Document generated on 08/07/2025 5:14 a.m.

M/S : médecine sciences

Urbilateria, un être évolué ?
Urbilateria, a complex organism?

Jean-Pierre Cornec and André Gilles

Volume 22, Number 5, mai 2006

URI: https://id.erudit.org/iderudit/013181ar

See table of contents

Publisher(s)

SRMS: Société de la revue médecine/sciences
Éditions EDK

ISSN

0767-0974 (print)
1958-5381 (digital)

Explore this journal

Cite this article

Cornec, J.-P. & Gilles, A. (2006). *Urbilateria*, un être évolué ? *M/S : médecine sciences*, *22*(5), 493–501.

Article abstract

In order to establish the portrait of *Urbilateria*, the common ancestor of triblastic metazoan, this paper focuses on the antero-posterior segmentation frequently considered as characterising the bilaterian bauplan. The synthesis presented here describes the morphological, anatomical and functional aspects of this organisation. Furthermore it analyses the conditions of its emergence during the ontogenesis of Annelids, Arthropods and Chordates and identifies its genetic bases. The provided data exhibit the unitary character of the segmentation modalities among protostomian and deuterostomian organisms. This process occurs in two phases, involving a posterior proliferative zone after the gastrulation. It shows the similarity of the expression patterns of orthologous genes, the implication of comparable signalisation and regulation pathways. The congruence of the results obtained at both structural and molecular levels reinforce the segmental organisation conception of the common ancestor of Bilaterians.

Tous droits réservés © M/S : médecine sciences, 2006

This document is protected by copyright law. Use of the services of Érudit (including reproduction) is subject to its terms and conditions, which can be viewed online.

https://apropos.erudit.org/en/users/policy-on-use/

érudit

This article is disseminated and preserved by Érudit.

Érudit is a non-profit inter-university consortium of the Université de Montréal, Université Laval, and the Université du Québec à Montréal. Its mission is to promote and disseminate research.

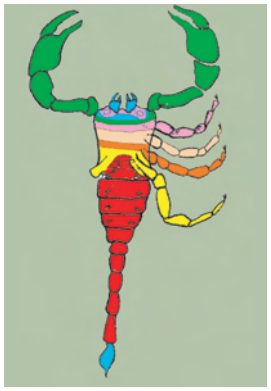
https://www.erudit.org/en/

MEDECINE/SCIENCES 2006 ; 22 : 493-501

Urbilateria, un être évolué ?

Jean-Pierre Cornec, André Gilles

> Les métazoaires triblastiques, dans leur grande majorité, sont des bilatériens. Le degré d'organisation de leur ancêtre hypothétique commun, *Urbilateria*, est un problème majeur de l'évolution. Pour certains, qui le font dériver d'une larve planula cnidarienne, ce devait être un organisme simple, tandis que d'autres, qui situent son origine dans une forme polype, pensent qu'il devait déjà présenter un plan d'organisation relativement complexe. L'analyse comparée des caractères morpho-anatomiques, d'une part, et l'étude détaillée des modalités de leur mise en place au cours de l'ontogenèse, envisagée aux niveaux structural et génétique, d'autre part, réalisées sur un ensemble vaste et diversifié de bilatériens, apportent une série d'arguments qui rendent plus probable le second scénario envisagé. L'article que nous présentons et la discussion que nous engageons s'intéressent à la segmentation antéropostérieure du corps : *Urbilateria* était-il ou non segmenté ? <



EA 3781 EGEE
(évolution, génome, environnement).
Université de Provence,
Aix-Marseille I,
Centre St-Charles, case 36,
3, place Victor-Hugo,
13331 Marseille, France.
corprepa@up.univ-mrs.fr
a.gilles@up.univ-mrs.fr

Segmentation du corps : aspects morpho-anatomiques et embryologiques

Annélides, arthropodes et chordés présentent trois aspects de l'organisation segmentaire. Annélides et arthropodes sont des protostomiens*[1], tandis que les chordés sont des deutérostomiens*. Chez les annélides et les arthropodes, la segmentation concerne la globalité du corps, les motifs répétés sont des métamères, segmentation et métamérisation sont synonymes. Les métamères annélidiens, tels qu'ils apparaissent chez la Néréis (annélide polychète), sont des unités morpho-anatomo-fonctionnelles intégrées, délimitées par des cloisons internes ou dissépiments et, extérieurement, par des sillons creusés dans l'épiderme (annélation externe). Leur architecture de base (myomère, neuromère, néphromère et angiomère)* est fondamentalement organisée autour d'une paire de cavités cœlomiques, lesquelles en représentent la marque distinctive, la signature structurale. Chez les arthropodes, les limites segmentaires s'estompent en partie en raison de processus de fusion liés à la tagmatisation*, particulièrement au niveau de la région céphalique. La cavité générale n'est pas un cœlome, mais un hémocœle rempli d'hémolymphe. Les preuves d'une métamérisation sont à rechercher dans la disposition répétée des paires de ganglions de la chaîne nerveuse et dans la présence d'appendices articulés. Quant aux chordés, ils ne sont pas métamérisés au sens strict du terme ; la réalité d'une organisation segmentaire doit être recherchée dans l'itération de structures internes : nerfs, myotomes et vertèbres. Ces trois tendances sont-elles apparues indépendamment, ou un lien peut-il être établi entre elles ? En d'autres termes, les organisations segmentaires de ces trois groupes de métazoaires sont-elles ou non homologues ? L'analyse des étapes de l'ontogenèse dans ces trois groupes apporte des informations *(Figure 1)*.

Annélides et arthropodes

Chez les annélides, les mésotéloblastes à partir desquels s'édifient les bandelettes germinatives sont des cellules souches qui s'autogénèrent. Leur localisation définit une zone de croissance prépygidiale dont l'activité, maintenue au cours du développement et chez les adultes (sauf chez les Hirudinés, qui ont un nombre fixe de

[1] Les termes suivis d'un astérisque sont définis dans le glossaire.

Article reçu le 29 juillet 2005, accepté le 3 février 2006.

