

REPUBLIQUE DU TCHAD

MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR,
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET DE LA
FORMATION PROFESSIONNELLE

INSTITUT NATIONAL SUPERIEUR D'ELEVAGE
DE MOUSSORO

UNITE – TRAVAIL - PROGRES

وحدة – عمل – تقد



جمهورية تشاد

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي والتدريب
المهني

المعهد الوطني العالي للثروة الحيوانية بموسورو

INSTITUT NATIONAL SUPERIEUR D'ELEVAGE DE MOUSSORO (INSEM)

Département de Productions Animales _Niveau 1

Cours d'Embryologie

Année académique 2025-2026

PROGRAMME D'EMBRYOLOGIE GENERALE

- 1- Embryologie _ historique**
- 2- La fécondation**
- 3- Les œufs**
- 4- La segmentation**
- 5- La gastrulation**
- 6- L'organogenèse**
- 7- Étude d'un cas : le développement embryonnaire chez l'homme**

Travaux personnels des étudiants (TPE) : Embryologie descriptive

Thème 1 : développement embryonnaire chez l'oursin

Thème 2 : développement embryonnaire chez les poissons : *Danio rerio*

Thème 3 : développement embryonnaire chez les oiseaux : *Gallus gallus domesticus*

Thème 4 : développement embryonnaire chez les insectes : *Drosophila melanogaster*

Thème 5 : développement embryonnaire chez les amphibiens : *xenopus laevis*

Thème 6 : développement embryonnaire chez les nématodes : *caenorhabditis elegans*

TD : ILLUSTRATIONS DU COURS PAR DES EXERCICES

OBJECTIFS DU COURS : Ce cours a pour but de permettre aux étudiants de connaître les principaux événements et les mécanismes de la progénèse, de l'embryogénèse et de l'organogénèse de groupes d'animaux choisis, selon une approche comparative et évolutive.

Plus spécifiquement il serait question de:

- ✓ Connaître les phases de la gamétogénèse mâle et femelle : similitudes et différences ;
- ✓ Connaître les mécanismes de la fécondation et comprendre le rôle des gamètes dans cette étape, puis dans l'embryogénèse ;
- ✓ Connaître les principaux types de segmentation et comprendre leur importance dans l'organisation morphologique subséquente de groupes d'animaux choisis ;
- ✓ Connaître les principaux types de gastrulation pour comprendre l'établissement des trois feuillets fondamentaux (germinaux) des Métazoaires ;
- ✓ Comprendre le développement subséquent des trois feuillets fondamentaux durant l'organogénèse chez les Vertébrés ;
- ✓ Connaître les principaux mécanismes moléculaires et cellulaires dans les étapes du développement.

PREREQUIS PEDAGOGIQUE : l'étudiant doit avoir une bonne base en biologie cellulaire, histologie, zoologie et en physiologie.

DEFINITIONS

L'embryologie est la science qui se consacre à l'étude du développement de l'embryon, c'est-à-dire l'étude du développement des animaux à partir de l'œuf fécondé jusqu'à la naissance ou l'éclosion. Elle se propose de suivre les étapes du développement des Métazoaires durant la phase diploïde c'est-à-dire au stade unicellulaire qui est l'œuf, jusqu'à un stade totalement différencié où les organes du jeune sont mis en place. L'objet de l'embryologie est donc la genèse de l'être c'est-à-dire l'ontogenèse.

L'ontogenèse (ontos = être vivant ; genèse=formation) : est l'ensemble des étapes qui permettent à un œuf fécondé d'aboutir à la formation d'un nouvel individu apte à se reproduire. Les stades précoces de l'ontogenèse constituent le développement embryonnaire ou l'embryogenèse. La manifestation la plus concrète et la plus directement visible de l'ontogenèse est la genèse des formes c'est-à-dire la morphogenèse.

✓ Les sous-divisions de l'embryologie :

L'embryologie descriptive : a pour objet l'étude de la genèse des formes ou morphogenèse. Elle est basée sur l'anatomie et l'histologie.

L'embryologie expérimentale ou causale étudie les mécanismes du développement et son déterminisme au niveau des structures et ultra-structures cellulaires et au niveau moléculaire.

L'embryologie pathologique ou tératologie (teratos=monstre ; logos=étude) étudie les anomalies congénitales (malformations et monstruosités) dues à des perturbations du développement normal.

L'embryologie comparée s'occupe des analogies et des différences de développement entre groupes proches. L'embryologie moléculaire étudie l'expression des gènes en relation avec le développement.

✓ TERMINOLOGIE

- Zygote : œuf fécondé.
- Germe : correspond aux premiers stades du développement tant que la forme externe est plus ou moins sphérique.
- Embryon : correspond au stade à partir duquel apparaît une forme d'ensemble reconnaissable. Ce terme s'utilise pendant les 8 premières semaines de développement.
- Fœtus : correspond au stade à partir duquel l'embryon commence à ressembler à être vivant (à partir du 60^{ème} jour). Ce terme s'utilise après la 8^{ème} semaine à la fin de gestation.

HISTORIQUE

L'embryologie est l'étude du développement de l'œuf depuis la fécondation jusqu'à la forme adulte. Elle se propose de suivre les étapes du développement des métazoaires, durant toute la phase diploïde de l'individu, c'est-à-dire du stade unicellulaire qui est l'œuf, jusqu'à un stade totalement différencié où les organes du jeune étant mis en place, celui-ci pourra mener

une vie libre. Les problèmes du développement ont éveillé très tôt la curiosité de l'esprit humain. L'observation banale montre que les individus naissent, grandissent, se reproduisent et meurent. Le début de ce cycle vital a longtemps échappé aux investigations puisqu'il se déroule dans l'œuf. Ce dernier ne devient accessible à l'étude que grâce à l'emploi d'instruments optiques appropriés. Bien que certains œufs puissent être assez gros comme chez les oiseaux, leur région essentielle se limite toujours à une zone très réduite, la cicatricule. D'une manière générale, la dimension des œufs d'invertébrés se situe autour du dixième de millimètre, sauf chez les céphalopodes et certains arthropodes dont l'œuf est de l'ordre du millimètre. Ce même ordre de grandeur s'observe également chez la plupart des vertébrés, à l'exception des sauropsidés et même chez les mammifères placentaires, le diamètre de la cellule initiale ne dépasse pas un dixième de millimètre par suite de la perte secondaire des substances de réserve, perte en rapport avec le développement particulier de l'œuf dans l'organisme maternel.

Or la découverte du microscope ne date que de la fin du seizième siècle ; la notion même de cellule ne fut entrevue qu'à la fin du dix-septième siècle. De plus, l'observation banale, même avec une loupe ou un microscope, ne permet pas de suivre les étapes du développement qui se déroulent trop lentement pour être comprises dans leur ensemble. Il faut l'aide de techniques convenables et avoir un progrès dans ce domaine.

La classification du monde naturel en catégories significatives et utiles a longtemps été une impulsion humaine fondamentale et est systématiquement évidente au moins depuis l'époque de la Grèce antique. La notion de "grande chaîne de l'être", ou *scala naturae*, a dominé pendant près de 2 000 ans en Occident. Depuis Carolus Linnaeus, et surtout depuis Charles Darwin, les systèmes de classification ont non seulement rapidement mis de côté des notions telles que la *scala naturae*, mais ont également lentement abandonné l'idée de postuler des relations entre les espèces sur la base de traits essentiels présumés ou d'une similarité physique générale. Le domaine de la phylogénétique prend une tournure fonctionnelle et plus scientifique dans ses tentatives de construire une représentation objective des relations évolutives entre les organismes sur la base d'études génétiques, moléculaires, archéologiques et historiques et dans le but spécifique d'expliquer, de prédire et de tester les similitudes et les différences entre les organismes.

L'embryologie en tant que science moderne a commencé au début du 19ème siècle. Au cours de cette période, un ensemble de connaissances de base a été établi qui, en général, décrivait les événements du développement. De 1940 à 1970, l'embryologie expérimentale (branche de l'embryologie qui consiste à faire des manipulations et des expériences sur des embryons afin d'approfondir les connaissances sur la biologie évolutive du développement) ou causale (étude de leur déterminisme) a prédominé ; des explications de causes secondaires ont été démontrées pour le développement. La décennie des années 1970 a été une décennie de transition qui a conduit à la révolution actuelle de la biologie moléculaire qui a commencé dans les années 1980. La biologie moléculaire et sa nouvelle branche, la génétique moléculaire, ont bouleversé le domaine de l'embryologie, jusqu'alors serein mais déjà limité. Aujourd'hui, la discipline de l'embryologie se construit sur l'analyse des résultats de l'expression génétique. L'embryologie s'attache désormais à comprendre le développement du point de vue de l'activation et de la transcription des séquences d'ADN, ce qui permet d'approcher les causes

premières ou les mécanismes génétiques et épigénétiques sous-jacents du développement. En conséquence, l'embryologie et la génétique ont fusionné en une sous-discipline biologique plus large, la biologie du développement. Cela suffira-t-il à définir l'étendue de nos connaissances sur le développement embryonnaire ? Ce qui est certainement évident, c'est que la période moléculaire de l'embryologie permettra de mieux comprendre les schémas construits par les embryologistes classiques et expérimentaux. En outre, dans la mesure où l'analyse moléculaire d'un phénomène quelconque du développement nécessite des connaissances fondamentales supplémentaires, l'embryologie classique et expérimentale n'aura pas épuisé toutes ses possibilités.

LA FECONDATION

La fécondation est précédée par la gamétogenèse qui est un ensemble de divisions cellulaires et de transformations des cellules souches (**gonies**) conduisant à la formation des gamètes (**mâles et femelles**).

Chez les métazoaires, organismes animaux pluricellulaires, la gamétogenèse et la fécondation sont deux phénomènes de la **reproduction sexuée** qui déterminent la formation puis le développement de la cellule œuf et l'organisation en tissu puis en organes et en systèmes.

La fécondation est le résultat de la fusion d'un spermatozoïde avec un ovule, suivi de la fusion des noyaux de ces deux gamètes ou **amphimixie**. Il se forme ainsi un œuf fécondé ou **zygote**. Outre les processus conduisant successivement à **la rencontre**, à **l'adhérence spécifique** puis à **la fusion des gamètes**, deux autres aspects peuvent être distingués lors de la fécondation, **l'activation de l'ovule** et **le rétablissement de la diploïdie caractéristique de l'espèce**. Deux types de fécondation existent chez les animaux : **la fécondation interne** et **la fécondation externe**.

1- LA FECONDATION INTERNE

Lors d'une fécondation interne, le sperme du mâle est émis dans les voies génitales femelles où les spermatozoïdes migrent à la rencontre de l'ovocyte II (**insémination naturelle**).

La reconnaissance spécifique de ces deux types de gamètes se fait grâce à des récepteurs fixés sur leurs surfaces. L'adhérence de gamète mâle (un seul) au gamète femelle s'effectue lors d'une réaction acrosomique par libération des enzymes hydrolytiques, **l'hyaluronidase** qui dégrade l'acide hyaluronique contenu dans la zone pellucide et **l'acrosine**, enzyme protéolytique qui après activation déstabilise les liaisons existantes entre les récepteurs. La digestion locale de la zone pellucide au niveau de la zone de contact avec le spermatozoïde permet d'aider la pénétration de ce dernier, celle-ci s'effectuant principalement par des mouvements mécaniques. Rappelons que l'œuf non fécondé (ovocyte II) est une cellule bloquée

à la métaphase de la 2^{ème} division de la méiose. Le phénomène d'activation de celui-ci se fait grâce à l'agressivité spermatique par les enzymes acrosomiales (*les neuraminidases*). Trente minutes environ après l'impact du spermatozoïde, l'anaphase II est déclenchée. La méiose s'achève, l'ovocyte II expulse le second globule polaire dans l'espace périovulaire : l'ovule devient un ovotide.

Au cours de l'amphimixie, les noyaux respectifs des deux gamètes assistent à des modifications synchrones (des pronuclei), car tout retard de l'évolution d'un pronucléus se traduit par un retard identique de l'évolution de l'autre. Le pronucléus mâle est poussé et tracté par les microtubules de son aster (*spermaster*) vers le centre de l'ovotide. Les microtubules de cet aster entre en contact avec le pronucléus femelle et le tire vers le centre de l'œuf où les deux pronuclei se rencontrent.

Les enveloppes nucléaires des deux pronuclei viennent au contact l'une de l'autre de façon très étroite mais il n'y a pas de fusion de membrane. Les chromosomes deviennent apparents, c'est un début de prophase. Ensuite, les enveloppes nucléaires se résorbent et les deux lots de chromosomes paternels et maternels se trouvent mélangés. C'est à ce moment seulement que l'on peut parler d'amphimixie.

2- LA FECONDATION EXTERNE

La fécondation dite externe est celle qui a lieu en dehors de l'organisme maternel notamment dans un milieu aquatique.

De nombreux animaux aquatiques comme les méduses ou les oursins libèrent simplement leurs gamètes dans l'eau et la fécondation se produit au hasard de leur rencontre, plus fréquemment là où la densité en ovule et en spermatozoïde est la plus forte. Ce phénomène est dû particulièrement à une liaison qui s'établissait entre une protéine de la membrane plasmique de la tête du spermatozoïde (*antifertilisine*) et une glycoprotéine de la gangue (*fertilisine*). Ce type d'attraction par chimiotaxie a été également décrit pour des nombreuses espèces d'invertébrés aquatiques à fécondation externe.

3- LA PARTHENOGENESE, CAS PARTICULIER DE LA FECONDATION

La parthénogenèse est l'aptitude d'un œuf à se développer sans fécondation. Elle existe à l'état naturel (notamment chez des nombreux Arthropodes, pucerons, abeilles males, phasmes...chez les insectes, daphnies, artémies.... Chez les crustacés). Elle peut être provoquée expérimentalement chez des espèces où la fécondation est la règle (cas d'Oursin et d'amphibien).

