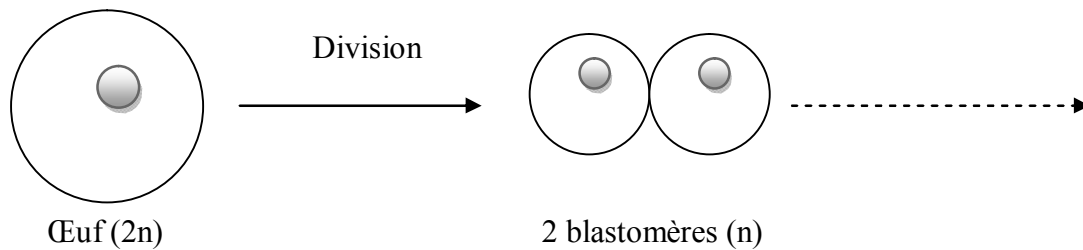


### 3. La phase de la segmentation et son rôle : période pré-morphogénétique

L'embryon qui se segmente est une *blastula*. Elle est le siège d'une activité mitotique intense pour former un organisme multicellulaire sans accroissement de volume par rapport à l'œuf.



Toutes les divisions issues de la segmentation sont effectuées grâce à l'accumulation des ARN maternels et le rapport nucléo-cytoplasmique se rapproche de la normale des cellules des tissus de l'espèce. La blastula possède un certain nombre de blastomères selon l'espèce étudiée, cette quantité de blastomères dépend de la quantité de matière accumulée par l'ovule.

Au sein de la blastula apparaît une cavité de segmentation ou *blastocèle*. Le blastocoele est rempli de liquide, d'eau et de sels.

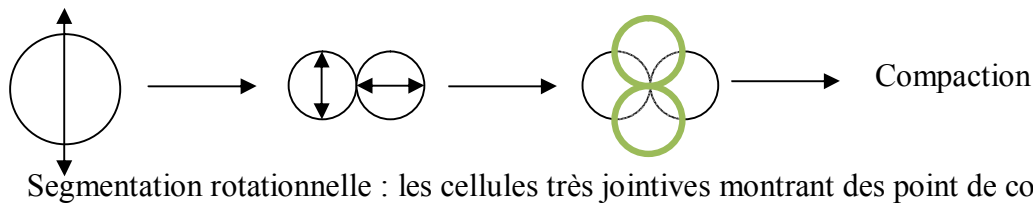
La nature de l'œuf détermine le type de segmentation : le mode de segmentation est fonction de la quantité de réserves, vitellus que l'œuf aura accumulée pendant l'ovogenèse. La segmentation est d'autant plus facile que le cytoplasme est moins encombré.

On distingue les œufs à segmentation totale (alécithes, oligolécithes et hétérolécithes), les œufs à segmentation partielle (téolécithes, centrolécithes).

a) La segmentation totale (ou holoblastique) (figure 24):

Elle peut être égale, les blastomères résultants étant tous de même taille à la fin de la segmentation. Le cas est rare; elle existe pour des œufs alécithes, ex. : le synapte (Echinoderme). La **segmentation est le plus souvent inégale**. Ainsi, on obtient 2 types de blastomères : (i) petit = micromère, (ii) gros = macromère.

Chez les Amphibiens, les blastomères de l'hémisphère végétatif ou macromères sont plus volumineux car plus chargés en vitellus; ceux de l'hémisphère animal sont des micromères. Suivant l'ordre dans lequel se disposent les blastomères fils résultant d'une division cellulaire antérieure, on distingue la segmentation de type *radiaire* et la segmentation de type *spiral*. Chez les mammifères, la segmentation totale est de type *rotationnel* (figure 24). Le premier plan de clivage (segmentation) est méridien, mais au cours du second cycle de division, les plans de segmentation des deux blastomères sont l'un méridien et l'autre équatorial.



Au cours de la *segmentation radiaire* qu'on rencontre chez des Vertébrés et les Echinodermes, des sillons de segmentation méridiens et horizontaux alternent régulièrement lors des premières divisions. Ce type de segmentation entraîne une superposition des blastomères situés exactement les uns au-dessus des autres. La blastula présente une symétrie radiaire par rapport à l'axe de symétrie de l'œuf.

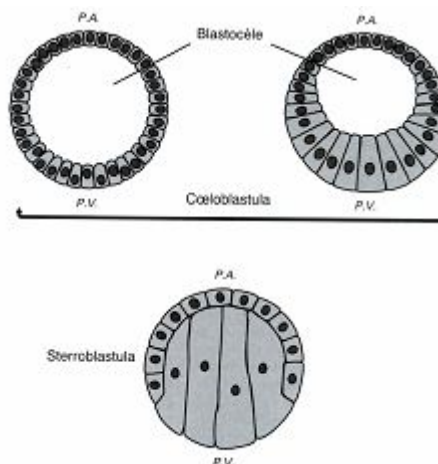
Au cours de la *segmentation spirale*, caractéristique notamment des Vers Annélides et des Mollusques autres que les Céphalopodes. En effet, dès la 3<sup>ème</sup> division, les blastomères de l'hémisphère animal sont décalés latéralement par rapport à ceux de l'hémisphère végétatif et se superposent à la jonction de deux blastomères végétatifs adjacents (Figure 24). Cette disposition résulte de l'orientation oblique des fuseaux mitotiques qui, observés depuis le pôle animal, forment une spirale qui s'enroule dans le sens des aiguilles d'une montre (spirale dextre) ou inverse (spirale senestre). Au cours des divisions ultérieures, la disposition alternée des blastomères se maintient, l'obliquité des fuseaux alternant vers la droite et la gauche.

La blastula issue d'une segmentation holoblastique présente deux types:

- Une coeloblastula : Quand l'œuf est pauvre en vitellus, l'invagination prédomine.

En se divisant, il devient une coeloblastula, sphère ou sphéroïde creux comportant une seule couche de blastomères le plus souvent ciliés, entourant une cavité, dénommée blastocoèle. (œufs alécithes, oligolécithes, hétérolécithes)

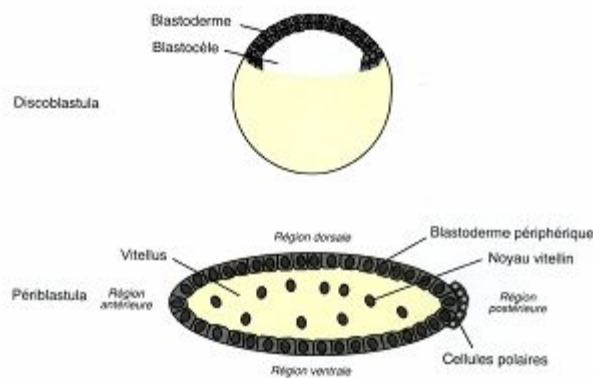
- Sterroblastula : Si l'œuf est riche en vitellus. Le blastocoèle est obstrué par quelques gros blastomères chargés de réserves. La blastula prend l'aspect d'un amas cellulaire compact, appelé stéréoblastula. (le blastocèle est virtuel) (œufs à segmentation spirale : annélides, plathelminthes)



## b) La segmentation partielle (ou méroblastique) (Figure 25)

Chez les œufs très riches en vitellus, la segmentation dans l'hémisphère végétatif est progressivement ralentie. Elle est totalement inhibée dans les œufs télolécithes des Mollusques Céphalopodes, des Poissons osseux et Sélaciens, des Oiseaux et des Reptiles. La segmentation n'intéresse qu'un disque de cytoplasme dépourvu de réserves, contenant le noyau de fécondation et situé au niveau du pôle animal : c'est le disque germinatif désigné sous le terme de *blastoderme*. La segmentation est *discoïdale* et aboutit à une blastula, dite *discoblastula*, constituée d'un feuillet cellulaire séparé du vitellus par le blastocèle.

Dans les œufs centrolécithes comme ceux des Insectes, le noyau de fécondation se trouve au centre de l'œuf au début de la segmentation. Il se divise un certain nombre de fois avant que les noyaux fils migrent, entourés d'une portion du cytoplasme central, vers le cytoplasme périphérique. La masse vitelline centrale reste compacte. C'est une segmentation superficielle dite encore périphérique qui aboutit à une blastula dite *périblastula*. Le blastocèle est virtuel.



### 3.1. Etude comparée de la segmentation chez les invertébrés (oursin) et chez les vertébrés (Amphibien)

#### A) segmentation de l'œuf de l'oursin (Figure 26)

L'oursin est un animal gonochorique (sexe séparé) et la fécondation se fait dans le milieu extérieur. L'œuf est relativement petit ( $\approx 100\mu\text{m}$  de diamètre) de type oligolécithe. La pigmentation corticale se rassemble après la fécondation en une ceinture pigmentée, dans l'hémisphère végétatif. Les deux globules polaires ont été émis avant la fécondation.

La segmentation est holoblastique radiaire et sub-égale. Les deux premiers plans sont méridiens, perpendiculaires et séparent quatre blastomères égaux. Le troisième plan équatorial sépare quatre blastomères animaux et quatre blastomères végétatifs contenant la ceinture pigmentée.