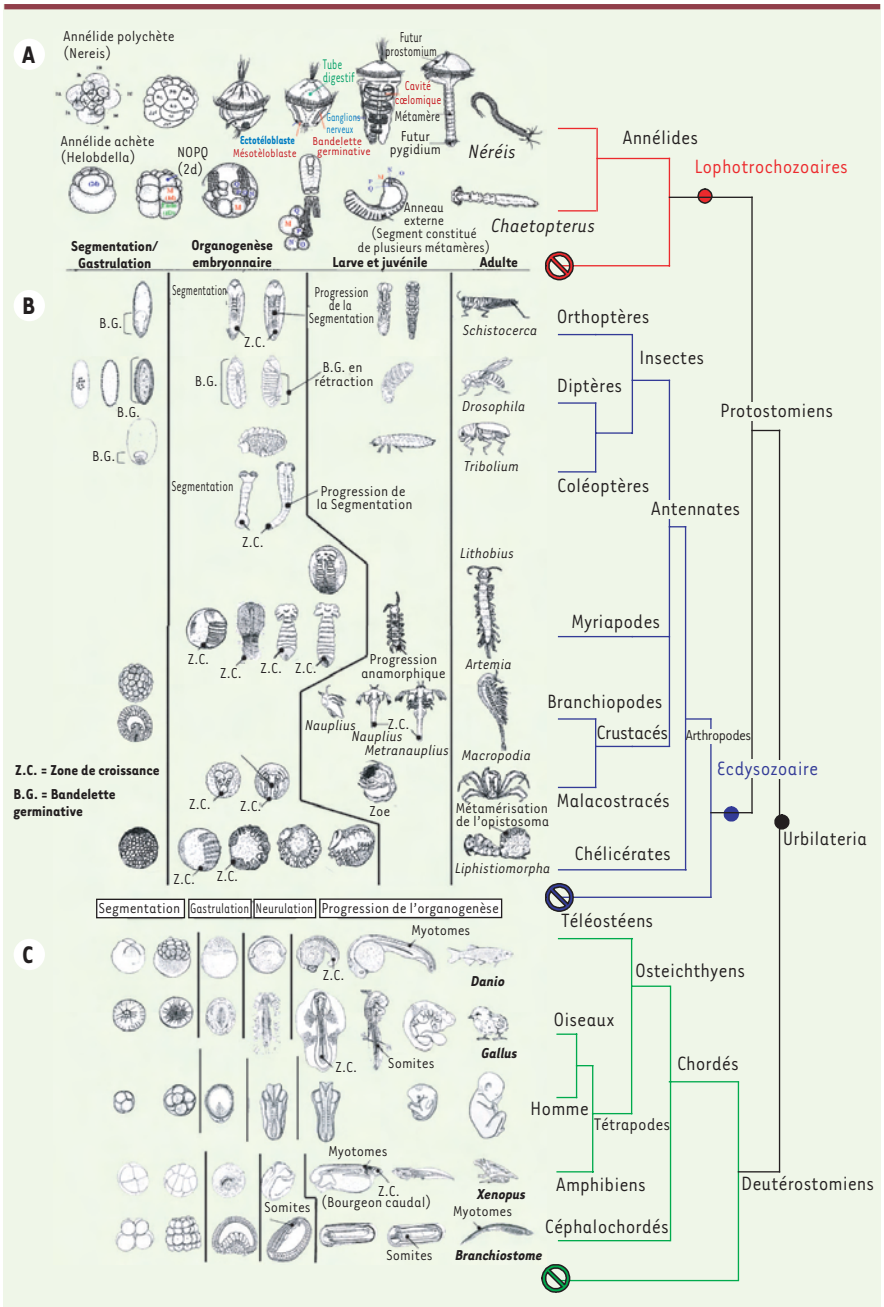


Figure 1. ***Étapes de l'ontogenèse. A.*** Chez les annélides, le clivage de l'œuf est spiral. La détermination des territoires, précoce, s'établit dès le stade 64. Les blastomères 2d (premier somatoblaste) et 4d (deuxième somatoblaste) jouent un rôle marquant dans la suite du développement. Le blastomère 2d a une destinée ectodermique, le second est l'initiale mésodermique. Leur devenir, bien connu sous ses aspects descriptifs chez la Néréis, associé au développement de la larve trocophore, a été analysé de façon fine, jusqu'au plan génétique, chez les clitellates, dont le développement est direct, les hirudinées (achètes) *Helobdella stagnalis*, *Theromyzon rude* et *tessulatum* [17] et l'oligochète Tubifex [18], notamment. Au-delà de différences dans les modalités de la gastrulation entre les polychètes et les clitellates, les mouvements et les divisions de ces blastomères conduisent, dans les deux cas, à la mise en place de cellules de grande taille, les téloblastes. Regroupés dans la région postérodorsale de l'embryon (chez les clitellates) ou postéroventrale chez la jeune trocophore (polychètes), les téloblastes se répartissent en deux populations disposées bilatéralement par rapport au tube digestif : les ectotéloblastes (ETB), en position superficielle, et les mésotéloblastes (MTB), en position sous-jacente, profonde. Chez les polychètes comme chez les clitellates, les divisions des téloblastes, inégales, conduisent à la mise en place de bandelettes germinatives qui s'allongent en direction antérieure : bandelettes ectodermiques et mésodermiques chez les clitellates, mésodermiques chez les polychètes. La segmentation des bandelettes est le point de départ de la métamérisation. Chez les polychètes, elle s'accompagne du creusement des cavités cœlomiques (schizocœlie), un processus qui progresse antéropostérieurement ; l'annélation externe en est généralement la conséquence. La somatopleure s'applique étroitement contre l'ectoderme qui se moule sur elle ; les sillons intersegmentaires superficiels correspondent exactement aux plans séparant les paires successives de sacs cœlomiques. ***B.*** De l'œuf à l'adulte : les étapes du développement des arthropodes. ***C.*** Les poissons et les oiseaux ont des œufs riches en vitellus, dont le clivage est méroblastique. La blastula qui en dérive est une discoblastula, au sein de laquelle le blastoderme constitue un massif cellulaire localisé à l'apex de la masse vitelline indivise. Chez les poissons, la gastrulation combine une prolifération polaire, qui entraîne un recouvrement progressif de la masse vitelline, et une involution du matériel organogène sur les bords du front de migration. Chez les oiseaux, la périphérie du blastoderme est soudée au vitellus, et le passage en profondeur des territoires mésodermiques et endodermiques se réalise, après convergence par immigration à partir d'une lignée primitive, blastopore allongé, individualisé dans l'axe de la zone pellucide, entre 12 et 16 heures d'incubation chez la poule. Le caractère hétérolécithe de l'œuf de xénope, amphibien anoure, entraîne des modalités différentes : un clivage holoblastique inégal, une gastrulation par convergence, extension et involution au niveau du blastopore annulaire localisé dans la partie postérodorsale de l'embryon. Les sens interdits indiquent l'existence d'embranchements non métamérisés.

métamères), met en place les métamères postérieurs. Les insectes ont des œufs à vitellus abondant (œufs télolécithes) occupant une position centrale (œufs centrolécithes). Le clivage n'intéresse que les noyaux (clivage partiel ou méroblastique*) qui se portent à la périphérie pour constituer un blastoderme syncytial, puis cellulaire, ou d'emblée cellulaire ; à ce stade, les territoires embryonnaire et extra-embryonnaire sont déterminés. Le premier, qui occupe une position ventrolatérale, constitue la bandelette germinative. La carte des territoires présomptifs place le mésoderme en position ventrale, avec de part et d'autre l'ectoneuroderme. L'importance de cette bandelette et les modalités de son évolution séparent la drosophile de tous les autres insectes étudiés. La drosophile est un insecte à bandelette germinative de grande taille. Pendant que le mésoderme s'internalise par invagination médioventrale, la bandelette germinative subit une phase d'élongation qui l'entraîne dorsalement, puis une phase de rétraction qui la ramène ventralement. C'est au cours de la phase d'extension maximale que se manifestent les premiers signes morphologiques de la segmentation du corps. Des constrictions tégumentaires délimitent des parasegments, formations transitoires décalées par rapport aux segments, qui s'individualisent définitivement lors de la phase de rétraction de la bandelette et à l'éclosion. L'embryon, puis la larve, sont alors formés de 6 segments céphaliques, 3 segments thoraciques et 8 à 9 segments abdominaux. Toutes les unités métamérisées apparaissent donc simultanément pendant, ou juste après, la gastrulation [2, 3]. Ce mode de segmentation n'est pas généralisable aux autres insectes. Chez les odonates, certains orthoptères [2, 3] et chez le coléoptère *Tribolium castaneum* [4, 5], la bandelette germinative est réduite, ou de taille intermédiaire ; sa segmentation conduit à la mise en place des métamères antérieurs uniquement. Les autres métamères sont formés, de façon séquentielle, selon une progression antéropostérieure, à partir d'une zone de croissance. Ce processus, contrairement à celui de la drosophile, considéré actuellement comme très dérivé, se rapproche de celui des annélides. Dans tous les cas, les blocs métamériques individualisés se creusent d'un cœlome mais, rapidement, les limites segmentaires se désagrègent, la cavité cœlomique conflue dans la cavité blastocœlienne* et l'ensemble forme un hémocœle.