Parthénogénèse expérimentale par action physico-chimique

Des agents chimiques très divers peuvent déclencher un développement parthénogénétique (travaux sur Oursin depuis Loeb, 1899). Les substances tels que les inophores, en augmentant la perméabilité membranaire à des ions Ca^{++} , peuvent entraîner une activation parthénogénétique : achèvement de la méiose, déchargement du contenu des granules corticaux, activation de l'œuf (cas chez les oursins, les amphibiens...) ; les esters de phorbols activant la protéine kinase C ont permis une activation parthénogénétique d'œufs de

souris (Cuthbertson et Coll.,1985). Ces différents procédés ont mimé les événements normaux de la fécondation.

Parthénogénèse expérimentale traumatique

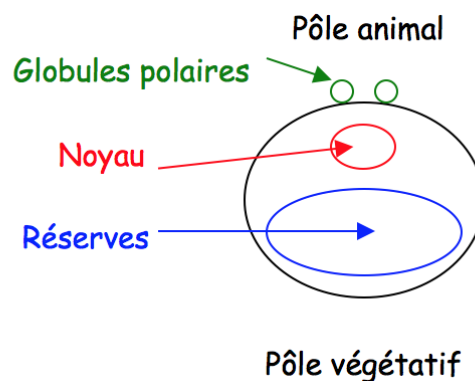
Bataillon(1910) obtient des développements parthénogénétiques sur l'œuf vierge et lavé de la grenouille (*Rana temporaria*) par pique d'un stylet de verre. Cette parthénogénèse expérimentale se déroule en deux temps. Dans le premier, la pique de l'œuf entraîne l'activation ; le second globule polaire est émis, le pronucléus femelle s'entoure d'un aster unique qui régresse, le chromosome se clive mais il n'y a pas de mitose. Dans un second temps, en présence d'un centrosome apporté avec les éléments cytoplasmiques étrangers, un aster se forme près du noyau ; il se divise comme l'aster spermatique et l'état d'un fuseau de division dicentrique se trouve rétabli permettant ainsi la poursuite de l'embryogenèse.

LES ŒUFS

I- Généralités

L'œuf est **totipotent** et relativement simple. Il résulte de la fécondation de l'ovule, par le spermatozoïde. Au cours des deux divisions méiotiques, il y a migration des deux globules polaires vers le pôle supérieur de l'ovocyte (le pôle animal). Le noyau subit des divisions méiotiques et sera excentré dans la cellule.

Le pôle animal est composé d'un noyau et de globules polaires. Le pôle végétatif constitue des réserves. L'axe entre le pôle animal et le pôle végétatif est appelé l'axe antéropostérieur. Le pôle animal donnera la tête alors que le pôle végétatif donnera la queue.



II- Les différents types d'œufs

Les œufs fécondés (zygotes) ont plus ou moins de réserves. Selon les réserves en vitellus on distingue plusieurs types d'œufs.

- Les œufs **alécithes** : ils sont très pauvres en réserve vitellin et sont rencontrés chez les mammifères dont l'Homme ;

- Les œufs **oligocithes** : ils ont peu de réserves et sont trouvés chez les échinodermes (Oursin) et prochordés ;
- Les œufs **hétérolécithes** : ils ont beaucoup de réserves, on les rencontre chez les amphibiens comme les anoures, annélides et certains poissons ;
- Les œufs **télolécithes** : ayant un vitellus très volumineux et un embryon superficiel (céphalopodes, poissons, reptiles, oiseaux). C'est le jaune de l'œuf de poule. Le blanc donne l'albumen.
- Les œufs **centrolécithes** : Œufs dont le vitellus est surtout concentré au centre. Ce type d'œuf se rencontre chez les arthropodes. Leur noyau est très légèrement excentré du fait de la présence de vitellus sous forme de petites granulations dans le cytoplasme.

Après la fécondation, les œufs vont se subdiviser par le phénomène de **segmentation**. Cette action va dépendre de la quantité des réserves vitellins.

III- Les modes de développement des œufs

1. L'oviparité

L'oviparité est un processus de reproduction chez les animaux, qui consiste à pondre des œufs fécondés en dehors du corps de la mère. Ce mode de reproduction est courant chez un grand nombre d'espèces animales, notamment les oiseaux, les reptiles et certains mammifères. Le processus de l'oviparité commence par la fécondation, où un spermatozoïde rencontre un ovule, formant ainsi un œuf fécondé. Les œufs sont produits par les femelles, souvent dans des glandes spécialisées, avant d'être expulsés de leur corps.

Une fois que les œufs sont pondus, le développement de l'embryon se poursuit à l'intérieur de l'œuf – œufs hétérolécithes, centrolécithes et télolécithes. Les animaux ovipares ont donc une phase de développement embryonnaire en dehors du corps de la mère. Cette phase dépend des conditions environnementales pour assurer le développement de l'embryon, comme la température, la présence d'eau, etc.

En général, les œufs ont une coquille dure, qui protège l'embryon à l'intérieur. Cette coquille peut être perméable à l'air ou à l'eau, permettant ainsi les échanges nécessaires entre l'embryon et l'environnement extérieur.

Le temps nécessaire pour l'incubation des œufs varie selon les espèces et les conditions environnementales, allant de quelques jours à plusieurs mois. Durant cette phase, l'embryon se développe et se transforme en un individu complet.

Une fois que l'embryon est développé, l'éclosion a lieu. Les poussins ou les petits sortent de l'œuf, généralement en brisant la coquille avec une dent ou en libérant des enzymes pour dissoudre la coquille.

L'oviparité présente quelques avantages pour les animaux qui en font usage : elle leur permet de pondre des œufs en grand nombre, ce qui augmente les chances que certains se développent avec succès. De plus, les parents peuvent se concentrer sur la reproduction, tandis que l'œuf se développe en dehors du corps de la mère.

2- L'ovoviviparité

L'ovoviviparité est un mode de reproduction chez les animaux, où les œufs généralement alécithes sont couvés et éclosent à l'intérieur du corps de la mère, et où les petits sont finalement nés sous forme de jeunes vivants et non pas d'œufs.

Chez les animaux ovovivipares, le développement embryonnaire se produit dans un œuf, qui est conservé à l'intérieur de la mère. Les œufs ne sont pas couvés ou nourris par la

mère, mais sont plutôt incubés dans l'utérus ou d'autres parties du corps de la mère, où ils sont protégés et nourris jusqu'à leur éclosion.

Les animaux ovovivipares peuvent se diviser en deux groupes : ceux qui ont des œufs protégés par une coquille, comme certains serpents, lézards et tortues, et ceux qui ont des œufs sans coquille, comme certains poissons et invertébrés.

Chez les animaux à œufs à coquille, les femelles pondent d'abord leurs œufs, mais ensuite les conservent dans leur corps. Les embryons se développent à l'intérieur de l'œuf jusqu'à ce qu'ils soient prêts à éclore, moment où la femelle donne naissance à ses petits.

Chez les animaux sans coquille, la fécondation se produit à l'intérieur du corps de la femelle, et les embryons se développent ensuite dans des sacs ou des poches spéciaux à l'intérieur du corps de la mère. À la naissance, les jeunes sont libérés de leurs sacs et sont parfaitement formés pour la vie indépendante.

L'ovoviviparité est considérée comme un avantage évolutif dans des environnements difficiles ou dangereux, où les œufs ne seraient pas bien protégés ou pourraient être perdus. Les animaux ovovivipares peuvent ainsi préserver leur progéniture dans leur propre corps, avant de donner naissance à des jeunes parfaitement formés qui ont de meilleures chances de survie.

2- La paraviviparité

La paraviviparité est observée chez certaines espèces de requins, de serpents et de lézards, ainsi que chez certaines espèces de crustacés. Les requins par exemple, portent leurs œufs dans une structure appelée oothèque, qui est attachée à la paroi interne de leur utérus. Les embryons se développent à l'intérieur de cette structure jusqu'à l'éclosion. Chez les serpents et les lézards, les œufs sont conservés dans des poches incubatrices à l'intérieur du corps de la mère. Les types d'œufs dans la paraviviparité sont les œufs alécithes et oligolécithes.

Dans le cas des crustacés, la paraviviparité est observée chez certaines espèces de crevettes et de crabes. Les œufs se développent à l'intérieur de la femelle jusqu'à l'éclosion, où les larves se libèrent du corps de la mère.

La paraviviparité offre divers avantages pour les espèces qui l'utilisent. Elle permet aux embryons de se développer dans un environnement protégé, ce qui augmente leurs chances de survie. Elle permet également aux femelles de se déplacer librement tout en portant leurs œufs, à l'inverse des espèces ovipares qui doivent pondre leurs œufs dans un endroit approprié pour qu'ils puissent se développer.

Cependant, la paraviviparité présente également des inconvénients. Les femelles doivent dépenser beaucoup d'énergie pour supporter le développement des embryons à l'intérieur de leur corps, ce qui limite leur capacité de reproduction. De plus, les embryons peuvent se développer de manière inégale, ce qui peut entraîner la mort de certains d'entre eux.

3- La viviparité

La viviparité est un mode de reproduction chez les animaux où les embryons se développent à l'intérieur du corps de la mère, qui les nourrit grâce à un placenta ou parfois des glandes spéciales, avant de les donner naissance à des nouveau-nés vivants.

Le processus de la viviparité commence avec un accouplement sexuel entre un mâle et une femelle. Les spermatozoïdes du mâle fécondent les ovules de la femelle, qui se développent alors en embryons à l'intérieur de son corps. Chez de nombreux animaux vivipares, les embryons sont protégés par une enveloppe appelée amnios, qui leur permet de se développer dans un environnement liquide stable.

Au cours de la gestation, la mère nourrit les embryons via le placenta, un organe spécialisé qui relie l'embryon à la paroi utérine. Le placenta permet l'échange de nutriments,

de déchets et de gaz entre la mère et les embryons. Chez certains animaux, comme les chevaux, les embryons sont nourris par un sac vitellin, tandis que chez d'autres, comme les kangourous, les embryons sont nourris par du lait produit par des glandes spéciales.

La durée de la gestation varie considérablement selon les espèces. Chez les humains, la gestation dure en moyenne 9 mois, tandis que chez les éléphants, elle peut durer jusqu'à 22 mois. Chez certaines espèces, comme les requins, les embryons se développent parfois à l'intérieur de la mère sans avoir besoin du placenta ou de la nourriture fournie par des glandes spéciales, en se nourrissant des autres embryons non viables ou en dormant dans un état d'hibernation jusqu'à ce qu'ils soient prêts à être nés.

Finalement, lorsque les embryons sont suffisamment développés, ils sont expulsés du corps de la mère à travers le canal de l'accouchement. Chez certaines espèces, comme les lions, les nouveau-nés sont capables de marcher et de se déplacer peu de temps après la naissance, mais chez d'autres, comme les humains, ils ont besoin de plusieurs mois pour se développer avant de pouvoir marcher et se nourrir seuls.

LA SEGMENTATION

La division de la cellule œuf initiale, ou segmentation, est une conséquence de l'amphimixie. Elle débute par le premier clivage et donne naissance à deux cellules filles ou **blastomères**. Dans l'œuf fécondé, le rapport nucléo-plasmatique est profondément perturbé par suite de l'importance du cytoplasme ovulaire. Le résultat final de la segmentation rapproche de sa valeur normale le rapport nucléo-plasmatique propre à l'espèce considérée. **L'œuf se clive en un certain nombre de blastomères, sans que son volume augmente de façon appréciable.** Il prend d'abord l'aspect d'une petite **mûre ou morula**, puis une cavité centrale apparaît, la blastocèle : dès lors, la morula devient une **blastula**. La blastula typique comprend une assise cellulaire entourant la blastocèle. La segmentation s'effectue selon diverses modalités en rapport avec la quantité de vitellus et, par conséquent, avec le type d'œuf considéré. En effet, le rythme des mitoses de segmentation et des clivages successifs de l'œuf dépendent de la quantité de substances de réserve. Selon la règle de Balfour : « **une cellule se multiplie d'autant plus vite qu'elle est moins chargée de vitellus** ». D'une manière générale, la segmentation sera d'autant plus rapide qu'il y aura moins de vitellus.

D'après la règle précédente, il est à prévoir que le pôle animal des œufs oligolécithes et hétérolécithes se segmentera plus rapidement que le pôle végétatif ; à ce niveau les blastomères plus riches en vitellus se diviseront lentement. Et même, lorsque les substances de réserve seront très abondantes comme dans les œufs télolécithes, le pôle inférieur de l'œuf ne se segmentera pas.

La segmentation obéit à deux modalités qui répondent au clivage total ou partiel de l'œuf :

- La segmentation totale : intéresse la totalité de l'œuf ; elle se rencontre dans les œufs oligolécithes et hétérolecithes:
- La segmentation partielle n'intéresse qu'une partie de l'œuf ; c'est le cas des œufs télolécithes et centrolécithes.

1- Segmentation totale

1.2- Segmentation totale selon la dimension des blastomères

Les œufs à segmentation totale sont dits **holoblastiques**. La quantité de vitellus demeure faible ou relativement peu abondante. Mais il faut tenir compte ici non seulement de la dimension des blastomères, mais aussi de leur position les uns par rapport aux autres.

La segmentation totale est égale lorsque tous les blastomères sont de même taille. Elle ne s'observe que très rarement, par exemple dans le cas des synaptes, échinodermes holothurides, dont les œufs sont oligolécithes.

La segmentation totale inégale, est le cas général pour la plupart des œufs oligolécithes et pour tous les œufs hétérolecithes. Les blastomères de petite taille, ou micromères, sont localisés au pôle supérieur de l'œuf, les blastomères plus gros du pôle inférieur prennent le nom de macromères. La segmentation de l'œuf de grenouille illustre particulièrement bien cette modalité très fréquente.

