalables l'acquisition d'une organisation performante, puisque l'animal s'est affranchi du milieu aquatique primitif.

La majorité des lignées animales ont d'abord perdu leurs composantes larvaires originelles et leurs métamorphoses. Cela a pu se faire soit par accumulation des réserves nécessaires à une "longue embryogenèse" soit en condensant les phases ontogénétiques au maximum (développement direct avec viviparité) soit encore en réinventant d'autres métamorphoses. Deux cheminements furent empruntés, conduisant l'un et l'autre à une réussite remarquable de la vie terrestre.

La suppression des métamorphoses et l'adoption d'un développement direct a été le plus souvent radicale dans l'adaptation au milieu terrestre : la condensation est alors maximale et la phase post-embryonnaire externe est oblitérée. Des réminiscences intéressantes s'observent chez les

espèces semi-terrestres, tributaires d'un environnement aquatique ou très humide par conservation de la phase larvaire aquatique → c'est ce qu'on retrouve chez de nombreux Batraciens.

D'autres Batraciens ont expérimentés de nouveaux types de développement permettant que les 1^e phases du développement post-embryonnaire se fassent hors du milieu originel : c'est par exemple le cas des replis cutanés, des poches marsupiales, des oviductes nourriciers et des branchies placentaires. Cela permet d'abolir toute métamorphose ultérieure et ces adaptations ont conduit aux Amniotes ovipares puis vivipares.

Corrélativement, la fonction parentale n'est plus réduite à la seule gamétogenèse (l'aboutissement semble atteint chez l'homme dont la croissance lente semble être le support de l'éducation et de la socialisation humaine).

b) Chez les non Vertébrés

Les Invertébrés s'illustrent par leur multitude : le cheminement vers la conquête du milieu terrestre a donc été considérablement différent de celui des Vertébrés mais surtout pluridirectionnel. La condensation du développement apparaît comme la tendance évolutive majeure, mais elle ne conduit que rarement à la conquête des biotopes terrestres.

Pour la plupart, les lignées se sont cantonnées soit dans un nouveau partage des milieux marins (c'est le cas chez les Hydrozoaires, les Céphalopodes et les Echinodermes) soit dans l'adoption d'une vie parasitaire (essentiellement chez les vers). L'abandon généralisé de la progéniture est observée en corollaire.

Deux groupes d'Invertébrés ont cependant colonisé le milieu terrestre, bien que de manière inégale. C'est le cas des Mollusques Gastéropodes, qui sont encore tributaires d'une humidité ambiante au moins périodique, et celui beaucoup plus spectaculaire des Arthropodes Arachnides, Myriapodes et Insectes (ces derniers représentent 85% des espèces animales).

Les Gastéropodes Pulmonés et les arachnides ont un développement direct sans développement post-embryonnaire externe. Les Insectes ont pour leur part inventé une "double personnalité" par juvénalisation prolongée et larvisation prolongée de la période post-embryonnaire. Ils mènent ainsi quasiment 2 existences successives : une larve qui gère la croissance et un imago qui gère la pérennité de l'espèce. L'une et l'autre forme occupent des niches écologiques différentes ou non.

VII) Avantages et inconvénients des métamorphoses

1) Les avantages

Le pouvoir de colonisation d'une espèce est accru grâce à l'existence de 2 formes représentatives au lieu d'une. C'est particulièrement vrai quand l'une des formes est aquatique car la dispersion géographique est souvent favorisée en milieu aquatique et en mode de vie pélagique associé au régime planctonotrophe. Les taxons marins, à grand pouvoir de dissémination larvaire ont ainsi pu coloniser des localités éloignées de leur lieu d'origine : ils peuvent alors rentrer en compétition avec les taxons préexistants ou s'y mêler pour constituer des clines, à la faveur du brassage génétique.

D'autre part, la métamorphose dissocie dans l'espace et dans le temps larves et imago, dont les niches écologiques se distinguent nettement : l'existence de 2 niches écologiques limite la compétition intraspécifique. De plus, la phase trophique étant généralement dévolue à la larve, l'imago peut ainsi se consacrer entièrement à la reproduction sexuée.