Au stade 16 cellules, les quatre blastomères animaux donnent 8 blastomères organisés suivant un plan radiaire (mésomères), tandis que les blastomères végétatifs se divisent suivant un plan sous-équatorial en 4 cellules contenant le matériel pigmentaire, les *macromères*, et 4

cellules plus petites au pôle végétatif, les *micromères*. Les 8 blastomères animaux se divisent d'abord suivant un plan latitudinal, puis suivant un plan méridien, et forment deux couches de 16 blastomères (an.1, an.2). Les macromères se divisent successivement suivant un plan méridien, puis latitudinal et forment deux couches de 8 blastomères (vég.1, vég. 2). Après 2 cycles de division, les 16 micromères formés restent au pôle végétatif en une seule assise. Les différences de taille s'estompent progressivement. A la fin de la segmentation, la blastula est creusée d'un blastocèle, qui est apparu dès le stade 8. Il s'agit d'une *coeloblastule régulière*. Les cellules embryonnaires s'organisent en une seule couche autour du blastocèle. Elles développent une ciliature avec une touffe apicale, ce qui permet, à l'éclosion, la libération d'une larve sous la forme d'une blastula libre nageuse (Fig. 26H).

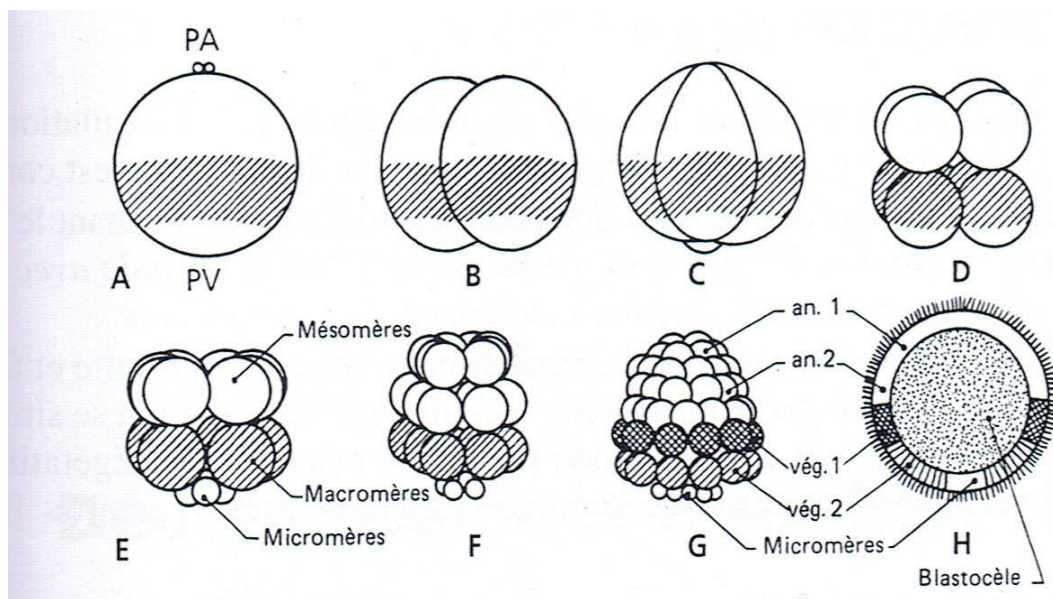


Figure 26. Segmentation totale de l'œuf de l'oursin

A : Œuf fécondé. B, C, D : Premières segmentations (2-4-8 blastomères). E, F, G : Morula (16, 32, 64 blastomères). H : Coupe méridienne d'une blastula.

B) Réactions d'activation et segmentation de l'œuf d'Amphibien (le Xénope) (Figure 27)

Les spermatozoïdes traversent les couches de gangues mucilagineuses qui entourent l'ovocyte. Parmi ceux-ci un seul est fécondant. Le spermatozoïde fécondant déclenche une série de mécanismes cytoplasmiques corticaux qui modifient la membrane plasmique et empêchent la fusion de cette dernière avec d'éventuels spermatozoïdes surnuméraires. C'est le blocage de la polyspermie.

Deux phénomènes structuraux fondamentaux accompagnent la fécondation de l'œuf du Xénope :

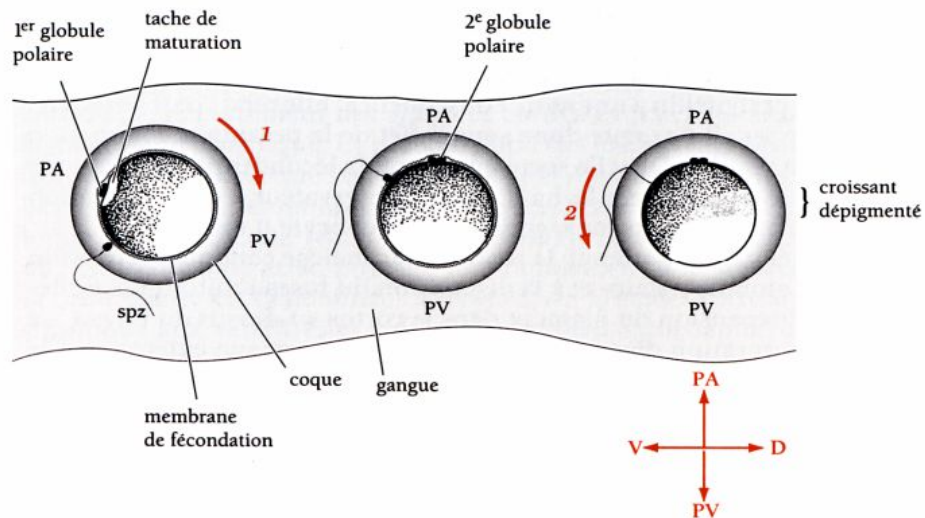
1) Rotation d'équilibration :

- Création de l'espace périvitellin et formation de la membrane de fécondation
- L'œuf se libère de ses enveloppes

- L'œuf bascule pôle végétatif vers le bas, obéissant ainsi à la loi de la gravitation

## 2) Rotation de symétrisation-rotation corticale

- Le cortex bascule vers le point d'entrée du spermatozoïde, il entraîne avec lui le pigment laissant à l'opposé du point d'impact du spermatozoïde une région dépigmentée qui prend la forme d'un croissant. D'où le terme de croissant gris (CG).
- Après cet événement, la future région dorsale de l'embryon apparaîtra du côté le plus clair de l'œuf fécondé. Inversement, à l'opposé, la face sombre (pigmentée) correspondra à la future région ventrale.



Activation de l'œuf fécondé du Xénope : (1) rotation- (2) symétrisation

La segmentation de l'œuf, hétérolécithe, est totale et inégale. La durée de segmentation varie avec les espèces. Le premier plan de clivage est méridien et qui coïncide avec le plan de symétrie bilatérale de l'embryon. Après une seconde division suivant un plan méridien perpendiculaire au premier et une troisième sus-équatoriale, les blastomères commencent à s'écarter sur leur face interne pour délimiter un blastocèle qui occupera surtout l'intérieur de l'hémisphère animal. Les deux plans de division suivant sont méridiens et forment un angle de 45° avec les deux premiers. Les divisions sont d'abord synchrones puis se ralentissent et deviennent asynchrones. Le ralentissement est plus marqué dans l'hémisphère végétatif. La blastula est de type *coeloblastule irrégulière*.

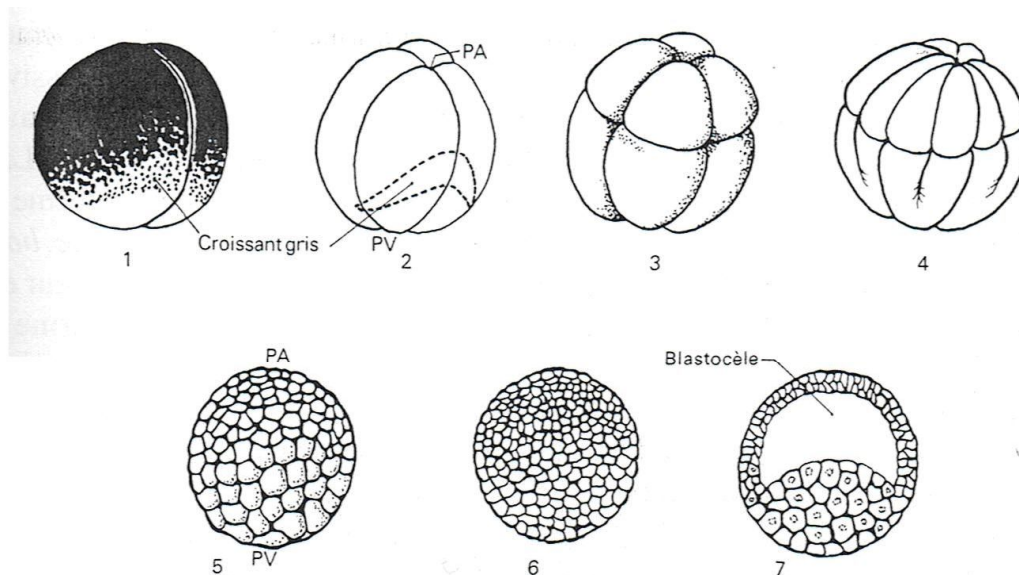


Figure 27: Segmentation de l'œuf d'Amphibien représenté dépourvu de sa gangue.  
1 à 4 : Stades 2 à 16; 5 : Morula; 6-7 : Blastula en vue externe et en coupe méridienne.