1.2- Segmentation totale selon la disposition des blastomères

Le déroulement de la segmentation totale s'effectue d'une manière rigoureuse : chaque blastomère ne se divise pas pour son propre compte, mais selon un synchronisme réglant la division de tous les blastomères d'un même œuf. En fonction de la marche des cinèses, les blastomères vont prendre une disposition particulière les uns par rapport aux autres. Les cas de segmentations irrégulières ne se rencontrent que chez les cœlentérés, dans les autres groupes la segmentation totale sera du type radiaire, spiral, bisymétrique ou bilatéral. Les deux premiers types étant de beaucoup les plus fréquents.

1.3- Segmentation total radiaire

Il s'établit, durant la segmentation, une alternance régulière de sillons de clivage méridiens et latitudinaux. Les sillons méridiens déterminent des quartiers de blastomères verticaux, les sillons latitudinaux entraînent la formation de blastomères disposés en étages horizontaux. Les plans méridiens passant par l'axe de polarité de l'œuf, la symétrie de la blastula sera radiaire par rapport à cet axe. Un blastomère donné se situera en dessous du blastomère sus-jacent et au-dessus du blastomère sous-jacent.

Une telle segmentation s'observe chez les synaptes ou chez l'oursin et chez les amphibiens au début du clivage de l'œuf.

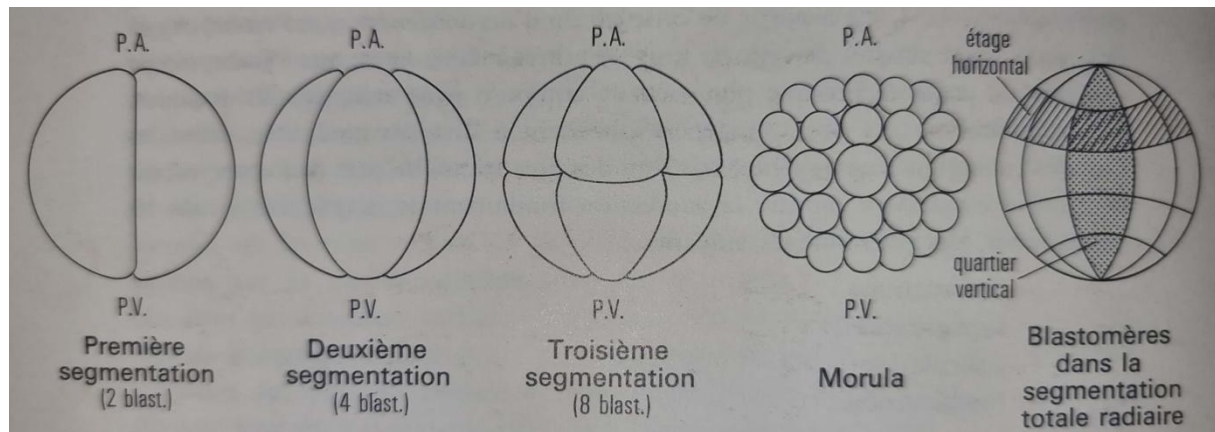


Figure : Segmentation totale radiaire (vues latérales).

1.4- Segmentation total spirale

Ce type de segmentation se rencontre chez de nombreux invertébrés comme les némertes, les polyclades, les annélides, les mollusques lamellibranches, gastéropodes, amphineures et scaphopodes. En outre le développement aboutit souvent à un type larvaire comparable, la larve trochophore. Ceci prouve l'origine commune de ces groupes si différents cependant par leur morphologie adulte ; on les réunit pour cette raison, sous le terme général de **Spiralia**.

2- Segmentation partielle

Dans les œufs riches en substances de réserve la segmentation n'atteindra pas le pôle inférieur de l'œuf, la plus grande partie du vitellus restera insegmentée.

Ce type de segmentation obéit à deux modalités :

- La segmentation partielle discoïdale ;
- La segmentation partielle superficielle.

2.1- Segmentation discoïdale partielle

Elle s'observe dans les œufs télolécithes, par conséquent chez les sauropsidés, de nombreux poissons et les céphalopodes. Au point de vue de leur aspect général au cours de la segmentation, ces œufs sont dits méroblastiques. Le clivage n'intéresse qu'un disque de cytoplasme au voisinage du pôle supérieur de l'œuf ; la partie inférieure ne se segmente pas. Un disque de blastomères se forme, le blastoderme ou blastodisque, à partir duquel s'édifiera l'embryon couché sur sa masse vitelline. L'œuf alécithe des mammifères, ayant perdu secondairement son vitellus, commence sa segmentation comme les œufs holoblastiques et la poursuit ensuite selon le mode méroblastique.

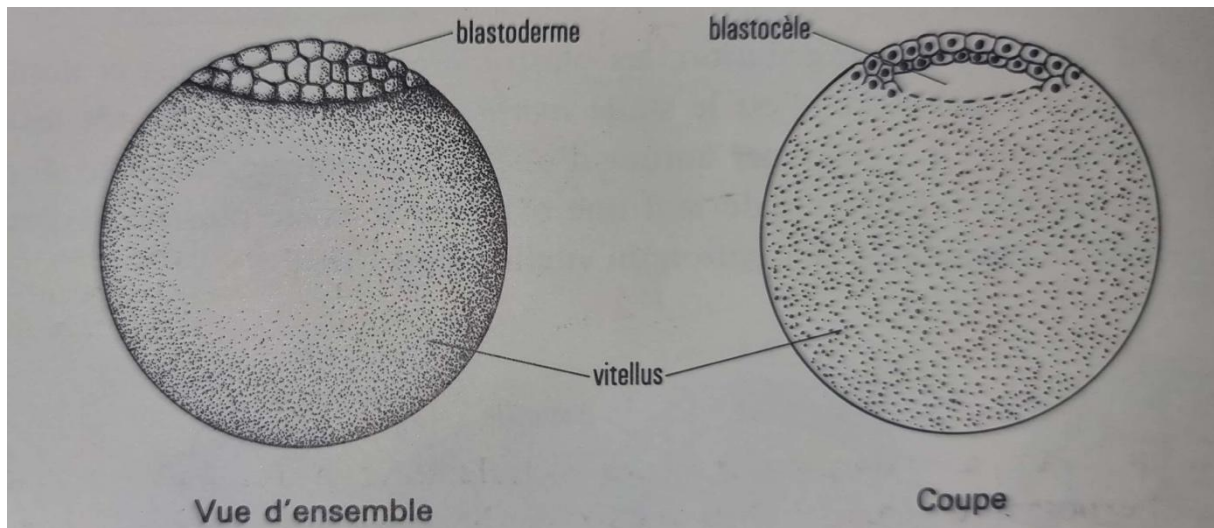


Figure 2 : Segmentation partielle discoïdale.

2.2- Segmentation partielle superficielle ou intra-vitelline

Elle se rencontre dans les œufs centrolécithes des insectes. Le noyau se divise un certain nombre de fois, sans que les limites cellulaires apparaissent dans la masse vitelline. Puis les noyaux gagnent le cytoplasme périphérique et y forment une assise syncytiale; les limites cellulaires s'établissent enfin et un blastoderme périphérique se constitue autour du vitellus central non segmenté. Signalons qu'un ou plusieurs noyaux ont émigré dans le plasma polaire et seront à l'origine des cellules germinales.

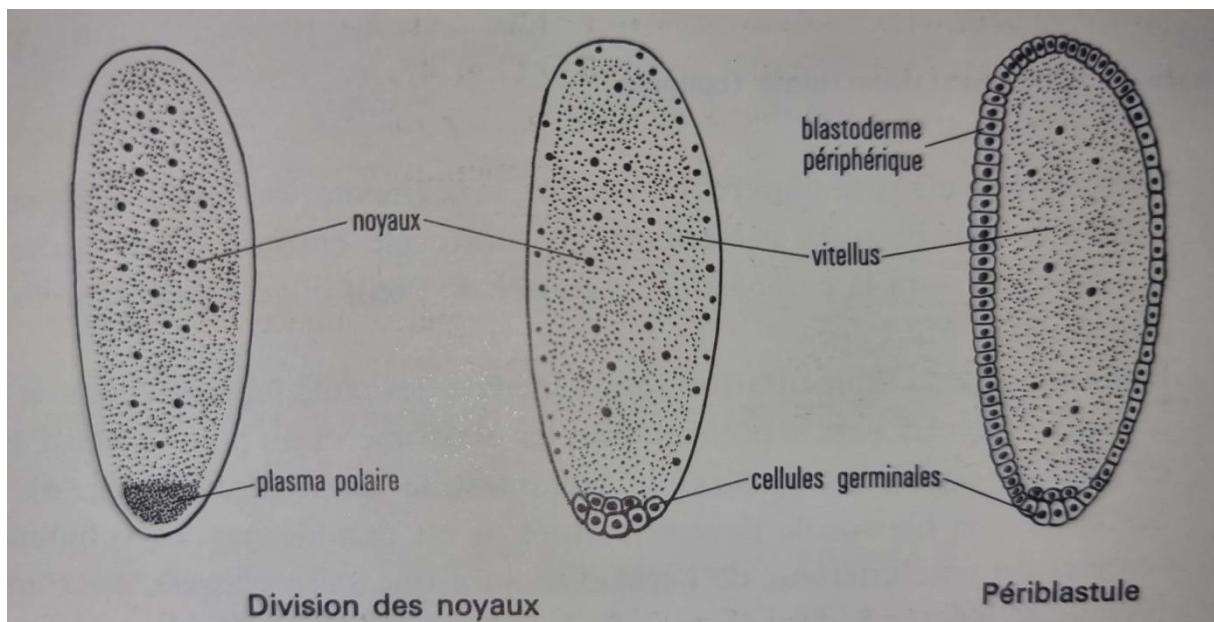


Figure 3: Segmentation partielle superficielle ou intra-vitelline de l'œuf d'insecte.

3- Résultats de la segmentation

Au début de la segmentation, les blastomères restent jointifs et donnent à l'œuf l'aspect d'une **mûre**, c'est le stade morula. Mais très tôt les blastomères ont tendance à s'ordonner autour d'une cavité centrale, la cavité de segmentation ou blastocèle. Le germe devient une **blastula**. Il existe plusieurs types de blastula selon la teneur et la répartition du vitellus dans l'œuf.

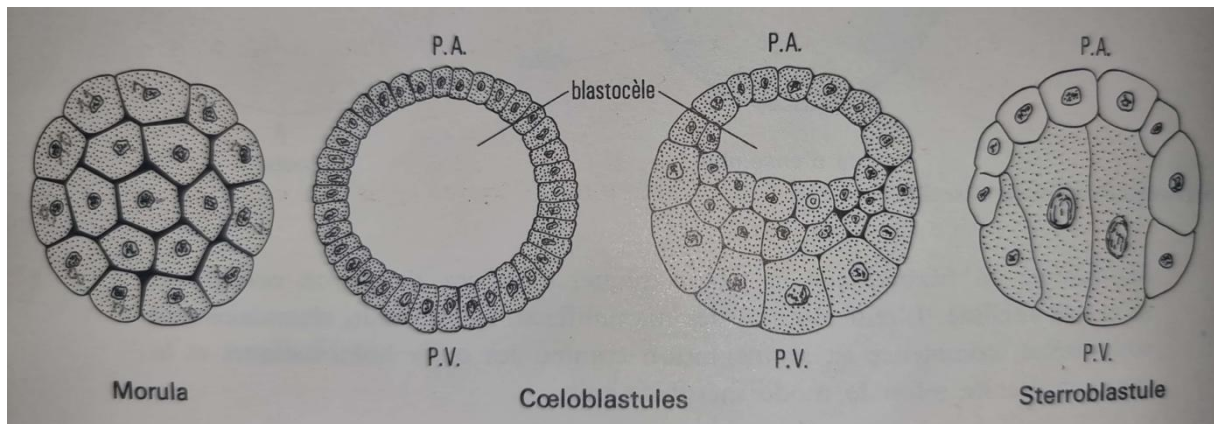


Figure: Résultat de segmentation totale.

LA GASTRULATION

Le rythme effréné des divisions cellulaires, caractéristique de la segmentation, ralentit et l'embryon entre dans la phase de développement appelée gastrulation. En fin de segmentation, la blastula consiste en de nombreux blastomères dont les positions relatives ont été établies durant cette phase. À la gastrulation les cellules adopteront de nouvelles positions, donc de nouvelles voisines. Les mouvements coordonnés permettant la gastrulation, appelés **mouvements morphogénétiques**, impliquent l'embryon entier et aboutissent à la mise en place des 3 feuillets fondamentaux des métazoaires : **endoderme**, **mésoderme** et **ectoderme**.

Les cœlentérés (hydres) et éponges ne développent pas de mésoderme.

Les mécanismes de gastrulation varient beaucoup dans le règne animal ; on retrouve néanmoins une combinaison de quelques-uns des mouvements morphogénétiques dit embolie, épibolie, migration cellulaire, délamination et prolifération polaire.

1- Embolie ou invagination

Elle se définit comme le repliement d'un feuillet cellulaire dans le blastocœle. Le mouvement d'embolie s'emploie surtout par les embryons dotés d'un blastocœle

important et de blastomères végétatifs peu vitellins, de petite taille. Le feuillet cellulaire de l'hémisphère végétatif s'enfonce dans le blastocœle qui devient réduit. L'invagination délimite une structure tubulaire, **l'archentéron**, tube digestif embryonnaire, ouvert sur l'extérieur par le **blastopore**. On assiste ainsi à l'ébauche du tube digestif, qui a valu son nom au stade.