Enfin, la métamorphose est sans doute l'un des processus sélectionnés par l'évolution dans le cas de la conquête du milieu terrestre en particulier.

2) Les inconvénients

La métamorphose implique un changement d'organisation à tous les niveaux : elle a donc un coût élevé, d'autant qu'elle entraîne une perte abondante d'individu. En effet, un grand nombre ne franchit pas le cap de cette crise, malgré l'existence de processus de compensation apparus (fort taux de reproduction...).

D'autre part, le cycle vital est particulièrement difficile à boucler chez les espèces parasites comportant un ou plusieurs milieux biotiques plus ou moins spécifiques. La reproduction asexuée (polyembryonie larvaire, hydatide...) et les formes d'attente (métacercaires, cysticerques) sont des parades nécessaires à la conservation de l'espèce.

Enfin, la métamorphose est un processus fortement endoénergétique : cela détourne une partie de l'énergie emmagasinée lors de la phase trophique larvaire, qui ne pourra donc pas être utilisée pour la reproduction. C'est un exemple intéressant de conflit entre le développement et la reproduction.

Conclusion

- Les convergences biologiques

Le déterminisme endocrinien de la métamorphose suppose un contrôle des diverses sécrétions hormonales. Il est exercé par des neurohormones provenant de l'hypophyse chez les Amphibiens et les Poissons Téléostéens, et de certaines cellules des ganglions cérébroïdes des Insectes.

On voit donc qu'il y a des convergences dans les systèmes de régulation hormonale de la métamorphose des Insectes et des Batraciens : on a dans les 2 cas 3 niveaux de tissus glandulaires :

- les cellules neurosécrétrices,
- le complexe juxta-cérébral comprenant les corps cardiaques et les corps allates chez les Insectes, l'hypophyse chez les Batraciens,
- les glandes périphériques.

De plus, on peut observer des convergences physiologiques. Tout d'abord, on a des relations fonctionnelles entre le système nerveux et le complexe juxta-cérébral, quelle que soit sa nature. De plus, les sécrétions des glandes périphériques dépendent des neurosécrétions. Enfin, on a une action antagoniste d'hormones, dont les interventions opposées réalisent un équilibre physiologique.

On peut ajouter à cela que ce sont toujours les mêmes hormones qui interviennent au sein d'un phylum, quel que soit le type de métamorphose, et que des facteurs externes, dont la température et la photopériode, peuvent contrôler l'activité sécrétoire de ces centres nerveux.

- Instauration des métamorphoses et évolution

Dans une même lignée de développement, on peut observer à la fois des développements directs et des développements indirects ou dilatés, avec des métamorphoses plus ou moins complexes. C'est par exemple ce que l'on observe avec les Crustacés et les Insectes, avec les Poissons et les Batraciens.

De plus, les larves peuvent conserver des caractères ancestraux disparaissant plus ou moins après la métamorphose : cela constitue de précieux indicateurs phylétiques utilisées dans les recherches phylogénétiques.

Enfin, la métamorphose peut être révélateur de l'évolution : chez les Amphibiens, le développement récapitule une séquence phylogénétique en peu de temps → c'est l'hypothèse d'Haeckel : "l'ontogenèse récapitule la phylogenèse".

- Significations biologiques des Métamorphoses

Deux processus interfèrent et sont pourtant indépendants dans leurs mécanismes :

- la variation héréditaire qui tend à engendrer des types nouveaux

- la sélection écologique (sélection naturelle) qui canalise la variation héréditaire au travers du filtre sélectif, éliminant les variant incompatibles avec les conditions physico-chimiques et biologiques du milieu.

Lors de la métamorphose, on assiste à un changement dans le programme génétique du développement par expression de gènes parfois très différents. Le changement de milieu s'accompagne en effet du changement des contraintes sélectives et accentue l'autonomie de la larve et du juvénile, conduisant à l'apparition d'individus mieux adaptés à leurs milieux respectifs.