L'ontogenèse des arthropodes autres que les insectes a fait l'objet d'études morphologiques plus ou moins approfondies. Le mode de segmentation des myriapodes se réalise de façon différente selon les groupes. Chez les scutigéromorphes et les lithobiomorphes, le développement est anamorphique, alors qu'il est épimorphique chez les scolopendromorphes et les géophilomorphes [3]. Chez les premiers, la mise en place du nombre définitif de segments se poursuit au cours de mues qui suivent l'éclosion tandis que, chez les seconds, le nombre total de segments est atteint dès la phase embryonnaire. Chez *Lithobius atkensoni*, une zone de croissance a été signalée [6]. On peut généraliser aux crustacés. Le clivage de leurs œufs est, selon la richesse en vitellus, totale, inégale ou partielle et superficielle. Ces deux types coexistent chez les malacostracés*, aussi bien que chez les autres crustacés. Anamorphose et épimorphose sont également impliquées dans la progression de la segmentation. Les non-malacostracés éclosent au stade nauplius, tandis que les malacostracés, à l'exception des euphausiacés et des pénéides, éclosent à un stade plus avancé. Chez les premiers, et notamment chez *Artemia franciscana*, la larve porte trois paires d'appendices (antennules, antennes et mandibules) correspondant aux segments dits naupliens, les autres ébauches se formant ultérieurement, au cours de plusieurs stades métanaupliens à partir d'une zone de bourgeonnement pré-anale [7]. Chez les malacostracés, le stade nauplien est intra-ovulaire, mais les segments naupliens se mettent d'abord en place, simultanément, puis les bourgeons des autres segments apparaissent. Ils se forment, là encore, à partir d'une zone de croissance qui apparaît dans la partie terminale de la bandelette germinative caractéristique des malacostracés à développement méroblastique [8]. Chez les chélicérates, à l'exception des scorpions, la segmentation conduit à une périblastula. L'étape marquante du développement est la formation d'une bandelette germinative qui s'accroît et se segmente. Les études relativement anciennes [9] décrivent un mécanisme en deux étapes. La première est caractérisée par une fragmentation de la bandelette réalisée en une seule fois : trois territoires sont ainsi créés chez le scorpion, alors que l'on en dénombre quatre ou plus chez les aranéides. Les territoires extrêmes correspondant aux extrémités céphalique et caudale de la bandelette sont, dans tous les cas, des macrosomites qui se subdivisent au cours de la deuxième étape, pour individualiser les métamères définitifs. Le développement embryonnaire de l'araignée *Cupiennius salei* a pu être comparé à celui des insectes à bandelette germinative réduite [10], et les figures proposées montrent clairement que la segmentation de la région opisthosomale progresse d'un stade à l'autre sans que puisse être précisé si l'addition de métamères est le fait d'une mérosegmentation tardive ou d'un bourgeonnement à partir d'une zone de croissance. La présence d'une zone de croissance postérieure impliquée dans la production des segments a été mentionnée chez *Euscorpius flavicaudis* [11].

Chordés

Comment la segmentation progresse-t-elle chez les chordés ? Le mésoderme en est le support histologique. La fragmentation est limitée à sa région dorsolatérale, et concerne le mésoderme somitique paraxial. Les somites sont les motifs répétés des chordés. La partie latéroventrale, au sein de laquelle se creuse le cœlome, demeure indivise. Le mésoderme somitique involué au cours de la gastrulation est à l'origine des somites les plus antérieurs, les douze premiers chez les

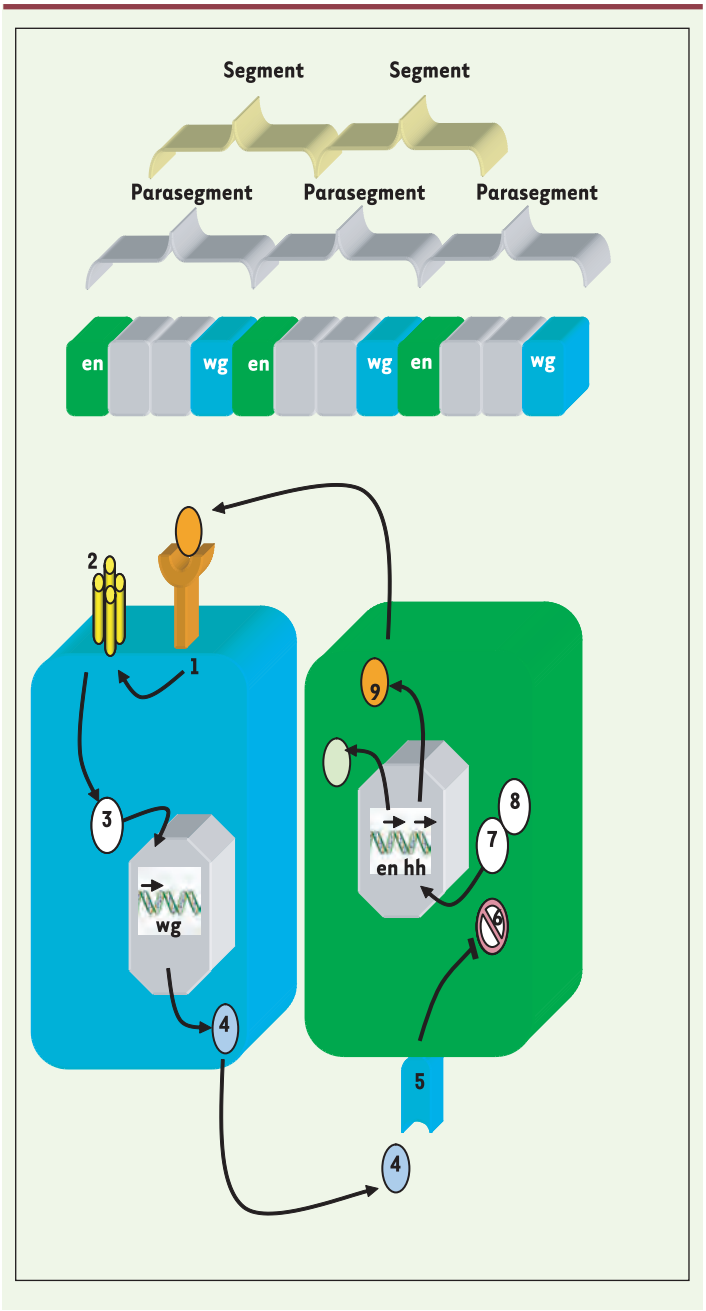


Figure 2. ***Établissement et stabilisation des limites segmentaires chez la drosophile, par les gènes de polarité segmentaire*** **engrailed *(en)* et wingless *(wg)*.** En l'absence de wingless (wg ④), le facteur de transcription Armadillo (⑦) est phosphorylé par une kinase codée par le gène *Zest-White* 3 (⑥), homologue de la GSK (glycogène synthétase kinase 3) des vertébrés. Sous cette forme, il est adressé au protéasome, puis dégradé. En revanche, l'interaction entre wingless et son récepteur, la protéine codée par le gène *frizzled* (⑤), réprime la kinase, libère Armadillo, qui migre dans le noyau et active, en coopération avec le facteur codé par le gène *pangolin* (⑧), la transcription de gènes cibles, dont le gène *hedgehog* (hh), sa protéine (⑨) et la voie de signalisation qu'elle initie : *patched* (①), *smoothened* (②) et *cubitus interruptus* (③).