#### 4. La phase de gastrulation et son rôle

##### 4.1. Formation des feuilletts embryonnaires et les différents types de gastrulation

Les divisions de segmentation se ralentissent, la croissance est nulle ou insignifiante. Des migrations coordonnées des cellules de certaines aires embryonnaires aboutissent à la mise en place des trois feuilletts fondamentaux des Métazoaires dits *triploblastiques* : un feuillet externe, l'*ectoderme*, un feuillet profond, l'*endoderme* et un feuillet moyen, le *mésoderme*. Dans quelques embranchements primitifs il n'y a pas de mésoderme, mais seulement les deux autres feuilletts ; c'est le cas des Métazoaires *diploblastiques* regroupant les Spongiaires et les Cnidaires.

La gastrulation est caractérisée aussi par l'apparition d'une cavité secondaire digestive, l'*archentéron* ou intestin embryonnaire.

Suivant les modalités des mouvements morphogénétiques, on peut définir plusieurs types de gastrulation :

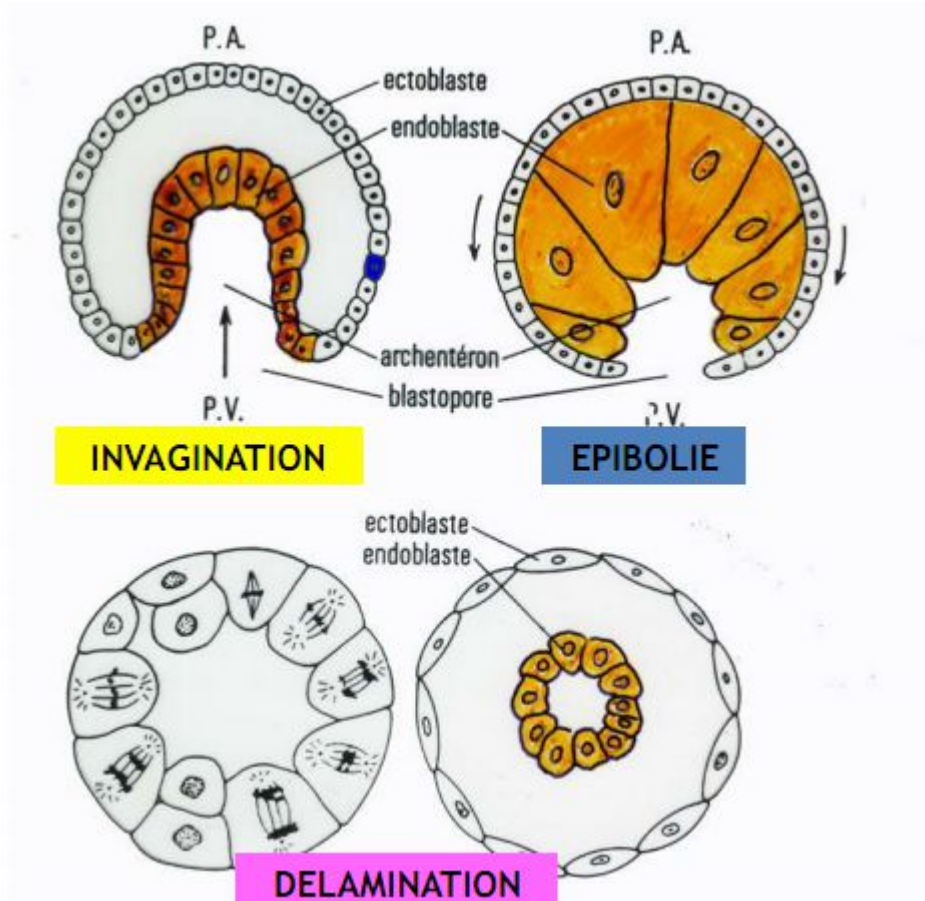
- La gastrulation par invagination (ou embolie) : (ex. : Oursins) (figure 28). Elle concerne des embryons possédant un blastocèle développé et des cellules endodermiques peu chargées en réserves vitellines, donc peu volumineuses. Le feuillet constitué des cellules de l'hémisphère végétatif s'enfonce dans le blastocèle qui se réduit et tend à disparaître. Il délimite une seconde cavité emboîtée dans la première, l'*archentéron* qui s'ouvre à l'extérieur par le *blastopore*. En fin de gastrulation, c'est au niveau du blastopore que se fait la transition entre l'*ectoderme* et les feuilletts invaginés, *endoderme* et *mésoderme*. L'*endoderme* limite l'*archentéron*, les éléments *mésodermiques* qui primitivement bordent également cette cavité

migrent entre l'endoderme et l'ectoderme suivant des modalités qui varient avec les groupes zoologiques.

- **La gastrulation par épibolie.** Lorsque les blastomères végétatifs sont trop volumineux pour s'enfoncer à l'intérieur du blastocèle, ou lorsque le blastocèle est virtuel (ex : Annélides), les cellules de l'hémisphère végétatif deviennent internes de façon passive, par multiplication et intercalation des cellules de l'hémisphère animal formant un feuillet qui les enveloppe progressivement. C'est le phénomène d'*épibolie*. Ce mécanisme peut se combiner au précédent quand la charge vitelline est de moyenne importance. C'est le cas chez les Amphibiens.

- **La gastrulation par immigration.** Elle se rencontre chez les Vertébrés supérieurs. Chez les Oiseaux par exemple, des cellules migrent activement du blastodisque dans le blastocèle; elles y deviennent libres puis s'agencent pour constituer les feuillet internes, hypoblaste puis endoderme d'abord, mésoderme le long de la ligne primitive ensuite.

- **Les gastrulations par délamination et par prolifération polaire.** On les trouve par exemple chez les Coelentérés. La première résulte de l'orientation des plans de divisions cellulaires qui, à un certain moment, s'orientent parallèlement à la surface de la blastula, d'où la formation d'un feuillet cellulaire interne, endoblastique qui entoure un archentéron. La seconde se déroule par multiplication active des blastomères du pôle végétatif à l'intérieur du blastocèle.



**IMMIGRATION**

**PROLIFERATION POLAIRE**

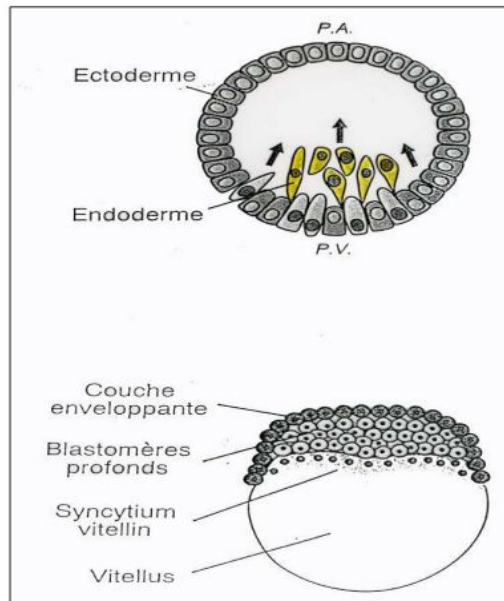
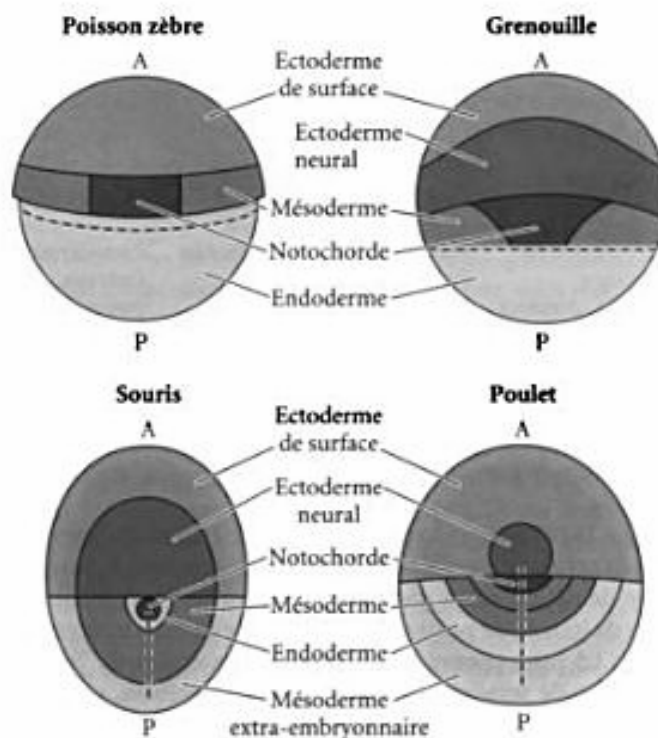


Figure 28. Les différents types de gastrulation

#### 4.2) Notion de carte des territoires présomptifs

La compréhension des événements précoces au cours du développement embryonnaire nécessite l'utilisation d'une *carte des territoires présomptifs* ou *carte des ébauches*. Cet outil essentiel indique quels sont les destins des différentes régions de l'embryon à des stades précoces, ce qui permet de définir les territoires d'expression de gènes transcrits précocement dans l'embryon. Les études de suivi cellulaire par injection de molécules fluorescentes (rhodamine et fluorescéine) ont montré qu'une carte précise ne peut être tracée qu'en fin de blastula. En dépit de l'aspect totalement différent des animaux adultes, leurs cartes des ébauches embryonnaires montrent de nombreuses similitudes (figure en dessous).