2- Epibolie

Lorsque les blastomères végétatifs sont trop volumineux pour s'invaginer dans le blastocœle ou que ce dernier est réduit ou absent, le feuillet cellulaire de l'hémisphère animal migre par-dessus le feuillet végétatif et le recouvre. Ce dernier atteint donc une position interne de façon passive.

3- Migration cellulaire ou ingression

Elle se caractérise par la migration de cellules individuelles, plutôt que d'un feuillet comme les mouvements précédents, dans le blastocœle où elles s'agencent pour former l'endoderme ou le mésoderme.

4- Délamination

Elle est due à la séparation d'un feuillet cellulaire pluristratifié en deux feuillets, l'un d'eux étant maintenant interne, dans le blastocœle.

5- Prolifération polaire

Elle se définit comme la multiplication active des blastomères du pôle végétatif vers l'intérieur du blastocœle. Contrairement à l'ingression, les cellules demeurent en masse compacte.

Des auteurs décrivent d'autres mouvements de gastrulation, en réalité des variations des cinq types décrits ici. Est-il nécessaire de leur attribuer un nom propre ?

De façon similaire à la segmentation, la gastrulation se solde par une croissance totale minime. Toutefois, durant la gastrulation, les interactions nucléoplasmiques sont plus importantes et plusieurs protéines sont synthétisées à partir du génome embryonnaire. De plus, le métabolisme devient oxydatif.

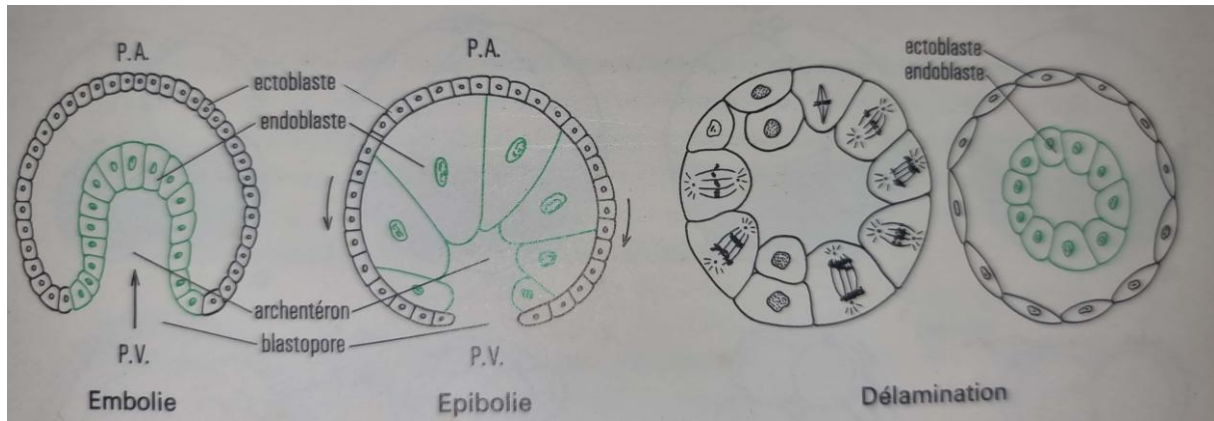


Figure 5: Gastrulation.

Quelques exemples de gastrulation

- 1) **Oursin** (échinoderme): œuf oligolécithe ; segmentation holoblastique, radiaire, totale et subégale (tailles cellulaires peu différentes).

La blastula d'oursin consiste en un feuillet cellulaire sphérique de 1000 à 2000 blastomères, selon les espèces, qui dérivent de différentes régions cytoplasmiques du zygote et qui ont des propriétés différentes. Elle peut être divisée en un hémisphère animal et un hémisphère végétatif.

Environ 24 heures après que la blastula se soit libérée de l'enveloppe de fertilisation (éclosion), la moitié la plus polaire de l'hémisphère végétatif s'aplatit ; c'est la **plaque végétative**. Des micromères de la plaque végétative prolifèrent puis se détachent et migrent dans le blastocœle pour former le **mésenchyme primaire**, appartenant au feuillet intermédiaire : le **mésoderme**. Ces cellules fusionneront et formeront un **syncytium**, à l'origine du squelette de carbonate de calcium de la larve pluteus.

Le reste de la plaque végétative s'invagine dans le blastocœle. Ce faisant, les micromères restants se détachent, migrent dans le blastocœle et forment le **mésenchyme secondaire**, le reste du mésoderme. Ces cellules se dispersent à l'intérieur du blastocœle, où elles formeront les organes mésodermiques cœlomiques. Ces organes présomptifs sont organisés en vésicules qui entreprendront un développement complexe.

En s'invaginant, la plaque végétative délimite une structure tubulaire, l'**archentéron** ou intestin embryonnaire, maintenant constitué que d'**endoderme**, qui s'ouvre à l'extérieur par un orifice appelé **blastopore**. Ce dernier marque la position du futur **anus**. Ce mouvement d'embolie de la plaque végétative semble se produire grâce à des forces intrinsèques à la plaque, et non pas parce que les cellules adjacentes poussent sur elle pour la forcer à s'invaginer.

L'hémisphère animal et la première rangée de macromères végétatifs (vég-1) forment ensemble l'**ectoderme**, qui recouvre les deux autres feuillets complètement internalisés.

À un endroit précis, l'ectoderme s'invagine légèrement et se rapproche du toit de l'archentéron. Les deux entrent éventuellement en contact et fusionnent, formant la **membrane stomodéale**, qui se perfore: le **stomodeum**, future **bouche** de l'animal. Le tube digestif continu, de l'orifice d'entrée à l'orifice de sortie, est ainsi formé. Chez les deutérostomes, l'anus est donc formé avant la bouche.

La mise en place des 3 feuillets : ectoderme, mésoderme et endoderme, est achevée et ceux-ci sont emboîtés, avec l'endoderme le plus interne et l'ectoderme externe.

La gastrulation de l'oursin combine les mouvements morphogénétiques suivants:

- Prolifération polaire de micromères ;
- Leur migration dans le blastocœle, formant le mésenchyme primaire ;
- Invagination (embolie) indépendante de la plaque végétative, formant l'archentéron ;
- Migration des autres micromères de l'archentéron, formant le mésenchyme secondaire ;
- Invagination d'une portion de l'ectoderme.

2) Amphibiens : œuf mésolécithehétérolécithe: vitellus ségrégué du cytoplasme actif après la fécondation, noyau au pôle animal, donc polarité évidente. Chez plusieurs espèces, le cytoplasme cortical, plus visqueux que l'interne, renferme des pigments de mélanine, surtout dans l'hémisphère animal. Les produits accumulés pendant l'ovogenèse se retrouvent dans le cytoplasme interne, selon un gradient décroissant du pôle animal au pôle végétatif, sauf pour les réserves vitellines qui suivent un gradient inverse. La segmentation est holoblastique, radiaire et inégale. La blastula renferme un blastocœle réduit.

La segmentation rapide n'est synchrone que pendant les 12 premières divisions. Le rythme des divisions ralentit et perd de sa synchronie, certaines cellules demeurantes plus longtemps en interphase. C'est alors que dans ces cellules commencent les premières synthèses d'ARN. De même, des changements dans la motilité cellulaire s'amorcent et annoncent les premiers signes de gastrulation.

La gastrulation commence sous l'équateur, à un point correspondant à l'antipode du point d'entrée du spermatozoïde. Chez les espèces pigmentées, ce point de départ de la gastrulation se localise dans la région du croissant gris.

Le **croissant gris** résulte de la réorganisation du cytoplasme de l'œuf suite à l'entrée du spermatozoïde. La portion de cytoplasme à 180° de l'entrée du spermatozoïde décrit la forme d'un croissant, gris parce que pigmenté. Ce point marque aussi la future face dorsale de l'embryon. L'axe dorso-ventral est ainsi établi, ainsi que l'axe de symétrie bilatérale, qui coupe ces deux faces. Tout au cours de la segmentation le croissant gris s'estompe.

Donc au point du croissant gris, le feuillet de blastomères s'invagine légèrement, invagination prenant la forme d'un sillon horizontal à la surface de l'œuf: c'est la **lèvre dorsale du blastopore (LDB)**. Au fur et à mesure des mouvements suivants, des lèvres latérales (2) et ventrale (1) se dessineront ; il en résultera la formation d'une ouverture ronde, le **blastopore**.

Alors que s'invagine légèrement le feuillet de blastomères du croissant gris, le feuillet de l'hémisphère animal entreprend un mouvement d'épibolie qui converge vers le blastopore. Quand ces blastomères atteignent la LDB, ils poursuivent leur migration à l'intérieur du blastocœle en glissant sous l'hémisphère animal. Ce faisant, ils repoussent de plus en plus vers l'intérieur les cellules qui formaient initialement la LDB. Ainsi, la LDB est composée de cellules continuellement en changement, car successivement repoussées vers l'intérieur.

Ainsi, les blastomères du plancher du blastocœle qui, à cause de leur taille, étaient incapables de s'invaginer activement, sont maintenant tirés dans le blastocœle par le mouvement d'épibolie des blastomères animaux. Ils sont donc passivement amenés à l'intérieur du blastocœle.

Le front cellulaire d'épibolie progresse sur toute la surface interne du blastocœle et délimite l'**archentéron**, structure tubulaire à l'intérieur du blastocœle. Comme de plus en plus de cellules pénètrent à l'intérieur du blastocœle, augmentant la taille de l'archentéron, le blastocœle devient graduellement réduit et repoussé à l'antipode du blastopore. L'archentéron se trouve ainsi délimité, dorsalement, par la portion du feuillet animal qui a été internalisée (activement) et, ventralement, par les blastomères végétatifs qui ont été internalisés (passivement).

Le mouvement d'épibolie se poursuit au point que l'archentéron devient oblitéré par le front de cellules, qui forme le **bouchon vitellin** bouchant le blastopore. Un mouvement d'épibolie des cellules externes les fait recouvrir le bouchon vitellin. Le blastopore n'a plus que l'aspect d'une fente verticale, le futur

anus, oblitéré pour le moment. Toutes les cellules qui restent en position externe constituent l'**ectoderme**.

Les toutes premières cellules à former la LDB, constituant le front de migration, sont des blastomères végétatifs (initialement situés juste sous l'équateur); amenées à l'intérieur de l'embryon, elles formeront une portion de l'épithélium du tube digestif, donc de l'**endoderme**. Les blastomères suivants, provenant de l'hémisphère animal juste sus l'équateur, sont dits mésoblastiques, précurseurs du **mésoderme** de la tête. Les prochains blastomères à s'internaliser par la LDB, dits chordamésodermiques, sont à l'origine de la **notochoorde**, structure non retrouvée chez les invertébrés. Les blastomères suivants formeront le reste du mésoderme. Les gros blastomères du plancher de l'archentéron complètent l'épithélium de l'archentéron. Donc pendant un certain temps, le toit de l'archentéron est formé d'un feuillet mésodermique.

Un espace intercellulaire sépare le feuillet ectodermique du feuillet mésodermique dans l'hémisphère animal et du feuillet endo-mésodermique dans l'hémisphère végétatif. Les cellules mésodermiques se détachent et migrent, plus ou moins individuellement, latéralement et ventralement dans cet espace. Ce faisant, l'endoderme referme le toit de l'archentéron. Celui-ci devient donc délimité complètement par l'endoderme. À la fin de la gastrulation, l'embryon comprend les 3 feuillets fondamentaux emboîtés.

La gastrulation amphibiennne est donc marquée principalement par des mouvements d'invagination, d'épibolie et de migration. À 18°C elle se produit en 24 heures environ.

Contrairement à l'oursin, chez qui la gastrulation commence au pôle végétatif, la gastrulation amphibiennne commence près de l'équateur de la blastula, où les cellules contiennent moins de vitellus que celles du pôle végétatif, quoiqu'elles en contiennent suffisamment pour ne pouvoir s'invaginer significativement.

La LDB marque véritablement le point de départ de la gastrulation. En effet, si la LDB est transplantée dans une autre région de la blastula, la gastrulation pourrait s'amorcer à cet endroit.

Puisque la LDB occupe dans la blastula l'endroit correspondant au croissant gris de l'œuf fécondé, on a longtemps soupçonné que cette région contenait des facteurs cytoplasmiques capables d'initier la gastrulation. La localisation du blastopore est déterminée par un ou des facteurs dans le cytoplasme interne, plutôt que cortical, de l'œuf. Les réarrangements du cytoplasme occasionnés par l'entrée du spermatozoïde sont responsables de la distribution asymétrique de facteurs

cellulaires. Le facteur initiateur de la gastrulation ne se trouve pas dans les cellules pigmentées du croissant gris mais dans des cellules végétatives profondes. Le facteur en question n'est exprimé qu'à partir d'un certain stade de la segmentation. Les cellules végétatives profondes le contenant induisent les cellules superficielles du croissant gris à initier la gastrulation et à former la face dorsale du corps. Un candidat au titre de facteur initiateur de la gastrulation est l'**activine**: un facteur de croissance peptidique.