poissons et les amphibiens [12, 13], de 13 à 16 chez les oiseaux, nombre de somites quantifié lorsque la ligne primitive a totalement régressé [14]. Par quel mécanisme les somites postérieurs sont-ils mis en place ? Le sujet fait encore l'objet d'un débat. Des expériences de marquage utilisant des traceurs fluorescents ont révélé la présence, en fin de gastrulation, d'une zone particulière, le bourgeon caudal, au niveau de laquelle se localise un massif cellulaire rassemblant la dernière partie du territoire présomptif somitique. Pour certains auteurs (pour revue, *voir* [14]), les mouvements de la gastrulation se poursuivraient dans le bourgeon caudal ; le processus de mise en place serait alors identique à celui qui conduit à l'individualisation des somites antérieurs. D'autres auteurs, en revanche, attribuent aux cellules du bourgeon caudal un caractère multipotent, et assimilent cette région de l'embryon à une zone germinative, zone de croissance [15, 16]. La mise en place des somites, dans ces conditions, relèverait d'un mécanisme comparable à celui des métazoaires protostomiens.

Segmentation du corps : aspects moléculaires et génétiques

La segmentation est déterminée génétiquement. La cascade des gènes mis en activité a été décryptée chez la drosophile (Lewis, Nüsslein-Volhard, Wieckhaus, Prix Nobel 1995) : gènes de polarisation antéropostérieure et dorsoventrale, gènes de segmentation (gènes *Gap*, *pair-rule* et de polarité segmentaire), gènes homéotiques. Leurs orthologues* ont été identifiés dans les différents *taxa* de métazoaires. Les relations d'homologie ont été testées par différents auteurs à l'aide de reconstructions phylogénétiques [19]. Une analyse comparée de leur expression a pu être tentée.

Le gène *caudal* de la drosophile joue un rôle crucial dans la spécification de la région postérieure du corps (gène de polarité, gène postériorisant). Les profils d'expression de ses orthologues ont été établis, par hybridation *in situ* et immunocytochimie, chez le coléoptère *Tribolium castaneum* [4], le criquet *Schistocerca gregaria* [20] et le crustacé branchiopode *Artemia franciscana* [7]. *Tc-Cad* s'exprime uniformément dans le blastoderme dans un premier temps, puis se concentre dans la zone de croissance postérieure où la protéine se répartit en gradient postéro-antérieur. L'expression persiste jusqu'à ce que la segmentation soit complète. Chez *Artemia*, l'expression de *Af-Cad* est d'emblée restreinte à la zone de croissance et se répartit uniformément. L'invalidation du gène par ARN interférence conduit à l'obtention d'embryons tronqués dépourvus, chez le