Cartes des territoires présomptifs de différentes classes de vertébrés au stade jeune gastrula



#### 4.4) Etude comparée de la gastrulation chez les invertébrés (oursin) et chez les vertébrés (Amphibien)

##### a) Gastrulation de l'œuf de l'oursin *Paracentrotus lividus* (Figure 29)

En l'absence de réserves vitellines notables au pôle végétatif, la gastrulation se fait par *immigration* et *embolie*. La destinée de chaque catégorie de cellules de la morula est connue :

- Dans un premier temps, les cellules dérivées des micromères, formant le *mésenchyme primaire*, migrent isolément dans la cavité du blastocœle. C'est la blastula avec mésenchyme ou *mésoblaste primaire*. Ces cellules sécrètent les spicules calcaires de la larve Plutéus.

- Les territoires de l'endoderme et du mésoderme (macromères végétatifs 2) s'invaginent ensuite dans le blastocèle par embolie et forment l'archentéron qui s'ouvre par le blastopore. La limite d'invagination se situe entre les dérivés de la première et de la seconde rangée de macromères végétatifs. Tout l'hémisphère animal (an.1 et an. 2) et la première rangée de macromères végétatifs (vg. 1) forment l'ectoderme (Figure 26H).

Tandis que la larve s'aplatit suivant la future région ventrale et acquiert une symétrie bilatérale, le fond de l'archentéron prolifère et les cellules qui en résultent, ou, *mésenchyme secondaire*, édifient le *mésoderme coelomique* organisé en vésicules qui suivront une évolution complexe. Lorsque cette séparation est achevée, l'extrémité de l'archentéron rencontre sur la face ventrale une dépression ectodermique où s'ouvrira la bouche, le blastopore devenant l'anus. Il s'agit des Métazoaires *Deutérostomiens*. La mise en place des trois feuilletts, ectoderme, mésoderme et endoderme est alors achevée (Figure 29L).

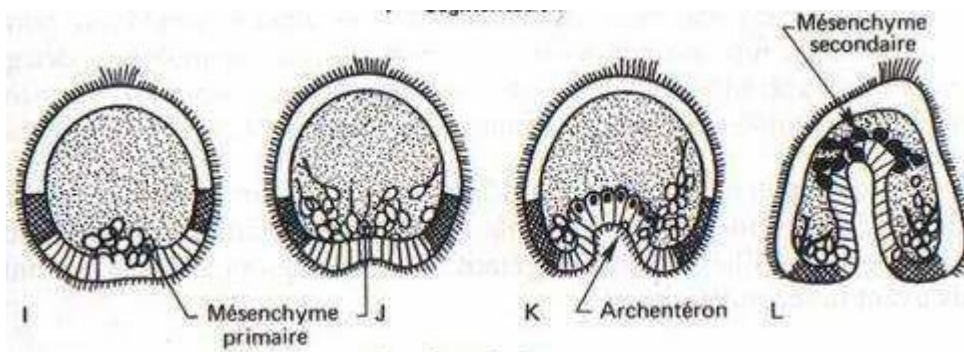


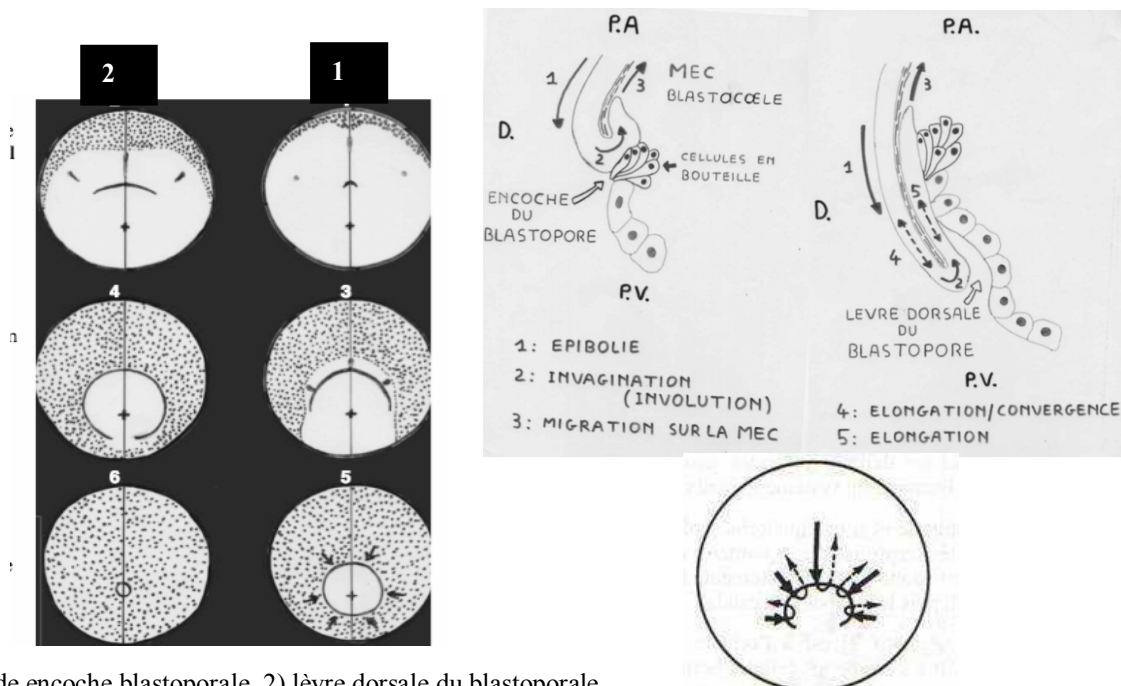
Figure 29. Gastrulation chez l'oursin : I : Immigration des micromères qui forment le *mésenchyme (mésoderme) primaire*. J, K : Invagination de l'endoderme, formation de l'archentéron. L : Prolifération d'un *mésenchyme secondaire* à partir du fond de l'archentéron.

##### b) Gastrulation de l'œuf d'Amphibien, la grenouille (Figure 30)

Dans cet œuf hétérolécithe, la totalité des cellules contenant des inclusions vitellines est concerné par les mouvements morphogénétiques qui sont complexes. La gastrulation dure 7 heures chez le Xénope.

Initialisation de la gastrulation : Au niveau de quelques macromères végétatifs certaines cellules s'allongent et s'invaginent dans l'embryon: ce sont les cellules en bouteille (Fig. 33). Cette invagination se fait dans la région dorso-végétatif de l'embryon. Une petite dépression se met en place, l'*encoche blastoporale*. L'invagination des cellules en bouteille entraîne l'invagination des macromères (embolie), et des micromères au dessus par épibolie, où ils vont s'associer au toit du blastocèle par les fibronectines (protéine) : c'est le moteur de la gastrulation. Au terme de la gastrulation les micromères recouvrent complètement l'embryon et les macromères végétatifs se trouvent à l'intérieur de l'embryon.

Au stade lèvres dorsales du blastopore, les micromères convergent en direction de la fente. Le phénomène est engagé : ils s'invaginent par un mouvement d'involution comme un tapis roulant. Les cellules mésodermiques (micromères) migrent activement sur la matrice extracellulaire (MEC) du toit du blastocèle conjointement à une élongation des cellules. Ainsi, les macromères végétatifs, représentant le futur endoderme, sont tractés par les mouvements des micromères. Les cellules en bouteille ne servent plus à rien, elles ont un uniquement un rôle initiateur (Fig. 30). La masse de l'endoderme est progressivement recouverte par les tissus ectodermiques, il n'en restera transitoirement qu'une petite partie visible entourée par les lèvres blastoporales, le *bouchon vitellin* (Fig. 30.5) Les macromères s'invaginent complètement, le bouchon se réduit puis disparaît. A terme, on a la formation d'une fente blastoporale (Fig. 30.6).