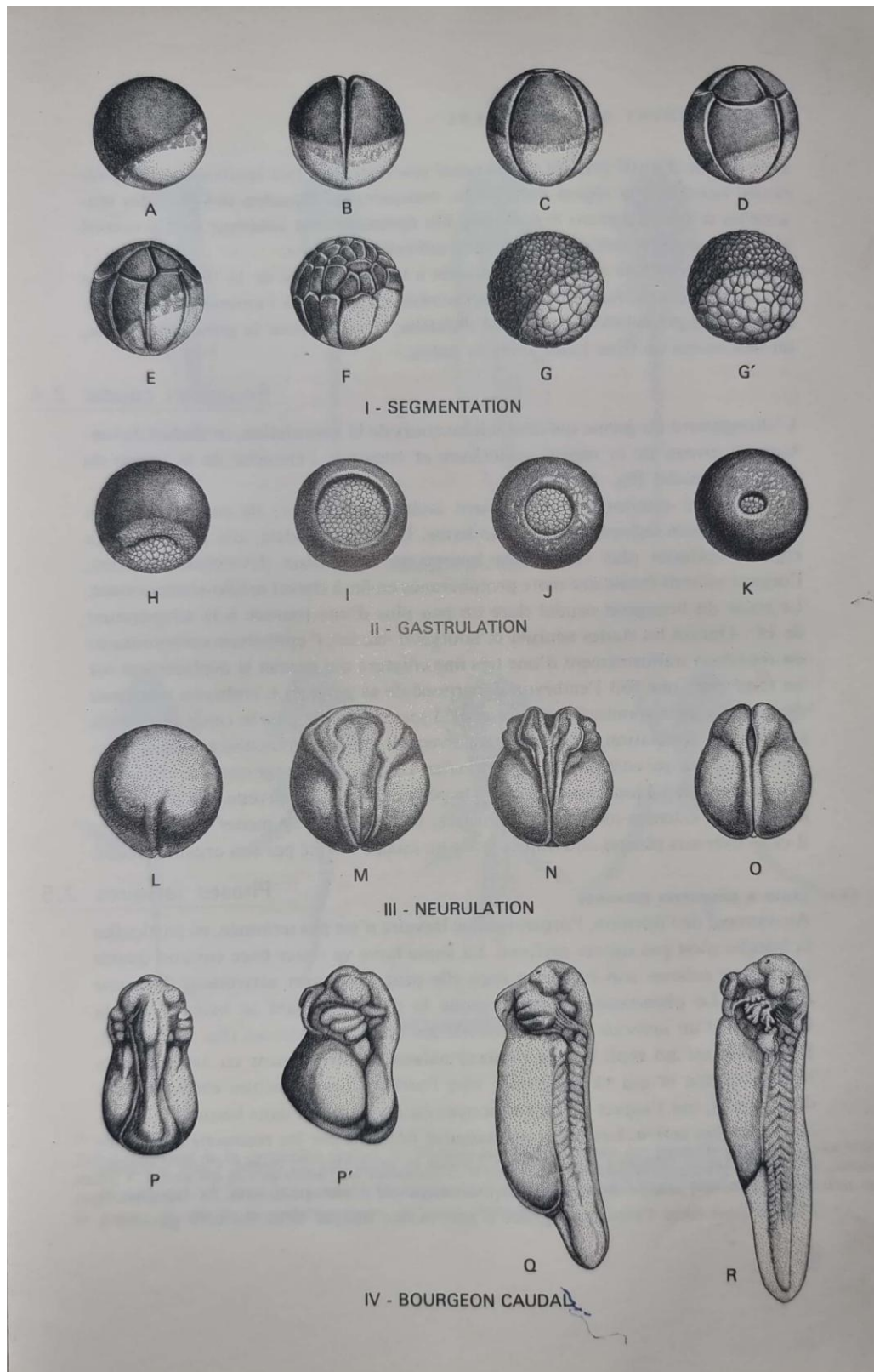


Figure: Développement de la grenouille. **I. Segmentation.** A, œuf insegmenté (vue latérale avec le croissant dépigmenté); B, stade 2 blastomères (le sillon de segmentation correspond au plan de système bilatérale); C, stade 4 blastomères; D, stade 8 blastomères; E, stade 16 blastomères; F, morula (vue latérale); G et G', blastula (vues latérale et dorsale). **II. Gastrulation.** H, lèvre dorsale du blastopore sous le croissant gris; I, lèvre blastoporale en anse de panier; J, bouchon vitellin; K, fin de la gastrulation, le bouchon vitellin est presque complètement invaginé. **III. Neurulation** (vues dorsales). L, plaque neurale; M, N et O, soudure des bourrelets médullaires. **IV. Bourgeon**

caudal. P et P', début du bourgeon caudal (vues dorsale et latérale); Q, bourgeon caudal moyen (vue latérale) ; R, éclosion (vue latérale). (**D'après Witschi**).

- 3) Oiseaux :** œuf télolécithe ; segmentation partielle, n'affectant que le disque germinal et résultant en la formation d'une discoblastula sur une énorme masse de vitellus. Par délamination, des blastomères du disque germinal migrent dans la cavité sous-germinale et forment l'hypoblaste, les cellules de surface formant l'épiblaste. Entre l'épiblaste et l'hypoblaste se retrouve le blastocœle.

Chez le poulet, la gastrulation commence dès les premières heures d'incubation. Le premier indice en est l'apparition d'un épaississement dans la région postérieure de l'aire pellucide, qui progresse antérieurement sur la ligne médiane, s'étendant sur 50 à 75% de l'aire pellucide. Cet épaississement témoigne d'une migration convergente des cellules de l'aire pellucide vers le centre postérieur puis vers l'avant, et constitue la **ligne primitive**, terminée par un renflement antérieur, le **nœud primitif** ou de Hensen. La ligne primitive marque l'axe antérieur-postérieur de l'embryon. Elle constitue la caractéristique structurale majeure de la gastrulation des oiseaux, comme de celle des reptiles et des mammifères (des amniotes).

Comme les cellules de l'aire pellucide convergent pour tracer la ligne primitive, une dépression se creuse dans celle-ci, le **sillon primitif**. Le sillon primitif sert de blastopore au travers lequel les cellules de l'épiblaste migrent dans le blastocœle. Le sillon primitif des oiseaux, reptiles et mammifères est donc analogue au blastopore amphibien. Comme pour ce dernier, le sillon primitif consiste en une population cellulaire continuellement en changement. Au centre du nœud primitif se creuse pareillement une dépression en forme d'entonnoir et au travers laquelle les cellules de l'épiblaste migrent dans le blastocœle. Le nœud primitif est analogue à la LDB des amphibiens.

Les premiers blastomères de l'épiblaste à migrer dans le blastocœle empruntent le sillon primitif, migrent antérieurement, déplaçant les cellules hypoblastiques de la région antérieure de l'embryon, et formeront une portion du tube digestif, endodermique. Une partie de l'**endoderme** est maintenant amenée à l'intérieur de l'embryon.

Les prochains blastomères à pénétrer dans le blastocœle le font par le nœud primitif et migrent antérieurement, en demeurant entre l'endoderme et l'épiblaste ; ils formeront le **mésoderme** de la tête et le chordamésoderme, lui aussi maintenant internalisé. La migration antérieure de toutes ces cellules a soulevé la région antérieure de l'épiblaste et résulte en la formation du **bourgeon de la tête**. Le blastodisque s'allonge.

Les dernières cellules migrant au travers du sillon primitif se séparent en deux courants une fois dans le blastocœle. Un courant migre profondément et déplace l'hypoblaste latéralement et postérieurement. Les cellules de ce courant de migration donneront naissance au reste des structures endodermiques embryonnaires et extra-embryonnaires. Les cellules de l'autre courant s'étendent en un feuillet lâche, entre l'endoderme et l'épiblaste et sont à l'origine du reste du mésoderme embryonnaire et extra-embryonnaire.

À 22 heures d'incubation, la majorité des cellules endodermiques présomptives se trouvent à l'intérieur de l'embryon, et des cellules mésodermiques présomptives continuent de migrer pour une période de temps prolongée.

Une **seconde phase de la gastrulation** s'entame : le sillon primitif régresse petit à petit caudalement, le nœud primitif occupant donc une position de plus en plus postérieure. C'est ainsi que se forme la notochorde, selon un gradient antéro-postérieur, par les dernières cellules mésodermiques à être mises en place. Finalement, en position complètement postérieure, le nœud primitif forme la région anale présomptive, de la façon deutérostome. Ce qui reste de l'épiblaste après ces migrations cellulaires, les cellules de surface, constitue l'**ectoderme**.

Contrairement à cet observé chez les amphibiens, chez qui des feuillets cellulaires migrent dans le blastocœle, chez les oiseaux ce sont des cellules individuelles qui migrent. À l'intérieur du blastocœle, plutôt que de créer un feuillet dense, elles forment un tissu lâche, particulièrement le mésoderme. Les cellules migrantes se déplacent par la formation de pseudopodes sur un substrat de polysaccharides, notamment l'acide hyaluronique, fabriqué par les cellules épiblastiques dès le début de la gastrulation. Si l'enzyme hyaluronidase est injectée dans le blastocœle, les cellules s'agrègent et ne migrent pas ou peu. L'acide hyaluronique est donc requis pour garder les cellules migrantes séparées les unes des autres.

Chez les oiseaux, le feuillet endodermique ne compose pas de structure tubulaire, comme l'archentéron de l'oursin ou de la grenouille, mais un feuillet plat. Il ne se forme donc pas de véritable archentéron dans la gastrula des oiseaux. Les trois feuillets ne sont pas emboîtés mais superposés.

Une conséquence de la gastrulation en deux étapes des amniotes est l'émergence d'un **gradient antéro-postérieur de développement**. Tandis que la portion postérieure de l'embryon est encore en gastrulation, la portion antérieure amorçe l'étape subséquente de développement, l'organogenèse. La région antérieure

de l'embryon sera longtemps plus avancée dans son développement que la région postérieure.

Pendant que se poursuit la gastrulation, des cellules ectodermiques, reliées par des jonctions serrées, entament un mouvement d'épibolie qui les fera entourer le vitellus. Leur surface externe adhère à l'enveloppe de fertilisation et les cellules s'étendent contre elle. Ceci prend 4 jours à s'accomplir et requiert la formation de nouvelles cellules, par mitoses. Finalement, l'endoderme remplace l'hypoblaste autour du vitellus, l'ectoderme entoure incomplètement le vitellus, et le mésoderme extra-embryonnaire se place entre les deux. Le vitellus ainsi entouré des trois feuillets prend le nom de **sac vitellin**. Les trois feuillets extra-embryonnaires du sac vitellin sont continus avec les trois feuillets embryonnaires.

Chez les oiseaux, c'est l'hypoblaste de la blastula qui induit la formation de la ligne primitive ; l'enlever retarde tout développement subséquent, tant que l'épiblaste n'a pas généré, par délamination, une autre couche hypoblastique. L'hypoblaste dirige la formation et la direction de la ligne primitive.

4) Mammifères : œuf alécithe ; segmentation holoblastique rotationnelle.

Bien que les mouvements morphogénétiques de la gastrulation des reptiles et oiseaux aient évolué en adaptation à des œufs riches en vitellus, ils ont été retenus chez les mammifères.

L'épiblaste embryonnaire de la blastula mammalienne est similaire à l'épiblaste aviaire. À son bout postérieur un épaississement produira la ligne primitive et le nœud primitif, qui se creuseront en sillon primitif et gouttière primitive au travers lesquels migreront les précurseurs endodermiques et mésodermiques. Ce processus est semblable à celui retrouvé chez les oiseaux.

Axes et polarité :

Revenons brièvement à ces notions, nous limitant aux Vertébrés. On réalise que le premier axe à se manifester est l'axe **dorso-ventral**. Cet axe se trouve à définir quelle est la face dorsale de l'embryon et quelle est sa face ventrale. Une ligne coupant cet axe sépare l'embryon en 2 moitiés, gauche-droite, et établit la **symétrie bilatérale**. Toutefois, quand on examine le développement rétrospectivement, on réalise que l'axe dorso-ventral, la symétrie bilatérale, était mis en évidence plus tôt ; il a été déterminé plus tôt qu'il n'apparaît. En effet, le point d'entrée du spermatozoïde a amené un réaménagement cytoplasmique important. Ce point correspond au pôle ventral de l'embryon et celui diamétralement opposé au pôle dorsal. Cependant, le spermatozoïde agissait sur un cytoplasme déjà polarisé, qui imposait des contraintes à son entrée, et la polarité de l'œuf est ultimement à l'origine de cet axe. **Le pôle**

animal sera la face dorsale de l'embryon et le pôle végétatif la face ventrale.

Nous avons vu que dans les œufs non vitellins d'autres indices dévoilent une polarité intrinsèque. Les bases moléculaires et génétiques de cette polarité font actuellement l'objet de nombreuses investigations.

En considérant le développement rétrospectivement, l'axe **antéro-postérieur** se manifeste dès le début de la gastrulation. Le point de départ de la gastrulation : blastopore ou nœud primitif, correspond à l'emplacement du futur anus (le pôle postérieur); l'autre bout de l'embryon est inévitablement la future tête. Ici aussi la polarité a été déterminée plus tôt qu'elle n'apparaît. On le sait particulièrement des amphibiens chez qui la localisation du croissant gris, apparaissant à la fécondation, signale le point de départ de la gastrulation. Les bases moléculaires et génétiques de cette polarité font également l'objet de recherches intensives. Elle implique probablement un gradient de molécules cytoplasmiques dans l'œuf, avant ou après la fécondation.

Il faut réaliser que les deux polarités sont dissociables. L'existence d'un axe, que ce soit le dorso-ventral ou l'antéro-postérieur, n'amène pas celle de l'autre.

Une autre forme de polarité ou d'axe existe ; il s'agit de la **latéralisation**. L'axe dorso-ventral, ou la symétrie bilatérale, a amené la création de 2 moitiés dont on ne sait toutefois pas encore laquelle est la gauche et laquelle la droite tant que l'axe antéro-postérieur n'est pas établi. Ceci accompli, les moitiés gauche et droite sont en principe identiques, sauf qu'une est l'image miroir de l'autre. Cependant, on sait pertinemment, avant même d'étudier l'organogenèse, que tout dans le vertébré n'est pas pair. Qu'est-ce qui détermine que des organes uniques se localisent à gauche ou à droite ? Il semble que la matrice extracellulaire joue un rôle dans cette détermination.