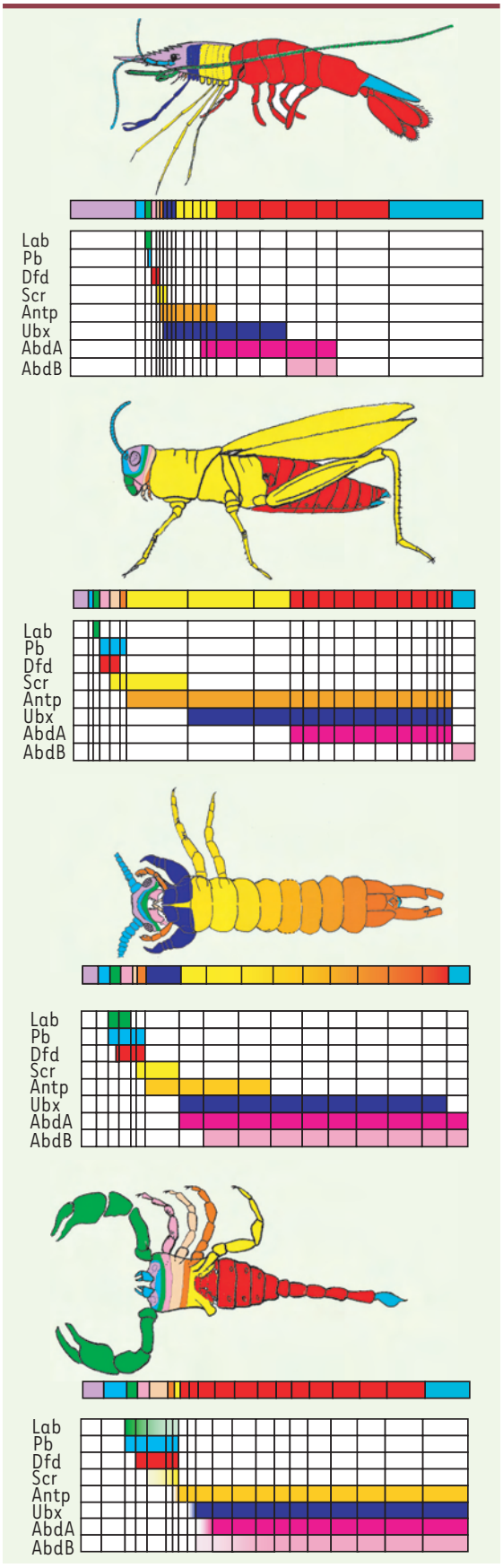


Figure 3. ***Profil d'expression des gènes* Hox *chez quatre représentants symboliques des arthropodes.*** La barre du haut représente les homologies morphologiques, les huit barres groupées du bas représentent les patrons d'expression des huit gènes homéotiques. Le gène *labial* est actif chez les insectes (*Drosophila*, *Tribolium* et *Thermobia domestica*) dans le segment intercalaire, celui qui correspond au troisième métamère céphalique et qui renferme le tritocérébron. Il s'exprime chez *Porcellio scaber*, dans le segment porteur de la deuxième paire d'antennes, et chez l'araignée *Cupiennius*, dans celui qui supporte les pédipalpes [16]. Cela est un argument en faveur d'une homologie de ces segments et remet en question le fait, longtemps admis, que le segment chélicérien est celui qui renferme le tritocérébron [34]. Le gène *deformed* s'exprime dans les segments mandibulaires et maxillaires de tous les insectes testés. Le patron, en revanche, est réduit chez les crustacés, et plus étendu chez les centipèdes et les chélicérates. Chez ces derniers, qui représentent l'état ancestral, l'activité est détectable dans tous les segments porteurs de pattes. Le gène *sex-comb reduced* s'exprime sur deux ou trois segments, de la partie postérieure de la région céphalique à la partie antérieure du thorax. Chez les insectes, la limite postérieure se situe donc au niveau du prothorax avec de légères différences quant à la surface du domaine qui, sauf chez la drosophile, se réduit à un ou deux spots. Chez *Porcellio*, les métamères spécifiés sont, respectivement, ceux porteurs des maxillules, des maxilles et des maxillipèdes. Le gène *antennapedia* s'exprime fortement dans les segments thoraciques des insectes et des crustacés. Chez *Tribolium*, l'homologue est le gène *prothorax less*. Le phénotype mutant se caractérise par la transformation en antennes des trois paires de pattes thoraciques. *Lithobius* et l'araignée se démarquent du schéma général. Chez le premier, l'expression est fluctuante, étendue initialement à tout le tronc pour se limiter ensuite aux quatre premiers segments flanqués de pattes. Cela tient vraisemblablement au caractère homonome de la métamérie et à l'absence de subdivision du tronc en thorax et abdomen. Chez l'araignée, l'activité recouvre la totalité de l'opisthosoma. Le patron d'expression d'*ultrabithorax* reflète, chez la drosophile et les autres insectes, son rôle clef dans la spécification des métamères abdominaux. Ainsi, chez *Tribolium*, l'inactivation par ARNi de l'homologue *ultrathorax* (*Utx*), conduit à des larves qui développent des pattes sur les métamères A1 à A8. Chez le centipède *Lithobius*, le domaine d'expression s'étend à la totalité du tronc en rapport avec le caractère homonome de cette partie du corps, et la frontière antérieure se situe au niveau du premier métamère porteur d'appendices locomoteurs, donc en arrière de celui qui supporte les forcipules que l'on peut homologuer à des maxillipèdes. Chez *Cupiennius*, le gène s'exprime dans l'opisthosoma à partir de Op2 [16, 35] et ce patron d'expression a été retrouvé chez le scorpion *Paruroctonus* et la limule, considérés comme des chélicérates primitifs. Le patron d'expression d'*Abd-A* est conservé chez tous les arthropodes étudiés. Le domaine se situe au niveau de l'abdomen des insectes, le pléon chez le crustacé *Porcellio*, le tronc des centipèdes et l'opisthosoma de l'araignée. Il correspond à celui de *Ubx* avec un décalage de la frontière antérieure. Il spécifie donc, comme *Ubx*, l'identité abdominale. Chez les insectes, sa limite postérieure est fonction de la longueur de l'abdomen, plus exactement du nombre de métamères, lequel varie de 10 à 11 (*Tribolium*, *Schistocerca*, *Thermobia*), à 8 bien développés (*Drosophila*). Chez *Tribolium*, par exemple, *Abd-A* est actif dans tous les métamères abdominaux (de A1 à A10) ; chez la drosophile, il s'étend de la partie postérieure de A1 à la partie antérieure de A8. Le domaine d'expression d'*Abd-B*, dans la majorité des cas, se restreint à la partie postérieure du corps de l'embryon dans les métamères où, généralement, se différencient les appendices génitaux ou génitalia. Ainsi est-il considéré comme le gène promoteur des génitalia. Une analyse fine tend à confirmer ce point de vue. Chez *Artemia*, l'activité de *Abd-B* n'est pas détectable à l'extrémité de l'abdomen, mais en arrière du thorax, dans les segments génitaux. Chez *Cupiennius*, deux spots d'expression s'observent, en plus, dans les primordia des pores génitaux, dans le segment Op2.

coléoptère, des segments thoraciques et abdominaux et, chez le crustacé, des segments thoraciques postérieurs, génitaux et post-génitaux, confirmant ainsi l'implication de *caudal* dans la mise en place de la région postérieure. Ces résultats ont été étendus aux myriapodes [21], ainsi qu'aux vertébrés. Chez ces derniers, en effet, le gène *Cdx*, homologue de *Cad*, s'exprime dans la zone correspondant au bourgeon caudal et renfermant le mésoderme présomitique [22].

Les gènes *pair-rule* sont les marqueurs des segments individualisés. Des orthologues des gènes de drosophile ont été découverts chez les annélides, les arthropodes autres que la drosophile et les vertébrés. L'expression des orthologues du gène *Hairy*, analysée chez *Tribolium castaneum* [23, 24], l'araignée *Cupiennius* [25] et le poisson zèbre (gène *her-1*) [26], est conforme au patron périodique décrit chez la drosophile. Dans les trois cas, elle s'installe progressivement, selon une vague antéropostérieure qui émerge de la zone de prolifération postérieure ou, chez les vertébrés, du bourgeon caudal.

Les gènes de polarité segmentaire de la drosophile, *engrailed* et *wingless*, établissent et stabilisent les limites segmentaires. Ils s'expriment dans les cellules situées de part et d'autre de celles-ci *(Figure 2)*. Les profils spatiotemporels d'expression de leurs orthologues sont connus. Si, dans certains cas (hirudiné, polychète chaetoptère), l'expression, tardive, ne peut pas être associée à la segmentation, dans d'autres, la relation a pu être clairement établie et le schéma d'expression est alors conforme à celui de la drosophile : c'est le cas de l'annélide Platynereis *dumerillii* [27], de *Tribolium castaneum* [23] et de l'araignée *Cupiennius salei* [10], mais également d'*Amphioxus*, un céphalochordé. Outre *engrailed* et *wingless*, un troisième gène impliqué dans la polarité segmentaire a pu être identifié : le gène *hedgehog*. Le maintien des limites segmentaires repose sur des interactions réciproques entre cellules adjacentes *via* les messagers à rayon d'action local que sont la protéine hedgehog, sécrétée par les cellules exprimant *engrailed*, et la protéine wingless *(Figure 2)*. Les homologues de *hedgehog* ont été isolés et leur expression étudiée chez l'hirudiné *Helobdella robusta* [28], les insectes *Schistocerca* [18] et *Gryllus bimaculatus* [29], le myriapode *Glomeris marginata* [30], le crustacé *Artemia salina*, le chélicérate *Euscorpius flavicaudis* [11], les procordés *Amphioxus* [31] et *Ciona* [32], ainsi que chez les vertébrés. L'expression précoce, dans beaucoup de cas, a pu être associée à la segmentation, comme elle l'est chez la drosophile. La transduction du signal wingless déclenche une voie complexe dans laquelle est impliquée la protéine Armadillo, un facteur de transcription, homologue de la β caténine des vertébrés. Un homologue d'Armadillo a été isolé chez *Gryllus bimaculatus* (Gb Arm), dont le profil d'expression se superpose à celui de *hedgehog*.

Les gènes homéotiques spécifient l'identité segmentaire le long de l'axe antéropostérieur. Chez la drosophile, ils sont rassemblés en deux complexes, ou *clusters*, *Antennapedia* (5 gènes) et *Bithorax* (3 gènes). Le premier contrôle la région céphalique et les deux premiers métamères thoraciques, tandis que le second contrôle le reste du corps. Des orthologues, les gènes *Hox*, ont été détectés chez la plupart des eumétazoaires. Deux faits majeurs sous-tendent l'évolution de certains d'entre eux, des duplications à l'origine de paralogues* et de groupes de paralogie, d'une part, et un changement de fonction se traduisant par des profils d'expression différents d'un métazoaire à un autre, d'autre part. Un exemple significatif est celui du gène *Hox 3* : initialement identifié chez les vertébrés, ses homologues ont été découverts, puis clonés, chez les annélides et les arthropodes, à l'exception de la drosophile où la séquence correspondante est celle du gène *Zerknüllt* (*Zen*). *Hox 3* fait partie du groupe de paralogie III Hox3/Zen ; chez les arthropodes autres que les insectes, l'araignée et la mite, son domaine d'expression est conforme à celui d'un gène d'identité segmentaire [10]. Chez les insectes, en revanche, il s'exprime dans les tissus extra-embryonnaires. Il a donc changé de fonction au cours de l'évolution des arthropodes.