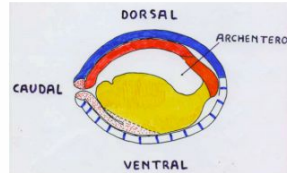
- 1) stade encoche blastoporale, 2) lèvres dorsales du blastopore,
- 3) Anse de panier, 4) Fer à cheval, 5) bouchon vitellin, 6) fente blastoporale

Figure. 30. Mouvements de la gastrulation chez l'œuf du Xénope

Fin de la gastrulation :

Durant la gastrulation, l'embryon augmente peu de volume, mais à la fin il s'allonge très légèrement. Tout le matériel endodermique s'est invaginé, à part le mésoblaste caudal. L'archentéron est alors très développé et prend la place du blastocèle qui disparaît. L'embryon est devenu triploblastique : les trois feuilletts sont terminés. On a une symétrie bilatérale : axe antéro-postérieur (ou céphalo-caudal) et dorso-ventral.

Gastrula définitive



##### 5) La phase de l'organogenèse et son rôle : morphogenèse secondaire et définitive

Les mouvements morphogénétiques qui suivent la gastrulation mettent en place selon le plan d'organisation de l'espèce, les ébauches d'organes qui se différencient. Ces mouvements morphogénétiques s'effectuent sous l'action de facteurs inducteurs (c'est l'induction).

Chez les vertébrés, la séparation du tube nerveux d'avec le reste de l'ectoderme est réalisée au cours de la *neurulation*.

Chez les espèces aquatiques, aux œufs relativement pauvres en réserves (Echinodermes, Mollusques, Amphibiens) et chez les Insectes, le jeune éclôt sous la forme d'une larve différente de l'adulte. À la métamorphose, cette larve subit un ensemble de modifications importantes permettant son passage à l'état adulte. Ce type de développement est qualifié indirect.

Chez les espèces dont les œufs possèdent des réserves abondantes ou se développent dans l'organisme maternel, le développement est direct. L'adulte sera atteint simplement par des processus de croissance.

Par ailleurs, l'organogenèse se caractérise par la disparition de certains tissus ou de certains organes. C'est l'apoptose qui est programmée génétiquement. Elle est souvent nécessaire pour l'acquisition de la forme définitive et de l'état fonctionnel des organes. Chez les animaux à métamorphoses, dont l'organisme est l'objet d'un ou plusieurs remaniements cellulaires, des apoptoses programmées de grande ampleur se produisent aussi après la naissance.

On peut distinguer deux types de structures issues de l'organogenèse :

- Systèmes et organes propres à l'individu, permettant sa survie dans le monde extérieur.
- annexes embryonnaires : structures particulières facilitant le développement de l'embryon en lui assurant la protection, la nutrition et le stockage de déchets.

- Les annexes embryonnaires sont constituées de tissus extra-embryonnaires qui sont en continuité avec ceux de l'embryon.
- Elles permettent la relation vasculaire entre l'embryon et le milieu externe.
- Il s'agit de la vésicule vitelline (mobilisation des réserves = nutrition), de l'amnios (protection et hydratation) et de l'allantoïde (respiration et stockage des déchets).
- Chez les espèces vivipares telles que les mammifères, ces annexes peuvent être utilisées pour établir des contacts avec la mère. Il s'agit du placenta.

Les vertébrés se divisent en deux groupes :

- les anamniotes (poissons et amphibiens), dont les œufs, pondus dans l'eau n'ont pas d'annexes embryonnaires l'exception du sac vitellin ou de la vésicule vitelline pour les poissons.
- les amniotes (sauropsidés et mammifères), dont les œufs sont pourvus d'annexes embryonnaires (notamment amnios et allantoïde).

Chez les Vertébrés, l'organogenèse débute généralement par la Neurulation (formation du système nerveux ). Il s'agit de la morphogenèse secondaire.

5-1) L'organogenèse s'accompagne de synthèses de protéines organo-spécifiques : les protéines inductrices.

Lorsque la gastrulation est achevée l'organogenèse commence. Des protéines régulatrices, des protéines structurales spécifiques de la différenciation d'un type cellulaire donné (N-CAM, ..), des protéines structurales spécifiques d'organes sont identifiables avant que les organes ou les tissus soient bien individualisés. Les protéines inductrices sont sécrétées dans le milieu extra-cellulaire et sont des agents de communication cellulaire à courte distance (facteurs paracrines). La nature de ces protéines nouvelles peut différer de celle des protéines de tissus adultes. Certaines sont en effet caractéristiques de l'embryon.

- *Follistatine* est sécrétée à la gastrulation dans le mésoderme dorsal de xénope ou dans le nœud de Hensen et la ligne primitive. Elle inductrice du système nerveux en inhibant l'action des BMP et de l'activine
- *Noggin* présente en faible quantité dans l'ovocyte de xénope, induit la synthèse de protéines neurales. Cette protéine en excès provoque une hypercéphalisation de l'embryon.
- *Chordin* est fonctionnelle dans l'organisation dorso-ventrale de l'embryon

- *Les TGF- $\beta$*  sont souvent des inhibiteurs de la division cellulaire et interviennent dans la formation de la matrice cellulaire. On les rencontre surtout au cours de l'organogenèse
- *Les facteurs de type activine* sont actifs dans l'induction et la différenciation du mésoderme des embryons des vertébrés. On cite l'activine A et l'activine B. L'activine A induit d'abord de l'épiderme, puis du mésoderme ventral (éléments sanguins), du pronéphros, des structures dorsales avec des cellules musculaires
- *La protéine Vg1* est présente dans l'hémisphère végétatif de l'ovocyte. Elle contribue à l'induction de structures dorsales, elle agit sur la différenciation de l'endoderme
- *Les protéines BMP* (bone morphogenetic proteins) reconnues comme des facteurs capables de provoquer des différenciations osseuses et cartilagineuses
- *Les protéines Hedgehog* interviennent dans l'organisation dorso-ventrale du tube neural et aussi l'asymétrie droite-gauche, dans la polarité du tube digestif et dans l'établissement de l'axe antéro-postérieur des membres
- La protéine *MyoD*. Cette protéine régulatrice nucléaire, spécifique des tissus musculaires
- *La tyrosine dopa-oxydase*. Cette enzyme apparaît dans l'ectoderme neural. Chez les vertébrés les cellules des crêtes neurales sont à l'origine des cellules pigmentées, les mélanocytes. Ces cellules possèdent une activité enzymatique qui catalyse la formation de mélanine à partir de tyrosine : c'est la tyrosine-DOPA-oxydase.
- *L'hémoglobine*. L'une de protéine spécifique à la vie embryonnaire. La structure de *L'hémoglobine* embryonnaire diffère de celle de l'adulte.

## 5.2) Devenir des feuillet embryonnaire (Figure 31)

Chaque type de feuillet donne un certain organe spécifique :

- ectoderme = épiderme et système nerveux

### 1. Neuroblaste

- Vésicule céphalique
- Tube nerveux: moelle épinière
- Crêtes neurales.

### 2. Epiblaste

- Épiderme et phanères
- Placodes sensorielles (vésicules olfactives, cristallins, vésicules auditives).

- mésoderme = squelette, tissus mésenchymateux, cœur, muscles

1. Mésoderme cordal et précordal: Le mésoderme préchordal forme le mésenchyme céphalique d'où dérive une partie du squelette et du mésoderme de la tête.

2. Somites: les sclérotomes: ébauches du squelette axial; les myotomes : muscles striés dorsaux et ventraux; les dermatomes : derme et mésenchyme.

3. Pièces intermédiaires : forment la médulla des gonades, les uretères.

4. Lames latérales, constituées par 2 feuillets :

- La splanchnopleure (ou feuillet interne) à l'origine de muscles lisses, myocarde, endocarde, endothélium des vaisseaux sanguins, les cellules sanguines.

- La somatopleure (feuillet externe) à l'origine de la musculature viscérale de la tête, le péricarde, le squelette et la musculature des membres, le cortex des gonades

- endoderme = tube digestif et ses dérivés

Épithéliums:

- Du tube digestif et des glandes annexes (glandes salivaires, foie et pancréas),
- De la cavité pharyngienne et de ses dérivés (thyroïde, para-thyroïde, thymus),
- Du poumon et de la vessie.