Territoires présumptifs :

Différentes techniques permettent de marquer une cellule ou un groupe de cellules et d'en suivre l'évolution temporelle. Ceci a permis de décrire les mouvements de gastrulation et de tracer le devenir des cellules de la gastrula, établissant ainsi la carte des territoires présumptifs de l'embryon.

Les Métazoaires ont évolué sur plusieurs lignées. La majorité peuvent être groupés dans deux embranchements. Les **deutérostomes** subissent une segmentation radiaire, les blastomères sont à 90° les uns aux autres et possèdent une capacité de régulation (**dernier chapitre**), et à la gastrulation l'anus est formé avant la bouche. Les **protostomes** ont une segmentation spiralée, les blastomères sont à angle

aigu les uns aux autres et possèdent moins de capacité de régulation, et la bouche se forme avant l'anus.

L'ORGANOGENESE

I- Définition

Mouvements morphogénétiques, inductions et régionalisations qui suivent la gastrulation conduisant à :

- La complétion (achèvement) et au raffinement (délicatesse, finesse) du plan d'organisation morphologique de l'individu ;
- La mise en place des ébauches des organes.

II- Mécanismes de l'organogenèse :

1- Mouvements morphogénétiques :

- └ Migrations cellulaires ;
- └ Changements de forme des cellules.

2- Inductions et régionalisations :

- └ Relations de contact permettant des interactions spécifiques ;
- └ Effets de la croissance différentielle et ségrégation des cellules.

III- Origine embryonnaire des organes :

1- Organes aux origines multiples :

- └ Exemple : Glande surrénale
 - Constituant neuroblastique d'origine ectodermique ;
 - Constituant mésodermique différencié à partir des lames latérales ;
 - Glande surrénale = deux organes distincts en une structure unique.
- └ Collaboration active entre les feuilletts embryonnaires

2- Organes d'origine unique :

- └ Exemple : Tube nerveux
 - Origine ectodermique avec induction du chordomésoblaste.

IV- Évolution de l'ectoblaste ou ectoderme, exemple de la neurulation

1- Généralités

- Interaction entre le mésoderme dorsal et l'ectoderme : amorce de l'organogenèse ;
- Neuroblaste, Épiblaste et Crête neurale ;
- Phénomène (mécanisme) bien conservé au cours de l'évolution.

2- Processus de la neurulation

- Formation de la plaque neurale ;
- Modelage de la plaque neurale ;
- Formation de la gouttière neurale ;
- Formation du tube neural.

3- Différenciation du tube neural

- Formation des régions du cerveau.

V- Évolution de l'ectoblaste ou ectoderme

1- Les crêtes neurales

└ Généralités :

- « Quatrième feuillet embryonnaire » ;
- Naissance des cellules dans la partie dorsale du tube neural ;
- Capacité de migrations importantes ;
- Forme un nombre impressionnant de types de cellules différenciées ;
- Ensemble de quatre domaines fonctionnels principaux.

2- Crête neurale troncale

- Voies de migration cellulaire ;
- Le potentiel de développement des cellules.

3- Crête neurale céphalique

- Voies de migration cellulaire ;
- Le potentiel de développement des cellules.

VI- Évolution du mésoblaste ou mésoderme-

1- Le mésoderme dorsal (paraxial)

└ Différenciation des somites :

- Myogenèse ;
- Ostéogenèse.

2- La lame latérale du mésoderme

└ Mésoderme intermédiaire ;

└ Mésoderme des lames latérales :

- Mésoderme somatique (ou pariétal) dorsal ;

- Mésoderme splanchnique (ou viscéral) ventral ;
- Formation des membranes extra – embryonnaires.

VII- Évolution de l'endoblaste ou endoderme :

4 Le pharynx :

└ Tube digestif et annexes

└ Foie, pancréas et vésicule biliaire

LE DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE CHEZ L'HOMME

1- La fécondation

La rencontre entre le spermatozoïde et l'ovocyte, tous deux compétents, est une des étapes essentielles de la reproduction. Elle se déroule généralement au tiers moyen supérieur de la trompe de Fallope. Lors de la fécondation, le spermatozoïde entre en contact avec la zone pellucide entourant l'ovocyte, cette zone pellucide sert de barrière empêchant la polyspermie. La première division a lieu très rapidement (durant les 24 premières heures) et se déroule toujours dans la trompe. L'embryon n'atteint l'utérus que durant le 5ème jour de son développement. Il reste entouré des cellules de la corona radiata jusqu'au stade blastocyste.

2- Les premières divisions cellulaires

Les facteurs maternels précoces jouent un rôle primordial durant le début du développement embryonnaire. L'ovocyte supporte les premières divisions du zygote et fournit le matériel protéique et transcriptionnel nécessaire jusqu'au stade 4-8 cellules. Il apporte la grande majorité du cytoplasme et des composants nucléaires de l'embryon. Les cellules embryonnaires, aussi appelées blastomères, sont flexibles et totipotentes, autrement dit, elles sont capables en se développant et en se multipliant de donner tous les types cellulaires du corps humain. Il est possible au tout début du développement embryonnaire, au stade 4 cellules, de scinder les embryons et chaque blastomère individualisé est capable de donner un blastocyste in vitro.

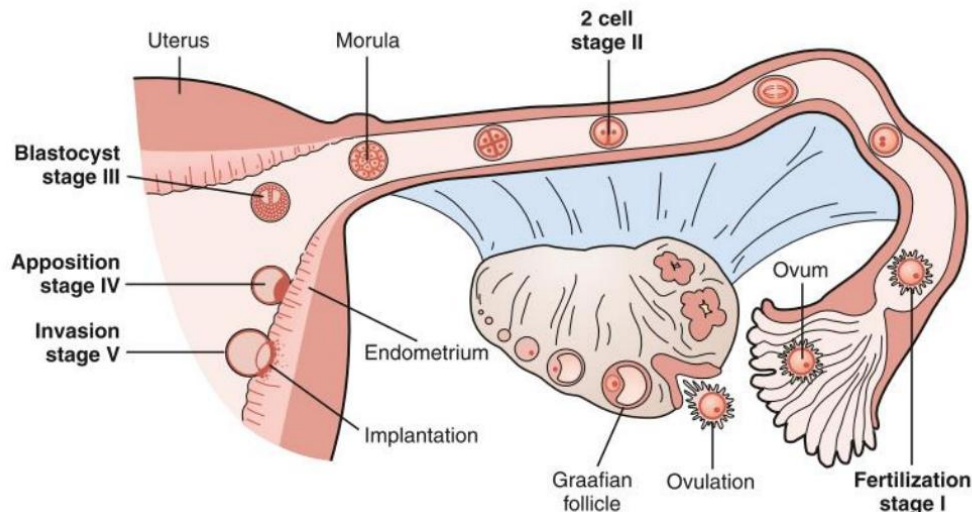


Figure : Les premières divisions embryonnaires. (Fig. extraite du livre de Strauss and Lessy, the ovarian life cycle, 2009).

3- Le blastocyste

Au stade blastocyste, l'embryon sort de la zone pellucide qui l'entoure et ses cellules s'organisent, pour la première fois, en deux types cellulaires différenciés, le premier, appelé **trophoblaste**, qui forme une couche unicellulaire et forme le pourtour du blastocyste, le second type forme la **masse cellulaire interne (embryoblaste)**, cellules qui donnent le futur fœtus. Le trophoblaste est à l'origine du chorion qui forme le placenta et la séparation entre l'embryon et les cellules maternelles. Les cellules maternelles sont uniquement en contact avec le chorion.

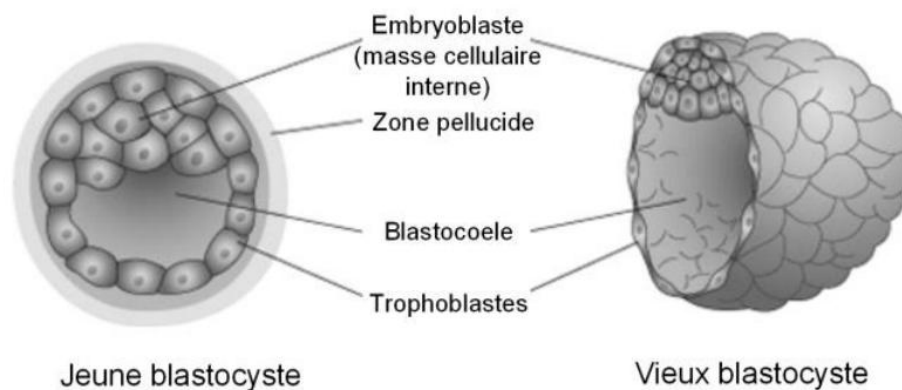


Figure: le blastocyste est composé d'une masse cellulaire interne et d'une couche de cellules trophoblastiques extérieure. Figure extraite du livre de Moore & Persaud : The Developing Human 7ème édition.

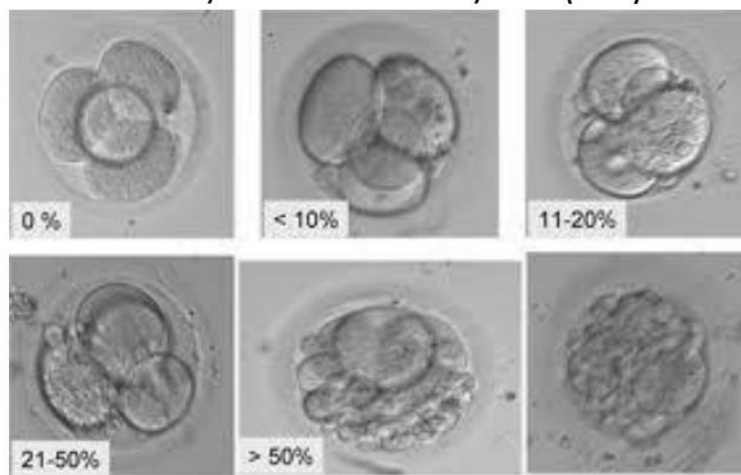


Figure: fragmentation des membranes cellulaires des embryons.

4- La sélection embryonnaire en fécondation in vitro (FIV)

En fécondation in vitro, les biologistes (aussi appelés embryologistes) observent les embryons durant leur développement ainsi que juste avant le transfert in utero pour déterminer quels embryons ont le plus de chance de s'implanter et de mener à la naissance d'un enfant. La sélection se fait donc généralement sur la base d'une observation morphologique de la cohorte des embryons au jour 2 ou 3. Actuellement, dans certains cas, les embryons restent in vitro pour leur développement jusqu'au stade blastocyste (jour 5) afin d'améliorer la sélection des embryons à transférer.

Les embryons sont évalués, en vue de leur transfert, au microscope selon 5 critères au troisième jour de leur développement :

- **Le nombre de blastomères** : Le nombre de cellules est généralement considéré comme l'indicateur le plus important pour la viabilité de l'embryon. Ce nombre a également été mis en lien avec le potentiel de développement des embryons en blastocystes.
- **La fragmentation des membranes cellulaires** : un fragment est défini comme une structure cytoplasmique extracellulaire anucléée liée à la membrane.
- **La régularité de la taille des différentes cellules** (aussi appelée symétrie) : les cellules peuvent être asynchrones lorsqu'il y a des anomalies lors des divisions cellulaires ou si les organites sont mal distribués entre deux cellules sœurs. Les embryons avec une asymétrie importante ont un taux d'implantation moins important.
- **L'apparence du cytoplasme**: la granulation du cytoplasme, la présence ou non de vacuoles.
- **La multinucléation des blastomères** : la présence de plus d'un noyau par blastomère est considérée comme anormale. Des études ont montré une association entre la multinucléation et une diminution du taux d'implantation/taux de grossesse. Cette association a été liée à une augmentation du nombre d'aberrations chromosomiques.

5- Implantation embryonnaire et dialogue materno-fœtal

L'être humain présente une grande proportion de fausses couches ou d'avortements spontanés (taux d'échecs de 17%) ainsi que de grossesses biochimiques (taux d'échecs de 25%). Par comparaison, les primates simiens ne présentent que 8% d'échecs de grossesse. Il a été montré que la plupart des grossesses biochimiques et les fausses couches spontanées, approximativement deux tiers, sont dues à une implantation incomplète de l'embryon.

Le succès de l'implantation embryonnaire n'est pas uniquement une préparation hormonale adéquate de l'endomètre mais nécessite une interaction étroite, synchronisée et réciproque entre les différentes cellules de l'endomètre et l'embryon. C'est ce qui est appelé dialogue materno-fœtal durant la phase d'implantation. Ce dialogue s'établit grâce à de nombreuses cytokines, facteurs de croissance, chimiokines, récepteurs et molécules d'adhésion produits et sécrétés par l'endomètre et par l'embryon.

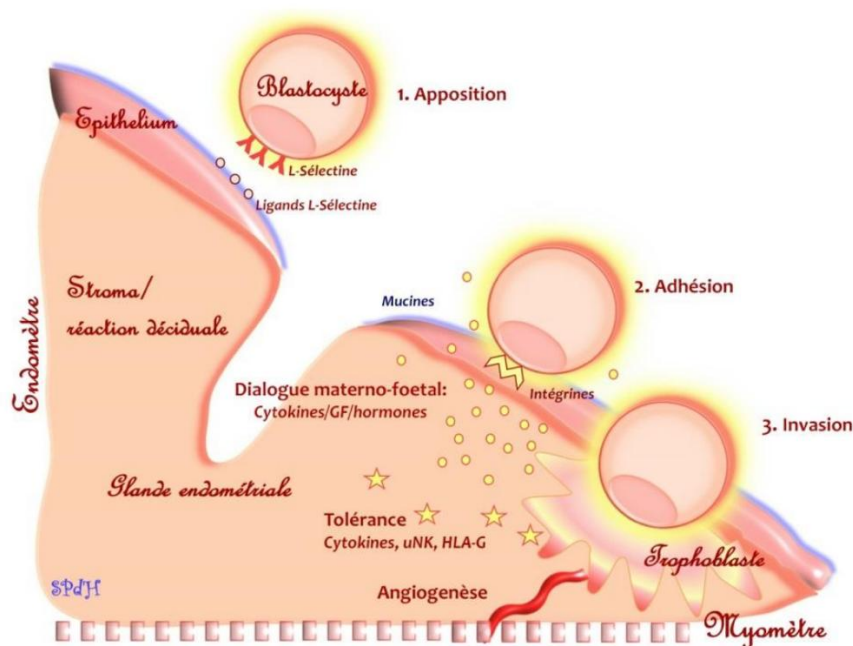


Figure : les étapes de l'implantation : apposition, adhésion et invasion.