Parmi les annélides, le polychète chaetoptère est un modèle intéressant. Un gène, membre de chacun des cinq premiers groupes de paralogie (*CH-Hox 1* à *CH-Hox 5*), a pu être identifié et ses profils d'expression établis [33]. Les gènes s'expriment de façon précoce dans les cellules de la zone de croissance prépygydiale, avant que les segments ne s'individualisent. Leur activité est mise en jeu séquentiellement, de *Hox 1* à *Hox 5*. Une expression tardive est détectable dans les métamères formés ; elle suit la règle de colinéarité spatiale, avec frontière antérieure d'expression décalée d'un gène à un autre et d'un métamère à un autre.

Des homologues de chacun des huit gènes traditionnels de drosophile ont été identifiés chez tous les arthropodes ; ils offrent un profil d'expression assez semblable *(Figure 3)*. Cette observation est importante, car elle fournit les arguments permettant d'établir de manière irréfutable les homologies segmentaires au sein du groupe des arthropodes.

La segmentation des vertébrés répond-elle aux mêmes critères génétiques ?

Organisés en quatre groupes de paralogie chez les tétrapodes (mais huit chez les téléostéens), les gènes *Hox* ont fait l'objet d'analyses poussées chez le poulet et la souris. Leur implication dans l'organisation régionale du système nerveux [34], des somites et des vertèbres [35] est nettement corrélée à leurs domaines d'expression, lesquels suivent les mêmes règles que chez la drosophile. L'analyse de la somitogenèse chez le poulet a révélé un aspect jusqu'alors inédit de la segmentation : les paires de somites s'individualisent selon un rythme précis, toutes les 90 minutes, à partir du mésoderme présomitique *(Figure 4)*. Elle suppose l'existence d'un oscillateur qui règle, à la manière d'une horloge, la programmation de la segmentation [14]. Le concept d'horloge de la segmen-

tation a ensuite été élargi à d'autres vertébrés comme le poisson zèbre, le xénope ou encore la souris : chez cette dernière, la période du rythme est de 90 à 120 minutes.

L'existence d'un tel mécanisme soulève deux questions : quelle est la nature moléculaire de l'oscillateur ? Quelle est, ou quelles sont, les voies de signalisation mise(s) en jeu ? L'examen de phénotypes mutants obtenus par invalidation chez le poisson zèbre ou la souris a démontré le rôle clef joué par la voie de signalisation Notch1/delta1 (Dll1). La cible de cette voie est le gène *Lunatic fringe* (Lfng), qui oscille de façon synchrone avec *hairy 1* dans le mésosderme présomitique. Chez la souris, une autre composante de l'oscillateur a pour support la voie de signalisation initiée par Wnt3a (voie Wnt/β-caténine) et pour cible le gène de l'axine 2 [16]. Les ARNm de l'axine 2 s'accumulent et sont dégradés de façon cyclique dans le bourgeon caudal. Une analyse approfondie a révélé que l'expression des deux cibles oscillait de façon alternative ; un modèle d'interaction entre les deux voies de signalisation, reposant sur un mécanisme on-off (Wnt_on-Notch_off, Wnt_off-Notch_on), a pu être proposé [16]. Ce processus de segmentation a fourni à certains auteurs un argument de poids pour réfuter l'hypothèse d'une origine commune de la segmentation chez les métazoaires. Certains résultats, pourtant, sont susceptibles de relancer le débat. Les gènes *Notch*, *Delta*, et *Wingless* (homologue de Wnt) s'expriment dans la zone de croissance de l'araignée [24, 37], de *Lithobius* [6], du crustacé *Triops* [38] et des hirudinés [39].

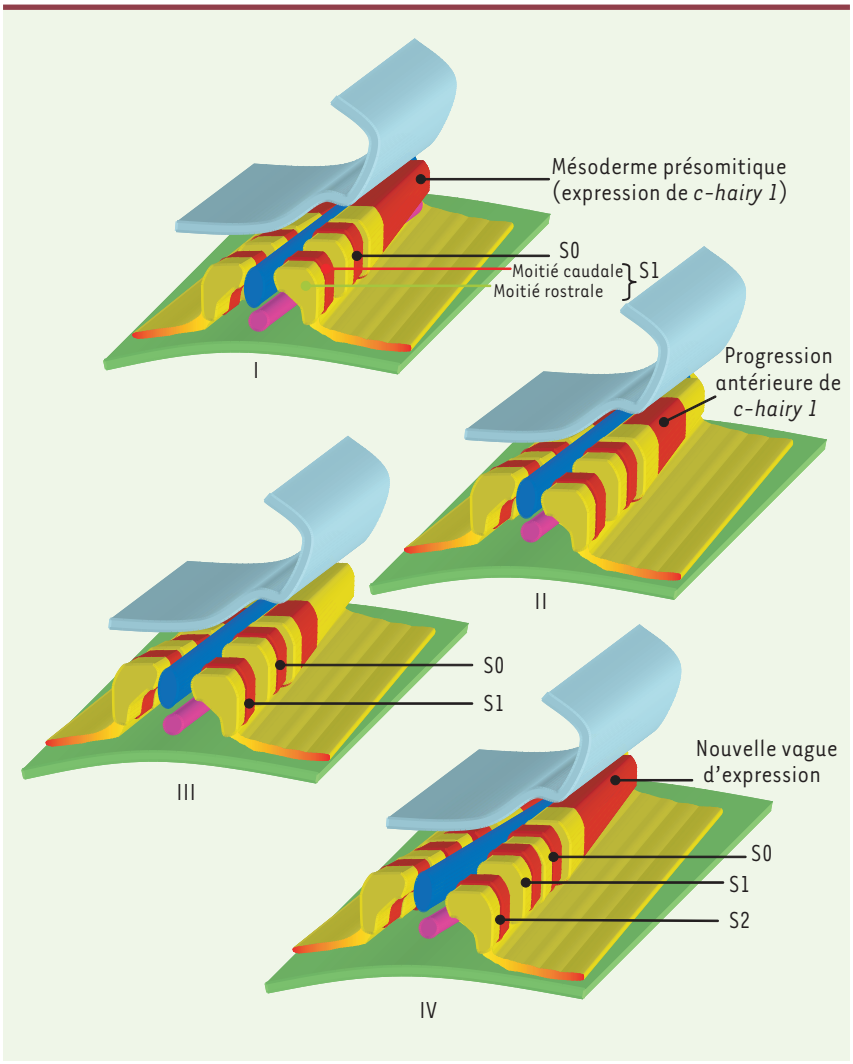


Figure 4. ***Somitogenèse chez le poulet : profil d'expression du gène C-Hairy 1 (concept d'horloge de la segmentation).*** La rythmicité de la somitogenèse chez le poulet repose, au niveau génétique, sur un profil d'expression spatiotemporel original du gène *C-hairy 1*, homologue du gène *pair-rule hairy* de drosophile : des vagues d'ARNm progressent périodiquement en direction antérieure, puis s'amenuisent pour, finalement, se stabiliser dans la partie caudale du somite nouvellement formé.

Conclusions

Les données morpho-anatomiques et embryologiques soulignent le caractère assez général des modalités de la segmentation chez les protostomiens et les deutérostomiens. Le processus de mise en place des segments en deux temps avec, après la gastrulation, l'intervention d'une zone de prolifération et de différenciation, peut être considéré, sous réserve d'informations complémentaires concernant les vertébrés, comme le processus ancestral, le processus plésiomorphe. L'extension du corps à partir d'une zone générative postérieure semble être un phénomène développemental assez fréquent : il répond au concept d'addition terminale évoqué par de nombreux auteurs [40].