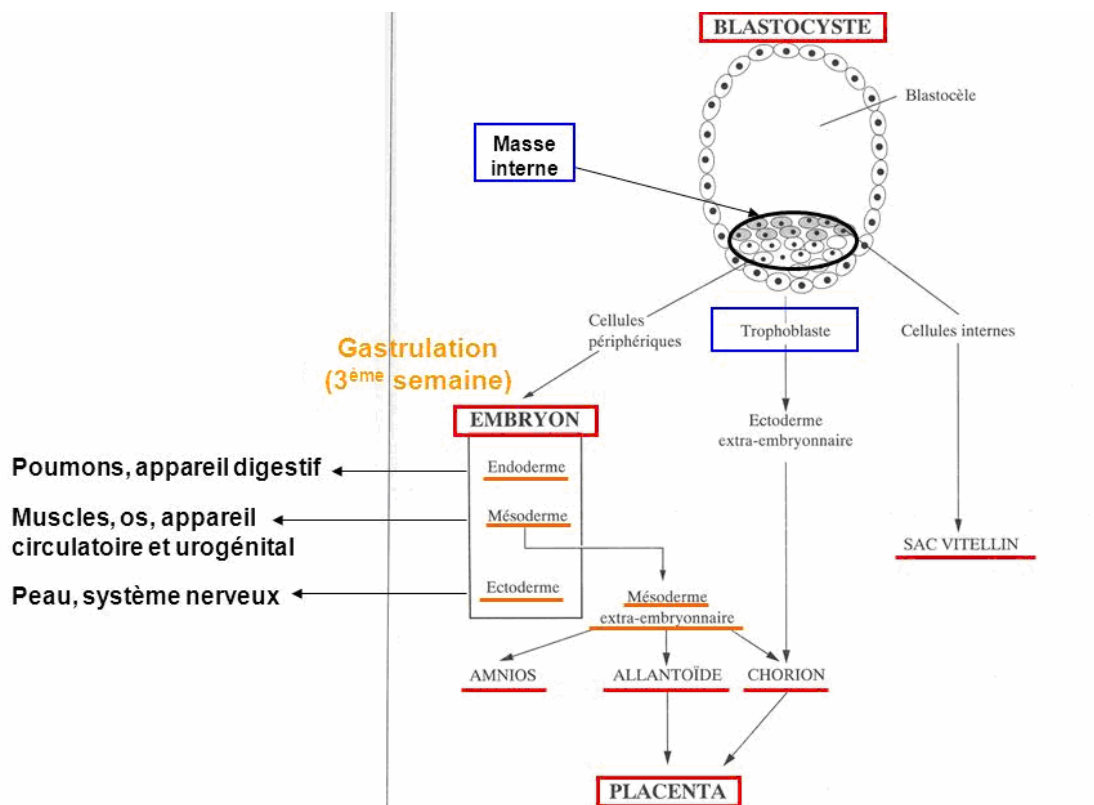


Figure 31. Devenir des différentes cellules constituant le blastocyste humain

5-3) La morphogenèse secondaire : La neurulation (Figure 32):

La neurulation est une étape du développement embryonnaire des Métazoaires triblastiques au cours de laquelle se met en place le système nerveux central. Chez les Chordés, le système nerveux central est dorsal par rapport au tube digestif et à la chorde. Il s'agit des Epineuriens. Toutefois, les Hyponeuriens présentent un système nerveux ventral par rapport au tube digestif.

La neurulation se déroule en trois étapes principales (Figure 32) :

- 1- Stade plaque neurale
- 2- Stade gouttière neurale
- 3- Stade tube neural

Une structure importante qui apparaît au cours de l'organogenèse, est la corde dorsale (ou notochorde). Ce cylindre de cellules du mésoderme définit l'axe antéro-postérieur de l'embryon en s'étendant sur toute la longueur de celui-ci. C'est cette corde qui envoie un signal moléculaire qui amène les cellules de l'ectoderme situées juste au-dessus à s'épaissir en une colonne épithéliale individualisée, *la plaque neurale* (Figure 32). Après cette induction neurale, la plaque neurale commence à s'invaginer pour former *la gouttière neurale*, puis se referme en faisant sailli à la surface de l'embryon pour devenir *le tube neural*. Du côté le plus dorsal du tube neural, une autre population particulière de cellules se distingue à l'endroit où le tube neural fait sailli, d'où son nom de crête neurale. De chaque côté du tube neural, le mésoderme s'épaissit et se subdivise en structures appelées *somites*. Celles-ci sont les précurseurs de la musculature axiale et du squelette. Le tube neural situé dans la région des somites formera la future moelle épinière. Les extrémités antérieures du tube neural vont pour leur part se refermer et continuer de s'étendre pour donner naissance aux différentes *structures cérébrales*.

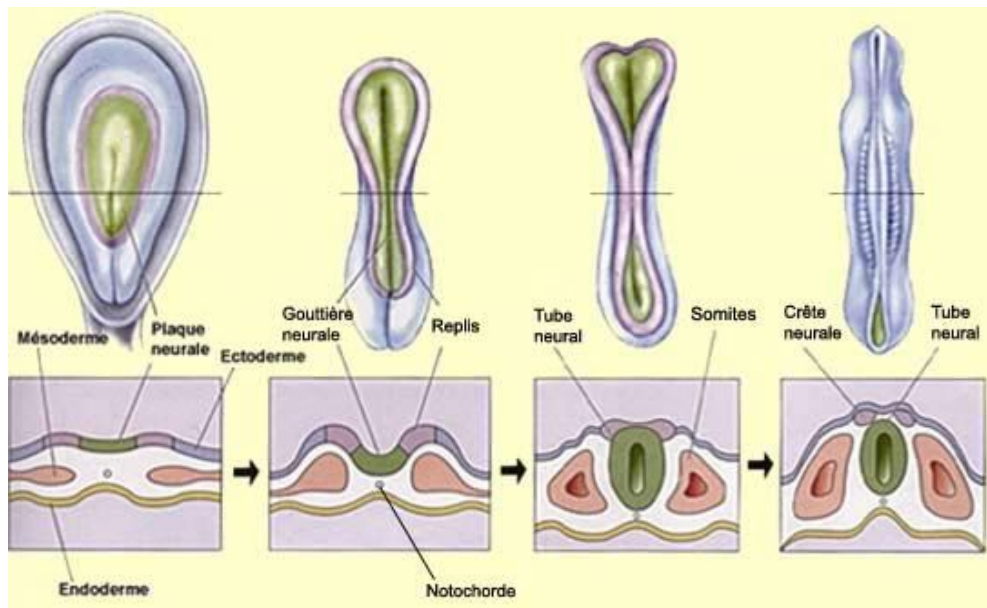


Figure 32. Les principales étapes de la neurulation

#### 5-4) La métamérisation chez les vertébrés

Un *métamère* est une unité d'organisation du corps qui se répète presque à l'identique, délimitant des segments le long de l'axe antéro-postérieur.

Chez certains Invertébrés, (exemple : segments de Vers Annélides), ce mode d'organisation répétitif est assez bien conservé. Cependant, au cours de l'évolution l'organisation en segments ne soit plus visible chez l'adulte et ne reste perceptible que chez l'embryon, c'est le cas de Vertébrés.

La segmentation du mésoderme en somites est une manifestation de cette organisation qui reste partiellement visible chez les Vertébrés adultes. En effet, le mésoderme axial qui forme la corde et le mésoderme para-axial, à l'origine des somites, sont dorsalisés pendant la gastrulation sous l'effet inducteur de protéine *Noggin*. Dans la région troncale du mésoderme para-axial, les somites se différencient de part et d'autre de la corde. C'est la somitogénèse.

Chez tous les vertébrés, la somitogénèse commence à l'avant au niveau de la tête et se poursuit vers l'arrière.

Etape de la formation des somites :

- Formation de mésoderme *présomitique*
- Puis formation de *somitomères* par paires (métamérisation)
- Chaque *somitomères* se creuse (virtuel chez la grenouille) d'un *somitocoele* délimité par des cellules épithéliales.
- Ségrégation et différenciation.

C'est sur l'embryon d'oiseau qu'il est le plus facile d'observer l'apparition des somites (Fig. 33). Chez l'embryon de poulet, les somites se forment de façon régulière à partir de la 20<sup>ème</sup> heure environ d'incubation avec une période d'une paire toutes les 60 à 90 minutes. Il s'en forme 50 paires chez cette espèce.

Chez l'embryon de souris : début de formation à 8 jours de développement. Il y a formation d'une paire toutes les heures pour les 10 premiers jours. Après 14 jours : 65 paires de somites

- Les vertèbres, par exemple, sont des structures métamérisées, formées par l'union d'éléments provenant de la moitié antérieure d'un somite et de la moitié postérieure de celui qui le précède.
- La division en somites du mésoderme dorso-latéral influence la disposition d'autres organes, notamment la distribution des nerfs moteurs, des ganglions spinaux et sympathiques.
- Le mésoderme dorsal n'est pas seul à être métamérisé; le rhombencéphale de la jeune neurula est segmenté en sept *rhombomères* et cette organisation conditionne celle, ultérieure, des nerfs crâniens et du mésoderme pharyngien.