Les différentes étapes de l'implantation sont : apposition-adhésion-invasion

L'éclosion embryonnaire permet un contact direct avec les cellules épithéliales de l'endomètre. Ce contact, appelé **phase d'apposition**, se fait d'une manière orientée, c'est-à-dire que la masse cellulaire interne du blastocyste est la plus proche possible de la muqueuse utérine. Durant cette phase, de véritables contacts dynamiques ont lieu entre le blastocyste et l'endomètre via des molécules d'adhésion et des récepteurs. Par exemple, l'IL-1 sécrété par le blastocyste augmente l'expression d'intégrines à la surface de l'endomètre lui permettant d'interagir avec l'embryon. Après la phase d'apposition vient la **phase d'adhésion**, durant laquelle l'embryon et l'endomètre ont des contacts plus précis via des molécules d'adhésion (et principalement des intégrines). Le trophoblaste se sépare en deux types cellulaires distincts : le **syncytiotrophoblaste** et le **cytotrophoblaste**. Le **syncytiotrophoblaste** forme la couche extérieure des futures annexes embryonnaires qui est en contact avec les cellules épithéliales

de l'endomètre et la lumière de la cavité utérine. Il provient de la fusion de cellules du cytotrophoblaste mononuclées. Le **cytotrophoblaste** forme une couche interne qui est en contact avec la masse cellulaire interne et le blastocœle. Le syncytiotrophoblaste sécrète des enzymes lytiques et des facteurs déclenchant l'apoptose des cellules épithéliales de l'endomètre pour permettre **l'invasion** de l'embryon au sein de l'endomètre. **L'invasion** du blastocyste dans l'endomètre commence par la liaison des cellules du syncytiotrophoblaste aux constituants de la membrane basale et de la matrice extracellulaire de l'endomètre via les intégrines. Le trophoblaste envahit ensuite le stroma conjonctif sous-épithélial suite à une décomposition des composants de la membrane basale et de la matrice extracellulaire, décomposition liée à l'activation de métalloprotéases. L'endomètre joue donc un rôle important par l'expression de protéines d'ancrage et par sa modification en décidue lors de l'implantation. La placentation débute après l'enfouissement total de l'embryon au sein de l'endomètre et le placenta se forme suite à l'apparition de villosités dans le trophoblaste.

L'implantation humaine est unique pour plusieurs raisons. La première est que les transformations de l'endomètre menant à une réceptivité maximale sont indépendantes de l'embryon, contrairement à la plupart des modèles animaux (rongeurs inclus). La seconde caractéristique de l'implantation humaine est la profondeur de l'invasion trophoblastique. Le type de placentation est défini en fonction du degré de pénétration du trophoblaste dans le stroma. Dans l'espèce humaine, la placentation est de type **hémochoriale**. Elle est caractérisée par un degré maximal de pénétration avec une érosion de l'épithélium vasculaire. Les cellules trophoblastiques pénètrent dans les artères spiralées utérines et sont en contact direct avec les hématies maternelles.

Après deux ou trois jours de **liberté dans l'utérus** et sept jours après la fécondation, l'œuf ou blastocyste, formé alors de 150 cellules, va en fin faire son nid dans le muscle et la muqueuse de l'utérus que l'on appelle l'endomètre. C'est la **nidation**. Ce phénomène se produit autour du 21ème jour du cycle menstruel dans l'endomètre épaissi et gorgé de sang sous l'influence des hormones (progestérone et œstrogènes).

6- Développement du disque didermique

L'embryoblaste se divise ensuite en épiblaste et en hypoblaste qui constituent les 2 couches du disque didermique :

Épiblaste : il est situé plus profondément dans l'endomètre. Il prolifère, se cavite et, grâce à l'accumulation de liquide, forme la cavité amniotique.

Hypoblaste : il est situé moins profondément dans l'endomètre que l'épiblaste. Il est à l'origine de la cavité vitelline.

7- Formation de la ligne primitive

La ligne primitive se forme au milieu de la face épiblastique du disque didermique. Elle détermine en quelque sorte les axes crânial/caudal, ventral/dorsal ainsi que gauche/droit de l'embryon. Il est à noter que la ligne primitive ne fait pas toute la longueur du disque : elle en occupe seulement la moitié caudale et au cours de la gastrulation, elle régresse progressivement en direction caudale.

8- La gastrulation

La gastrulation, c'est la mise en place des 3 feuillets embryonnaires définitifs (elle sert donc à transformer le disque didermique en disque tridermique). De plus, elle permet de former les précurseurs tissulaires à l'origine des différents organes.

Au cours de la gastrulation, il se produit 2 phénomènes importants. Premièrement, quelques cellules épiblastique migrent (grâce à des pseudopodes) par la ligne primitive et vont remplacer l'hypoblaste afin de former l'endoblaste (ou endoderme). Celui-ci est à l'origine du revêtement épithélial de l'intestin et des glandes. Par la suite, d'autres cellules de l'épiblaste migrent au travers de la ligne primitive pour former le mésoblaste situé entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Le mésoblaste (ou mésoderme) constitue donc le 3^e feuillet du disque tridermique. Le mésoblaste se « sépare » par la suite en 3 sections :

- Mésoblaste para-axial
- Mésoblaste intermédiaire
- Mésoblaste latéral qui se sépare, dans le plan horizontal, pour donner : **a-** Mésoblaste somatique (Feuillet pariétal du péritoine) Celui-ci est accolé à la paroi abdominale. L'ensemble de ces 2 parois accolées se nomme somatopleure (corps = soma en grec). **b-** Mésoblaste splanchnique (Feuillet viscéral du péritoine) : Celui-ci est accolé à la paroi du tube digestif. L'ensemble de ces 2 parois accolées se nomme splanchnopleure. Le coelome interne (cavité corporelle à l'origine des cavités péricardique, pleurale et péritonéale) est l'espace compris entre les mésoblastes splanchnique et somatique.

Finalement, une fois que l'endoblaste et que le mésoblaste sont formés, l'épiblaste change de nom et devient l'ectoblaste.

Si on résume, le disque didermique à la 2^e semaine devient tridermique à la 3^e semaine et les 3 feuillets dérivent de l'épiblaste.

9- Formation des membranes bucco-pharyngienne et cloacale

À chaque extrémité du disque, il se forme 2 dépressions ectodermiques qui sont situées dans le même axe que la ligne primitive. La première, la membrane bucco-pharyngienne, est à l'origine de la cavité orale. À noter que l'aire cardiaque et le septum transverse se situent en position céphalique par rapport à la membrane bucco-pharyngienne et c'est grâce aux plicatures que le tout prend un emplacement normal.

La seconde, la membrane cloacale (du latin cloaca qui signifie égout), donnera naissance à l'anus et aux ouvertures du tractus uro-génital.

Ces 2 membranes ne contiennent pas de mésoderme, car l'ectoblaste et l'endoblaste sont très attachés l'un à l'autre à ce niveau.

Il est à noter que lors de la 3^e semaine, il y a également début de la formation du tube neural.

10- Semaine 4 : les plicatures et formation du tube digestif primitif entre autres...

Les plicatures

Après la formation du disque tridermique, l'embryon est plat et de forme ovale. Cependant, à la 4^e semaine, l'embryon subira des plicatures qui changeront sa forme. Ses plicatures résultent du fait que les différentes parties de l'embryon ne grossissent pas à la même vitesse.

Le disque tridermique et la cavité amniotique grandissent rapidement contrairement au sac vitellin. Étant donné que la surface ventrale (l'endoblaste) du disque est attachée au sac vitellin qui grossit peu, cela force le disque à se courber autour du sac vitellin. Puisque l'axe longitudinal du disque est plus long que l'axe transverse, les extrémités céphalique et caudale du disque se courbent plus que les bords latéraux. Lors de la plicature céphalique, un prolongement du mésoderme (le septum transverse qui est en fait le futur diaphragme) initialement placé en position antérieure par rapport à la membrane bucco-pharyngienne, subit une rotation en direction ventrale pour se placer à la hauteur du diaphragme.

Les bords latéraux (gauche/ droit), lors de la plicature, vont aller se fusionner en antérieur pour former la paroi abdominale antérieure. Ce processus est presque complet. En effet, il subsiste une communication entre l'intestin primitif et le sac vitellin au niveau de l'ombilic (intestin moyen). Donc si vous suivez bien, l'embryon est maintenant de forme cylindrique et il est constitué de 3 cercles concentriques. Si nous les nommons d'externe en interne on retrouve :

- La somatopleure.
- Le coelome, divisé en cavités abdominale et thoracique par le septum transverse.
- La splanchnopleure.

11- Semaine 5 : Organogenèse

Ex : Organogenèse du système digestif

L'organogenèse du système digestif débute lors de la 4^e semaine et se termine au cours de la 12^e semaine. Il est intéressant de souligner que lors de la 6^e semaine, l'endoderme prolifère et remplit complètement le tube digestif primitif. Ce n'est que lors de la 9^e semaine que l'endoderme subit l'apoptose nécessaire à la recanalisation du tube digestif. L'intestin est divisé en 3 régions déterminées par les territoires de vascularisation : l'antérieur (foregut), le moyen (midgut), et le postérieur (hindgut).

Le tube digestif est rattaché à la paroi abdominale postérieure par le mésentère dorsal (c'est en fait le point de réflexion entre la somatopleure et la splanchnopleure). Dans la région de l'estomac, il est aussi attaché à la paroi abdominale antérieure par le mésentère ventral. Celui-ci provient par contre de la paroi amincie et inférieure du septum transverse qui donnera le diaphragme.

Si l'on décrit le développement embryonnaire de l'œsophage par exemple, qui fait partie de l'intestin antérieur, celui-ci ne subit aucune modification importante au cours de l'organogenèse du système digestif (**Tableau 1**). Il est cependant important de le mentionner

car il est à l'origine de la formation du diverticule laryngo-trachéal. Ce dernier croît à partir de l'intestin antérieur au niveau de l'œsophage. Ce diverticule augmentera de volume et son extrémité donnera naissance aux poumons. Une cloison, qu'on appelle le septum trachéo-œsophagien, sépare les voies digestives et respiratoires. Ceci permet de diviser l'intestin antérieur en une partie antérieure qui donne naissance au larynx, à la trachée, aux bronches et aux poumons et une portion postérieure qui est à l'origine de l'œsophage.

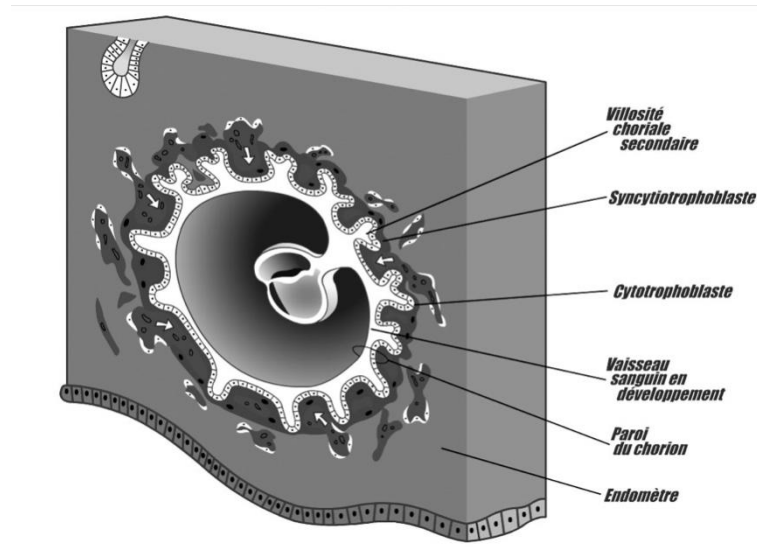


Figure : Blastocyste observé pendant la nidation.

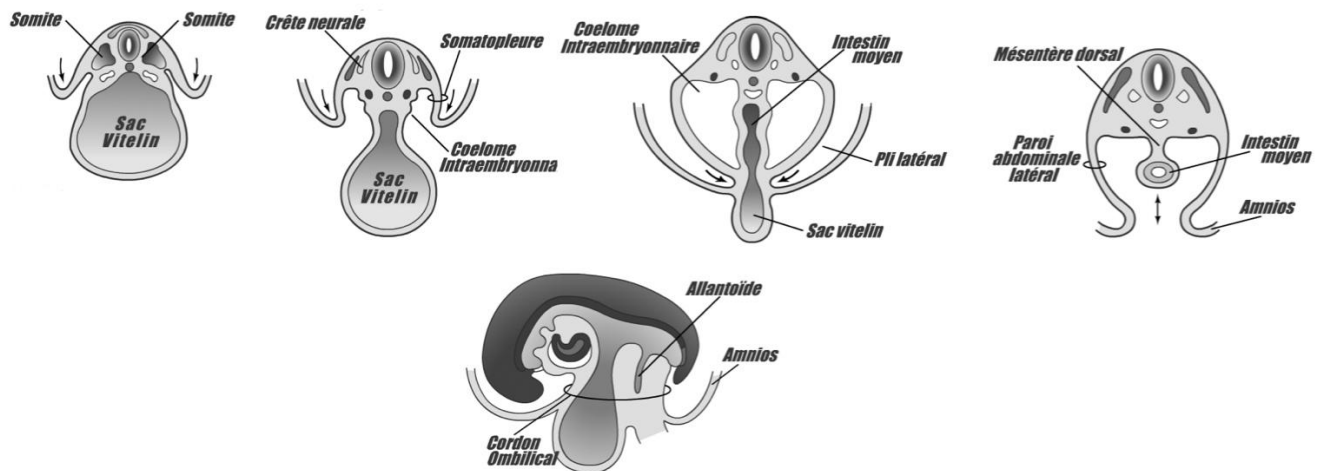


Figure : Évolutions de l'embryon au cours de la 4^{ème} semaine.