Au-delà de quelques différences, reflets d'une certaine variabilité, la segmentation du corps est déterminée par les mêmes catégories de gènes homologues, qui s'expriment selon des patrons comparables et contrôlent ou mettent en jeu des voies de signalisation similaires. La zone de croissance postérieure des protostomiens, comme le bourgeon caudal des vertébrés, sont les sites d'expression initiale des gènes et ceux à partir desquels les profils s'établissent et se maintiennent en même temps que les métamères s'individualisent selon une progression antéropostérieure.

La synthèse des données actuelles et la congruence des résultats émanant de recherches menées à différentes échelles d'étude constituent un faisceau de preuves suffisamment étoffé pour concevoir comme réaliste une structure segmentée pour l'ancêtre commun des bilatériens. L'inférer de façon définitive est prématuré, et ne sera possible que lorsque des données embryologiques et génétiques substantielles permettront d'interpréter les traits marquants de l'organisation de certains groupes de métazoaires qui posent encore un problème : plathelminthes (acœlomates*), kinorhynques (pseudo-cœlomates*), mollusques et deutérostomiens épithélioneuriens* (échinodermes, hémicordés). Les uns et les autres sont structurés selon le mode itératif : commissures nerveuses* des plathelminthes, cœlome des épithélioneuriens subdivisé en trois compartiments (trimérie), plaques ambulacraires* des échinodermes, par exemple. Un lien peut-il être établi avec l'organisation segmentaire précédemment décrite ? Certaines informations le laissent entrevoir. Le caractère acœlomate des plathelminthes doit être reconsidéré. En effet, le triblastique le plus ancien actuellement connu, *Vernanimalcula guizhouena*, extrait des gisements de phosphates de Doushantuo datant de 600 millions d'années, a un cœlome développé [41] : l'état cœlomate semble donc primitif, et l'état acœlomate dérivé. L'itération observée chez les plathelminthes actuels peut alors s'inscrire dans le schéma de la segmentation et être considérée soit comme une étape d'un processus inachevé, soit comme le vestige d'un processus altéré. Les échinodermes adultes ont une symétrie radiaire, mais des gènes *Hox* ont été identifiés, qui s'expriment dans le mésoderme, plus précisément dans le troisième compartiment cœlomique, ou somitocœle [42]. La trimérie cœlomique repose donc sur des fondements génétiques comparables à celles des métazoaires segmentés. Et la similitude peut être poussée plus loin : la mise en place des plaques ambulacraires au cours de la croissance post-métamorphique des échinides dépend d'un mécanisme d'addition terminale à partir d'une zone de croissance [43]... autant de faits qui autorisent à envisager la segmentation comme un des caractères unificateurs des plans d'organisation des métazoaires.

Comprendre et généraliser les mécanismes de segmentation, c'est-à-dire démontrer l'homologie de la métamérie au sein des métazoaires, devrait permettre de mieux cibler les voies de régulation qui sont contraintes au cours de l'évolution, et extraire ainsi la spécificité de l'interactome de l'homme. L'analyse comparative et la confrontation des données embryologiques et génétiques sont les deux axes de recherche susceptibles d'atteindre ce but, et de décrypter ces deux aspects. ◊

GLOSSAIRE

Acœlomate et pseudocœlomate : l'état acœlomate caractérise l'organisation des « vers » plathelminthes dont le mésoderme est plein, non creusé d'une cavité cœlomique. Le pseudocœlomate est un métazoaire dont le corps est creusé d'une cavité qui n'est pas intramésodermique et correspond embryologiquement à un reste de blastocœle.

Cavité blastocœlienne, blastocœle ou cavité de segmentation : cavité qui, au cours de l'étape de clivage de l'œuf, se forme au sein des blastomères et caractérise le stade blastula.

Commissures nerveuses : ponts reliant deux ou plusieurs cordons nerveux dans le plan transversal.

Épithélioneurien : terme faisant référence à la position et à l'organisation du système nerveux des échinodermes et des hémicordés. Ce système est plus ou moins diffus dans le tégument et ne renferme pas de centre différencié.

Malacostracés : la classe des malacostracés (crabe ; *Macropodia*) regroupe tous les crustacés dont le nombre de segments thoraciques est fixé à huit, et dont le nombre de segments abdominaux varie de 6 à 7.

Méroblastique : segmentation partielle de l'œuf laissant indivise la masse vitelline trop importante. Le clivage méroblastique s'oppose au clivage total, ou holoblastique, des œufs pauvres ou moyennement riches en vitellus.

Myomère, neuromère, néphromère et angiomère : unités structurales et anatomiques de chaque métamère ; dans l'ordre : musculature, ganglions nerveux, organes excréteurs et système circulatoire.

Orthologues et paralogues : deux états d'homologie des gènes, dérivés d'un ancêtre commun. Les gènes orthologues résultent d'un événement de spéciation, tandis que les gènes paralogues sont issus d'un événement de duplication.

Plaques ambulacraires : pièces calcaires jointives qui, associées aux plaques interambulacraires avec lesquelles elles alternent, forment le test ou squelette dermique des échinides (oursins). Les plaques ambulacraires sont percées de pores, au niveau desquels émergent les podias, ou pieds ambulacraires.

Protostomien et deutérostomien : termes faisant référence au devenir du blastopore, ouverture qui communique avec l'archentéron (intestin primaire du jeune embryon) au cours de l'étape de gastrulation. Chez les protostomiens, il est à l'origine de la bouche ; chez les deutérostomiens, il forme l'anus, tandis que la bouche se perce secondairement.

Tagmatisation : subdivision du corps en tagmes, c'est-à-dire en régions fonctionnellement et morphologiquement distinctes et pourvues d'appendices adaptés ; tagme céphalique spécialisé dans la fonction de nutrition, tagme thoracique locomoteur, tagme abdominal associé à la fonction de reproduction, notamment.

SUMMARY

Urbilateria, a complex organism?

In order to establish the portrait of *Urbilateria*, the common ancestor of triblastic metazoan, this paper focuses on the antero-posterior segmentation frequently considered as characterising the bilaterian bauplan. The synthesis presented here describes the morphological, anatomical and functional aspects of this organisation. Furthermore it analyses the

conditions of its emergence during the ontogenesis of Annelids, Arthropods and Chordates and identifies its genetic bases. The provided data exhibit the unitary character of the segmentation modalities among protostomian and deuterostomian organisms. This process occurs in two phases, involving a posterior proliferative zone after the gastrulation. It shows the similarity of the expression patterns of orthologous genes, the implication of comparable signalisation and regulation pathways. The congruence of the results obtained at both structural and molecular levels reinforce the segmental organisation conception of the common ancestor of Bilaterians. ◊