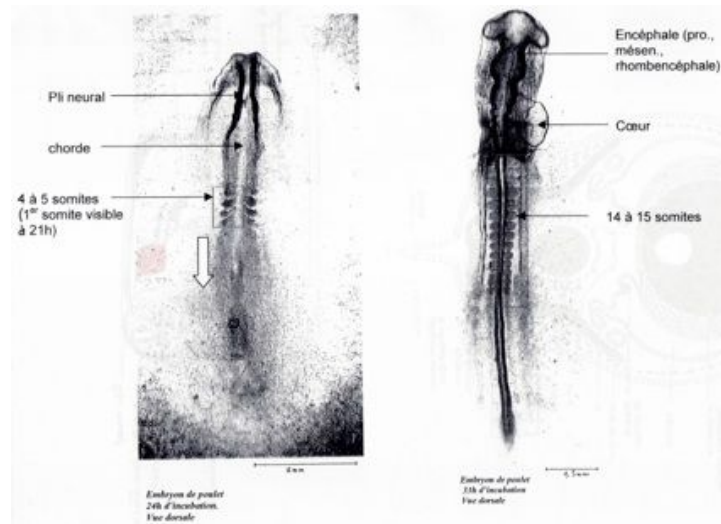


Figure. 33. Les somites de l'embryon du poulet



5-5) les annexes embryonnaires (Figure. 34)

Lors de sa délimitation, l'embryon s'individualise de l'ensemble des structures destinées à sa nutrition et à sa protection. Ces structures sont constituées par les dérivés extraembryonnaires des trois feuilletts primordiaux, l'ectoderme, l'endoderme primitif et le mésoderme, auxquels se joignent les dérivés du trophectoderme du blastocyste (Fig. 31). Ces structures sont abandonnées ou résorbées à la naissance. Quatre structures extraembryonnaires sont classiquement décrites : le chorion, l'amnios, l'allantoïde, la vésicule vitelline et ou le placenta (Fig. 34). Leur disposition et leurs caractéristiques histologiques diffèrent selon l'espèce.

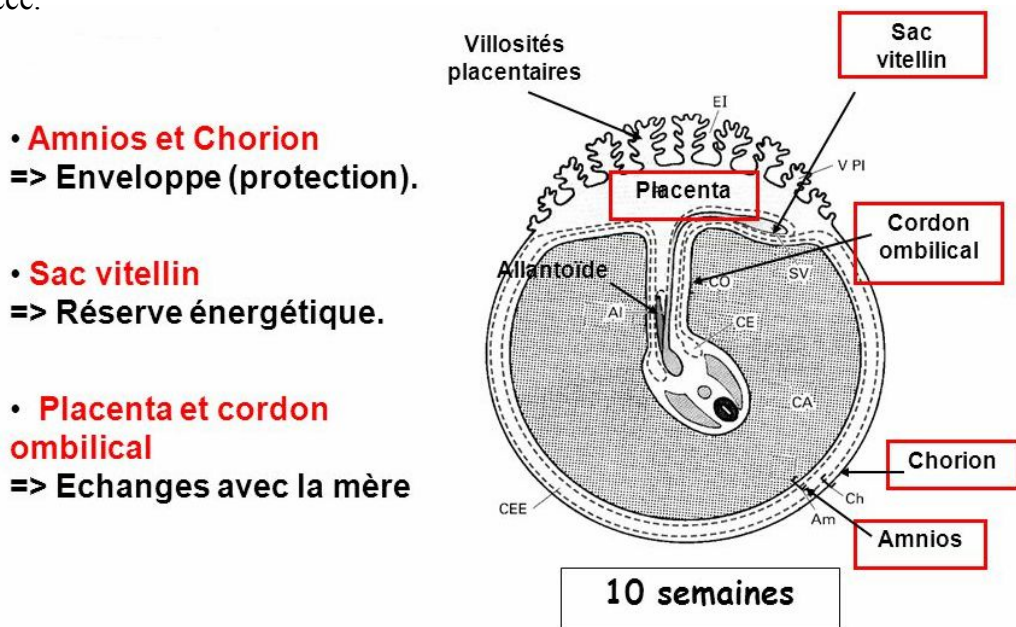
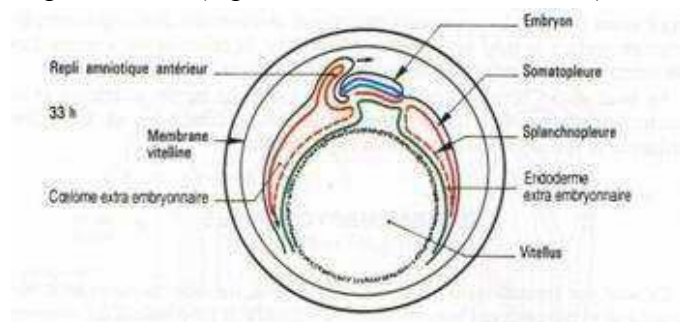


Figure. 34. Les annexes embryonnaires de l'embryon humain

**a) Le chorion (Fig. 34)**

Le chorion est la membrane la plus externe. Elle est constituée du trophectoderme ou des cellules qui en dérivent et d'un feuillet mésodermique dérivé du cœlome extraembryonnaire externe: la somatopleure. Cette membrane assure le contact direct de l'embryon avec l'utérus ou la coquille. Chez les mammifères, le chorion participe à la formation du placenta. Le chorion ne s'observe que chez les amniotes ou vertébrés qui se sont affranchis du milieu aqueux pour leur reproduction (reptiles, oiseaux, mammifères) ainsi que chez les anamniotes placentaires.



**b) L'amnios (Fig. 34)**

Cette membrane ne se rencontre que chez les amniotes (mammifères, reptiles et oiseaux). L'amnios reconstitue l'environnement aqueux de leurs ancêtres amphibiens et poissons ou anamniotes. La membrane amniotique est formée de la somatopleure. Elle entoure complètement l'embryon. La vascularisation de l'amnios est assurée par les vaisseaux allantoïdiens. L'épithélium amniotique règle en permanence la pression dans la cavité. Cette membrane et ce liquide ont pour fonctions :

- l'absorption des chocs
- de protéger le fœtus de la déshydratation
- d'empêcher toute adhérence entre le fœtus et ses annexes
- de garantir la liberté de mouvement du fœtus
- de récupérer les premiers excréta (méconium)
- de dilater et de lubrifier le canal pelvien lors de la délivrance chez les mammifères placentaires (ce sont les "eaux" de la Femme et les "eaux grasses" de la jument).

**c) L'allantoïde (Fig. 34)**

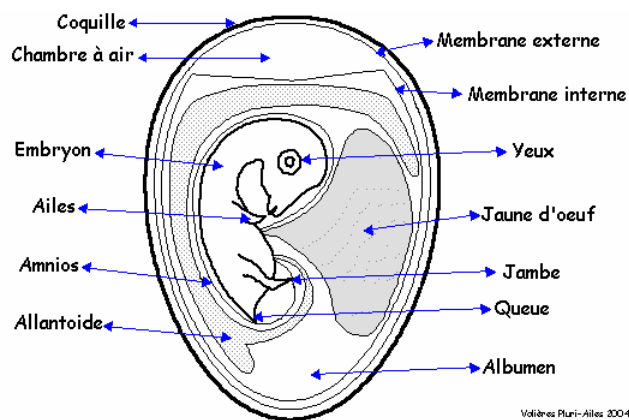
Cette cavité se développe à partir de la portion postérieure de l'intestin primitif et prolonge la future vessie à l'extérieur de l'embryon. L'allantoïde est limitée par l'endoderme primitif et le mésoderme extraembryonnaire interne dérivé de la splanchnopleure. Elle apparaît chez tous les amniotes, mais se développe plus ou moins en fonction de l'espèce. Son feuillet mésodermique est le lieu d'apparition du système vasculaire allantoïdien. Chez toutes les espèces de mammifères à implantation tardive (ruminants, porc, cheval, lapin, carnivores) ainsi que chez les oiseaux et les reptiles, l'allantoïde se développe considérablement, aux dépens du cœlome extraembryonnaire. Il rejoint l'amnios pour former l'allanto-amnios et le chorion pour former l'allanto-chorion. La cavité allantoïdienne reste en communication avec l'intestin postérieur par le canal allantoïdien ou canal de l'ouraque. La partie proximale de l'ouraque formera la vessie.

L'allantoïde a quatre principaux rôles :

- L'ensemble allantoïde extérieur et séreuse constitue l'allantochorion qui, extrêmement vascularisé, a fonction respiratoire (nombreux échanges gazeux).
- Le contact étroit de l'allantochorion avec la coquille permet l'absorption de sels qui seront utilisés pour l'édification du squelette de l'embryon.
- Le voisinage de l'allantoïde et du sac de l'albumen permet l'absorption du blanc : rôle nutritionnel.
- L'allantoïde stocke les produits d'excrétion du rein.

#### d) la vésicule vitelline ou Le sac vitellin (Fig. 34)

Le sac vitellin (ou yolk sac) est l'organe nutritif par excellence chez les embryons dérivés d'œufs macrolécithes (oiseaux, reptiles, poissons, amphibiens et prothériens). Il est constitué d'un feuillet dérivé de l'endoderme primitif doublé du splanchnopleure. Il entoure les réserves vitellines ("le jaune") de l'œuf et développe le système sanguin vitellin chargé de la nutrition de l'embryon. Chez les mammifères placentaires, le sac vitellin apparaît, mais ne se développe pas ou peu, il régresse lors du développement de l'allantoïde. Il ne renferme aucune réserve nutritive, mais met en place le système vasculaire vitellin. Il est appelé lécithocèle. Chez les oiseaux, le sac vitellin est résorbé au sein de la cavité abdominale peu avant l'éclosion.