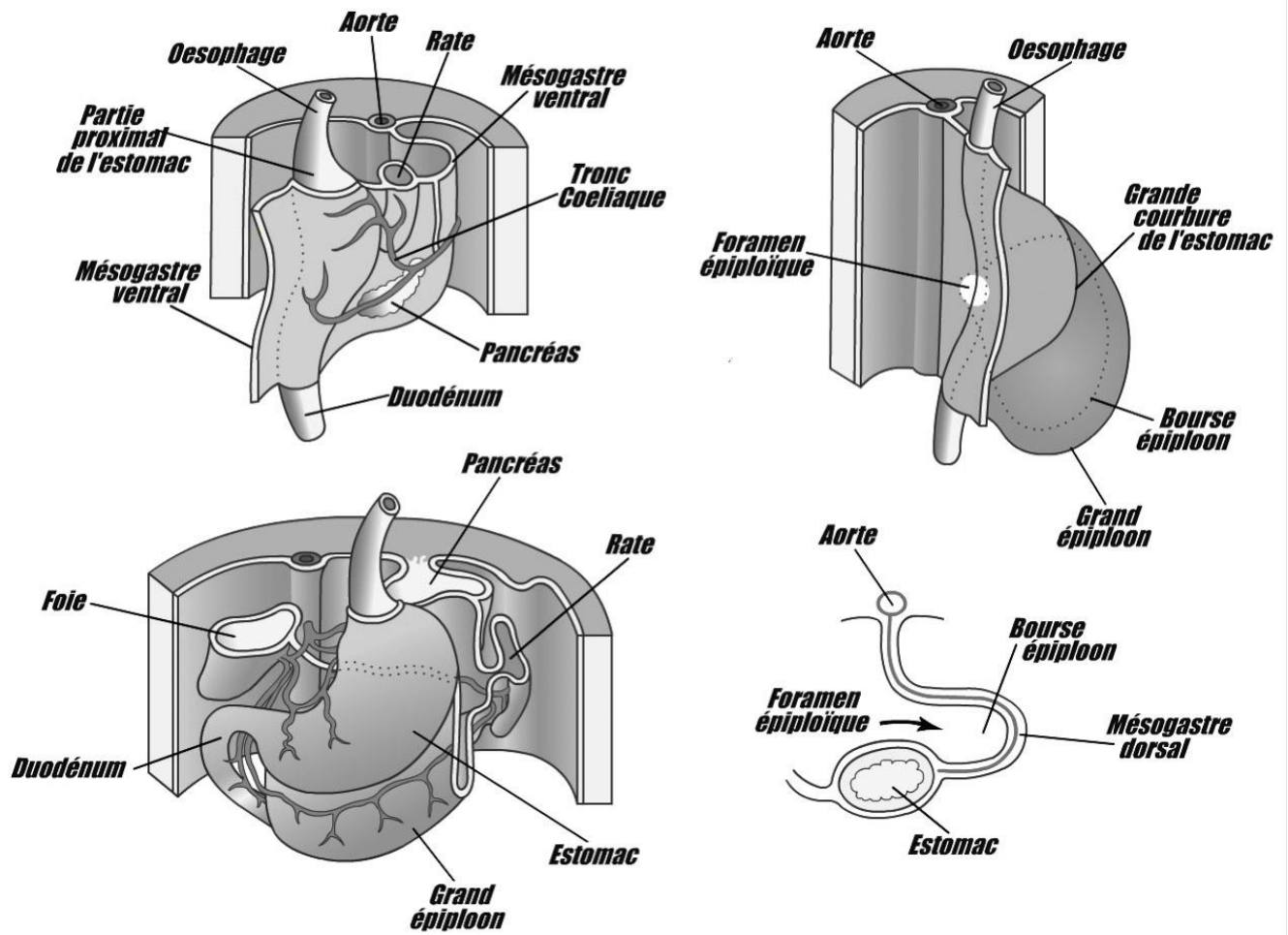


Figure: Ébauches du système digestif (Organogenèse, au-delà de Semaine 5).

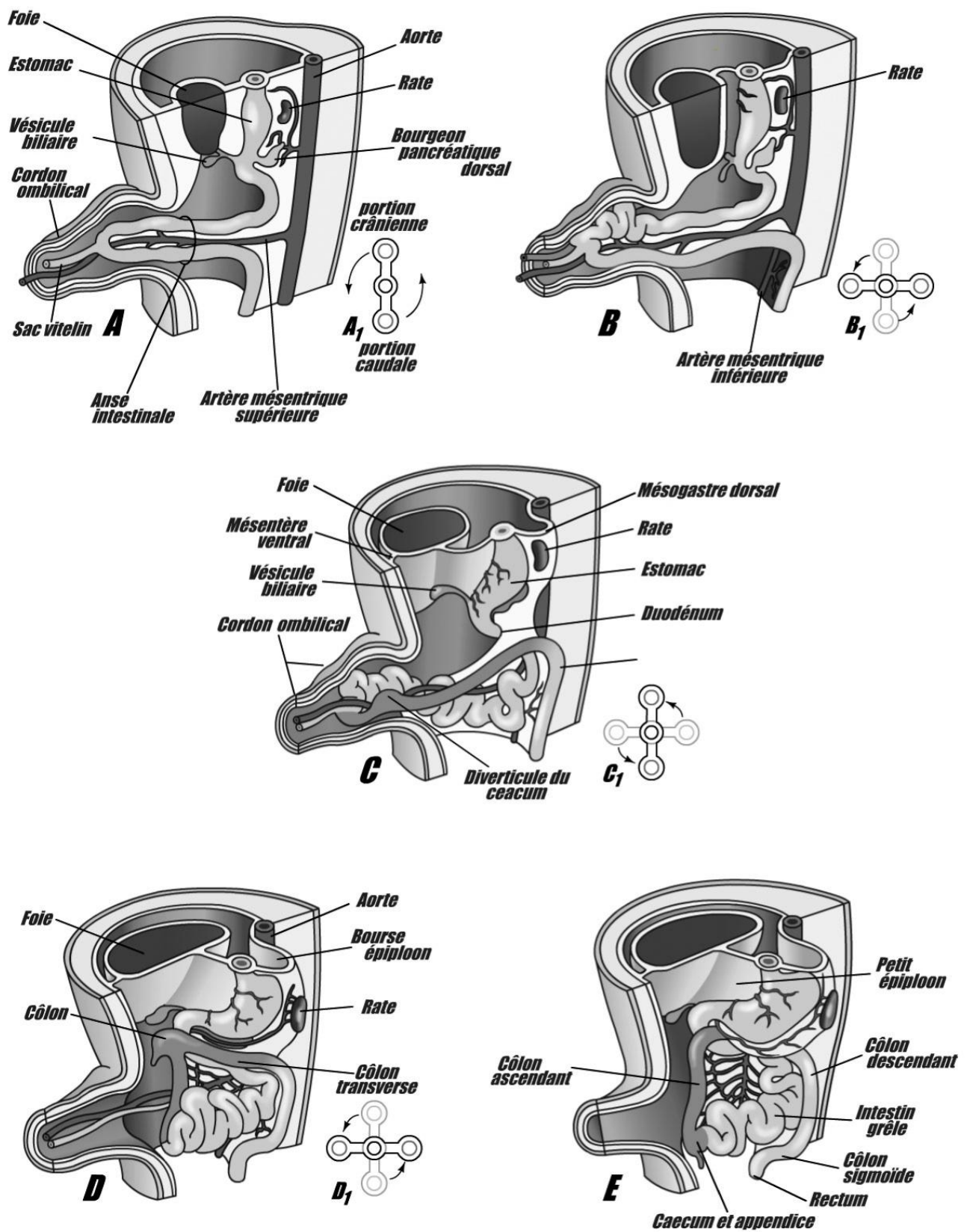


Figure: Ébauches du système digestif, suite (Organogenèse, au-delà de Semaine 5).

Tableau: Les différentes parties du tube digestif.

Parties de l'intestin		Organes	Vascularisation
Antérieur (foregut)	Thoracique (Céphalique)	Pharynx Oesophage	Arcs aortiques et artères vitellines
	Abdominal (Caudal)	Oesophage abdominal Estomac Duodénum (moitié supérieure) Foie Pancréas Voies biliaires	Tronc coeliaque
Moyen (Midgut)		Duodénum (moitié inférieure) Jéjunum Iléon Caecum Appendice Colon ascendant Colon transverse (moitié proximale)	Artère mésentérique supérieure
Postérieur (Hindgut)		Colon transverse (moitié distale) Colon descendant Sigmoïde Rectum Partie supérieure du canal anal	Artère mésentérique inférieure

TRAVAUX DIRIGES D'EMBRYOLOGIE GENERALE

- 1- Définir les termes suivants : ontogénèse, biologie du développement, embryologie, Embryologie expérimentale (causale), amphimixie, œuf totipotent, pôle animal, pôle végétatif, division méroblastique, division holoblastique, mouvements morphogénétiques, morphochorésis, organogénèse, archentéron.
- 2- Donner la chronologie (type de cellule et durée de transformation) de la cellule souche germinale male à la cellule mature et préciser leur nombre de chromosome.
- 3- Quels sont les modes de développement de l'œuf d'une manière général.
- 4- Quelles sont les principales étapes du développement embryonnaire.
- 5- Y'a-t-il de différences entre la segmentation partielle discoïdale et la segmentation partielle superficielle ?
- 6- Faire la différence entre une cœloblastule et une sterroblastule.
- 7- Faire le résumé de l'évolution des feuilletés chez les vertébrés.
- 8- Qu'appelle-t-on carte de territoires présomptifs ?
- 9- Citer les annexes embryonnaires chez les oiseaux et chez les mammifères tout en donnant les rôles de chacune d'entre elles.
- 10- Décrire les différents types de placenta rencontrés chez les mammifères.
- 11- Quels sont les types d'œufs que vous connaissez ?

Citer les différents éléments impliqués dans le processus de la neurulation.

Références bibliographiques

1. De Larsen. (2017). Embryologie humaine, 4ème éd. Churchill Livingstone (Elsevier Health Sciences). Traduit de l'anglais par Alexandre et Milaire. De Boeck Supérieur s.a., Lovain-la-Neuve.
2. Ghanassia, É. & Procureur, V. (1999). Embryologie : Biologie du développement et de la reproduction. Éditions ESTEM, Paris.
3. Anonyme. Embryologie humaine : embryogenèse.
<http://www.embryology.ch/francais/iperiodembry/delimitation01.html>.. Dernier ligne], accès le : 20/04/2019
4. Bautz, A.M. Bautz, A. & Chardard, D (2010). Mini-manuel de biologie animale / cours + QCM + QROC : L1-L2, prépas BCPST, cours + QCM, 2ème éd, Dunod, Paris
5. Marieb, E.N. (2008). Biologie humaine : Principes d'anatomie et de physiologie, 8th ed. Benjamin Cummings, San Francisco. Traduit de l'anglais par René Lachaine, Nouveaux Horizons, Paris.
6. BEAUMONT A. et CASIBI P. (1997), Biologie animale. WOLPIIO' L. (2004) Biologie de développement. Lu grtlld8 principes. Dunod, Paris, pp. 479. us Cordés, anaJomie comparée des Vertibrs. 7cédi tion, Dunod, Paris, pp. 648.
7. BBAUMml'I' A., ÜOUIIDIIY J., VBIIINIBR. I .M. et WBGNBZ M. (1994), ~lopperMnt, Dunod, Paris, pp. 281.
8. COILBNOT A. et SICINOIUn' J. (2000), L'organisme en développement. La constnution tk l'adlllte. Her DI8DII, Paris, pp. 412.
9. DBvæ L. et V .111(0ANSBN P. (1980). AJlas d'embryolo gie tks Vertibrs. Masson, Paris, pp 94.
10. GALLIEN L. (1958), Problèmes et concepts tk l'on bryologie uplrimentale. 4• édition. Gallimard, Paris, pp.586.
11. D.ARIII'ÉRB T. (2002), Introduction d la biologie du développeIMnt. Belin, Paris, pp. 169.
12. DAVID G. et HABom. P. (1971), Embryologie. Fasci cule 1. 3" édition. Masson, Paris, pp. 113.
13. HAUSBN P. et R1JÆSELL M. (1991), The eœly tkvel opment of XenoplLf IÆvis. An atla.f of the hùtology. Springer-Vcrlag, Berlin, pp. 142.
14. PouitQUÆ O. (2002), Biologie du développement. Her IDaDD,Paris,pp. 216.
15. SIGNOKEr J. et Cow!Ncr A. (1991), L'organisme en développemenl. Des gamètes d l'embryon. Hermann Paris,pp. 276.

Société française de Biologie du développement sfbd@stbd.fr Society for developmental biology www.sdbonline.org/

Sites d'accompagnement de Developmental Biology de Gilbert (9•édition) www.devbio.com/
Developmental Biology on line www.uoguelph.ca/zoology/devobio/dbindex.htm