RÉFÉRENCES

1. Baguna J, Riutort M. The dawn of bilaterian animals : the case of acoelomorph flatworms. *Bioessays* 2004 ; 26 : 1046-57
2. Minelli A, Fusco G. Evo-devo perspectives on segmentation : model organisms and beyond. *Trends Ecol Evol* 2004 ; 19 : 423-29.
3. Davis GK, Patel NH. Short, long and beyond : molecular and embryological approaches to insect segmentation. *Ann Rev Entomol* 2002 ; 47 : 669-99.
4. Schulz C, Schroder R, Hausdorf B, *et al.* A caudal homologue in the short germ band beetle *Tribolium* shows similarities to both the *Drosophila* and the vertebrate *caudal* expression patterns. *Dev Genes Evol* 1998 ; 208 : 283-89.
5. Schroder R, Eckert C, Wolff C, Tautz D. Conserved and divergent aspects of terminal patterning in the beetle *Tribolium castaneum*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2000 ; 97 : 6591-6.
6. Hughes CL, Kaufman TC. *Hox* genes and the evolution of the arthropod body plan. *Evol Dev* 2002 ; 4 : 459-99.
7. Copf T, Rabet N, Celniker S, Averof M. Posterior patterning genes and identification of a unique body region in the brine shrimp *Artemia franciscana*. *Development*2004 ; 130 : 5915-27.
8. Grassé PP. *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie*. *Crustacés*, tome VII, fascicule I. Paris : Masson, 1994 : 918 p.
9. Grassé PP. *Traité de zoologie : anatomie, systématique, biologie*. *Chélicérates*, tome VI, fascicule I. Paris : Masson, 1949 : 980 p.
10. Damen WGM, Tautz D. A *Hox* class 3 orthologue from the spider *Cupiennius salei* is expressed in a *Hox*-gene like fashion. *Dev Genes Evol* 1998 ; 208 : 586-90.
11. Simonnet F, Deutsch J, Queinnec E. *Hedgehog* is a segment polarity gene in a crustacean and a chelicerate. *Dev Genes Evol* 2004 ; 214 : 537-45
12. Kanki JP, Ho RK. The development of the posterior body in zebrafish. *Development*, 1997 ; 124 : 881-93.
13. Keller R. The origin and morphogenesis of amphibian somites. *Curr Top Dev Biol*2000 ; 47 : 183-246
14. Pourquie O. Vertebrate somitogenesis. *Annu Rev Cell Dev Bi* 2001 ; 17 : 311-50.
15. Davis RL, Kirschner MW. The fate of cells in the tailbud of *Xenopus laevis*. *Development* 2000 ; 127 : 255-67
16. Aulehla A, Wehrle C, Brand-Saberi B, *et al.* Wnt3a plays a major role in the segmentation clock controlling somitogenesis. *Dev Cell* 2003 ; 4 : 395-406
17. Wedeen CJ. Regionalization and segmentation in the leech. *J Neurol* 1995 ; 27 : 277-93.
18. Shimizu T, Nakamoto A. Segmentation in annelids : cellular and molecular basis for metameric body plan. *Zoo Sci* 2001 ; 18 : 285-98
19. Gauchat D, Mazet F, Berne YC, *et al.* Evolution of *Antp*-class genes and differential expression of Hydra *Hox/paraHox* genes in anterior patterning. *Proc Natl Acad Sci USA* 2000 ; 97 : 4493-8.
20. Dearden PK, Akam M. Early embryo patterning in the grasshopper *Schistocerca gregaria* : *wingless*, *decapentaplegic* and *caudal* expression. *Development* 2001 ; 128 : 3435-44.
21. Chipman AD, Arthur W, Akam M. Early development and segment formation in the centipede, *Strigamia maritima* (*Geophilomorpha*). *Evol Dev* 2004 ; 6 : 78-89.
22. Marom K, Shapira E, Fainsod A. The chicken *caudal* genes establish an anterior-posterior gradient by partially overlapping temporal and spatial patterns of expression. *Mech Develop* 1997 ; 64 : 41-52.
23. Sommer RJ, Tautz D. Involvement of an orthologue of the *Drosophila* pair-rule gene *hairy* in segment formation of the short germ-band embryo of *Tribolium* (*Coleoptera*). *Nature* 1993 ; 361 : 448-50.
24. Tautz D. Segmentation. *Dev Cell* 2004 ; 7 : 301-12.
25. Damen WGM. Parasegmental organization of the spider embryo implies that the parasegment is an evolutionary conserved entity in arthropod embryogenesis. *Development* 2002 ; 129 : 1239-50.
26. Muller M, von Weizsacker E, Campos Ortega JA. Expression domains of a zebrafish homologue of the *Drosophila* pair-rule gene *hairy* correspond to primordia of alternating somites. *Development* 1996 ; 122 : 2071-8.
27. Prud'homme B, de Rosa R, Arendt D, *et al.* Arthropod-like expression patterns of *engrailed* and *wingless* in the annelid *Platynereis dumerilii* suggest a role in segment formation. *Curr Biol* 2003 ; 13 : 1876-81.
28. Kang D, Huang FZ, Li D, *et al.* A *hedgehog* homolog regulates gut formation in leech (*Helobdella*). *Dev Biol* 2001 ; 235 : 1645-57.
29. Miyawaki K, Mito T, Sarashina I, *et al.* Involvement of Wingless/Armadillo signaling in the posterior sequential segmentation in the cricket, *Gryllus bimaculatus* (*Orthoptera*), as revealed by RNAi analysis. *Mech Develop* 2004 ; 121 : 119-30.
30. Janssen R, Prpic NM, Damen WGM. Gene expression suggests decoupled dorsal and ventral segmentation in the millipede *Glomeris marginata* (*Myriapoda : Diplopoda*). *Dev Biol* 2004 ; 268 : 89-104.
31. Shimeld SM. The evolution of the *hedgehog* gene family in chordates : insights from *amphioxus hedgehog*. *Dev Genes Evol* 1999 ; 209 : 40-7.
32. Takatori N, Satou Y, Satoh N. Expression of *hedgehog* genes in *Ciona intestinalis* embryos. *Mech Develop* 2002 ; 116 : 235-8.
33. Irvine SQ, Martindale MQ. Expression patterns of anterior *Hox* genes in the polychaete *Chaetopterus* : correlation with morphological boundaries. *Dev Biol* 2000 ; 217 : 333-51.
34. Hemmati-Brivanlou A. Nervous system morphogenesis in vertebrates. *Med Sci* (Paris) 2000 ; 16 : 150-8.
35. Burke AC, Nelson CE, Morgan BA, Tabin C. *Hox* genes and the evolution of vertebrate axial morphology. *Development* 1995, 121 : 333-46.
36. Jiang YJ, Smithers L, Lewis J. Vertebrate segmentation : the clock is linked to Notch signalling. *Curr Biol* 1998 ; 8 : 868-71.
37. Stollewerk A, Schoppmeier M, Damen WGM. Involvement of *Notch* and *Delta* genes in spider segmentation. *Nature* 2003 ; 423 : 863-65.
38. Nulsen C, Nagy LM. The role of *wingless* in the development of multibranched crustacean limbs. *Dev Genes Evol* 1999 ; 209 : 340-48.
39. Rivera AS, Gonsalves FC, Song MH, *et al.* Characterization of *Notch*-class gene expression in segmentation stem cells and segment founder cells in *Helobdella robusta* (*Lophotrochozoa ; Annelida ; Clitellata ; Hirudina ; Glossiphoniidae*). *Evol Dev* 2005 ; 7 : 588-99
40. Hughes NC, Jacobs DK. The end of everything : metazoan terminal addition. *Evol Dev* 2005 ; 7 : 497
41. Chen JY, Bottjer DJ, Oliveri P, *et al.* Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian. *Science* 2004 ; 305 : 218-22.
42. Arenas-Mena C, Cameron AR, Davidson EH. Spatial expression of *Hox* cluster genes in the ontogeny of a sea urchin. *Development* 2000 ; 127 : 4631-3
43. Mooi R, David B, Wray AG. Arrays in rays : terminal addition in echinoderms and its correlation with gene expression. *Evol Dev* 2005 ; 7 : 542-55

TIRÉS À PART
A. Gilles