Annexe embryonnaire des oiseaux

#### e) Le cordon ombilical et le placenta (Fig. 34)

Cette structure ne s'observe que chez les animaux placentaires. Elle s'individualise lors du développement de la cavité amniotique qui finit par entourer complètement l'embryon. Celui-ci n'est alors plus rattaché à ses annexes que par son cordon ombilical. Ce dernier est bordé extérieurement par un feuillet ectodermique et contient, au sein d'un massif mésodermique, les vaisseaux sanguins vitellins et allantoïdiens, les canaux allantoïdien et vitellin. Suivant l'espèce et le stade du développement, certaines de ces structures disparaissent.

5-6) Etude comparée de l'organogenèse chez les invertébrés (oursin) et chez les vertébrés (Amphibien)

##### a) Organogenèse de l'oursin: Formation de la larve plutéus (Figure 35)

L'embryon va s'aplatir du côté qui deviendra la face ventrale de la larve. Le blastopore se déplace légèrement vers ce côté là, et devient l'anus. L'archentéron se courbe vers la face ventrale et se met en communication avec une dépression au niveau de la face ventrale, le Stomodeum, ce qui donnera la bouche. Le côté opposé de la face ventrale s'allonge, et en

parallèle les spicules se développent. Le tube digestif se complexifie et forme une sorte de «U». La dépression augmente et les bords latéraux s'allongent. Les cils disparaissent pour former des bras oraux et 2 bras anaux, soutenus par les spicules calcaires. Cette larve plutéus mobile est ainsi formée au bout de 3 jours. Elle possède une symétrie bilatérale à laquelle se substituera une symétrie radiaire d'ordre 5 au moment de la métamorphose

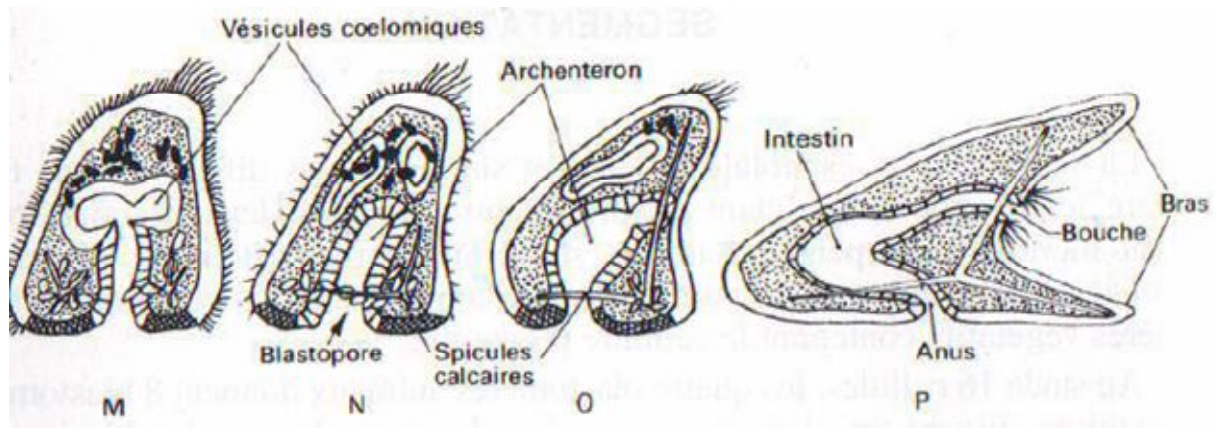


Figure. 35. M, N : Formation des vésicules coelomiques. O, P : Formation d'une larve Plutéus : acquisition d'une symétrie bilatérale, ouverture d'une bouche et développement des bras.

## b) Organogenèse de l'Amphibien

### b-1) Neurulation (Figure. 36)

Extérieurement, on note un allongement dans le sens antéro-postérieur et un aplatissement de l'embryon dans la région dorsale, marquant l'apparition de la plaque neurale. Celle-ci se creuse en gouttière, se referme d'abord au niveau médian puis sur toute la largeur du germe, formant ainsi le tube nerveux. Des épaisissements latéro-dorsaux répétés au niveau du tronc sont la manifestation des somites. Des épaisissements antérieurs et latéraux dans la région du cerveau marquent les ébauches des placodes sensorielles (cristallin, oreille interne) et des bourgeons branchiaux.

\*) Différenciation du neurectoderme: L'ectoderme dorsal, en contact étroit avec le mésoderme se différencie en neurectoderme sous l'influence inductrice de ce dernier (Noggin).

\*) Evolution du mésoderme: Dans le mésoderme, les somites s'individualisent, leur nombre varie suivant l'espèce. La corde s'isole en un cylindre. Les lames latérales se creusent d'une cavité ou coelome qui est à l'origine de la cavité générale. Le feuillet externe est la somatopleure, le feuillet interne la splanchnopleure. Les pièces intermédiaires qui s'isolent des somites, se métamérisent et forment le gononéphrotome à l'origine de l'appareil uro-génital.

\*) L'endoderme: Il achève son mouvement de fermeture dorsale permettant ainsi la formation du tube digestif.

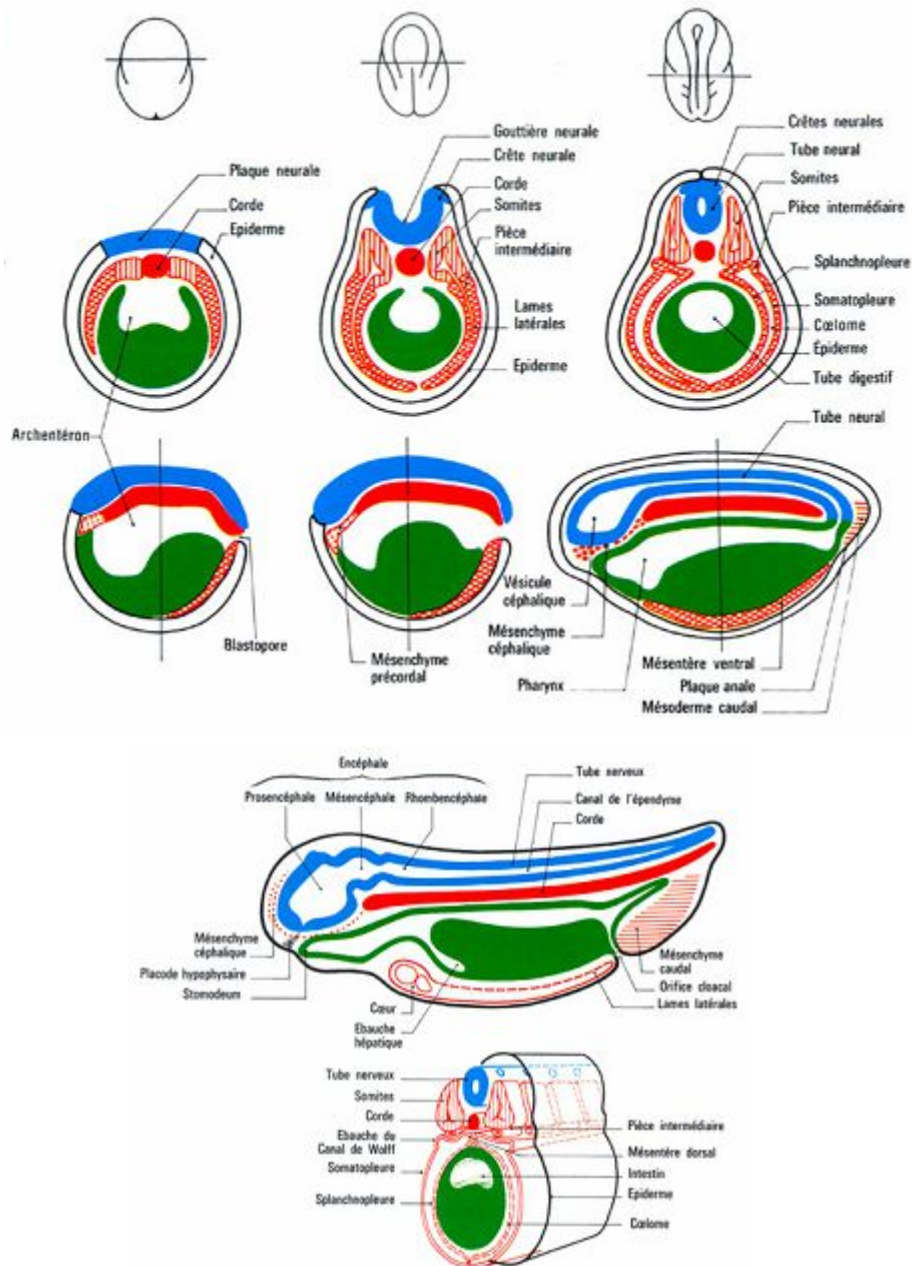


Figure. 36. Neurulation chez les Amphibiens