

# EMBRYOLOGIE

## I. INTRODUCTION

### 1) DEFINITIONS

**Ontogénèse** : formation d'un nouvel individu apte à se reproduire

Les stades précoces de l'ontogénèse constituent le développement embryonnaire ou l'embryogénèse

La **biologie du développement** est le domaine spécifique qui consiste à étudier l'ontogénèse. La partie qui étudie le début de l'ontogénèse est l'embryologie

**L'embryologie** est constituée de différents domaines complémentaires dont l'un est l'embryologie descriptive (TP) : elle consiste à observer comment le développement d'un embryon se déroule normalement (décrire les différentes étapes de développement d'un embryon).

**L'embryologie expérimentale** (causale), quant à elle, consiste à modifier expérimentalement tel ou tel constituant de l'embryon à une étape bien précise et on observe comment évolue cet embryon, les conséquences qui s'en suivent (permet de comprendre quel facteur est impliqué dans telle ou telle étape de l'embryogénèse).

### 2) GRANDES ETAPES DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Quelles que soient l'individu considéré, le développement embryonnaire va se dérouler de la même façon chez tous les métazoaires. On observe plusieurs grandes étapes fondamentales :

- (La fécondation)
- La segmentation
- La gastrulation
- (La neurulation)
- L'organogénèse

Pour certains embryologistes, la fécondation précède le développement embryonnaire et n'en fait pas partie à proprement parler.

Même chose pour la neurulation : pour certains, elle n'est que le début de l'organogénèse

### a) La fécondation

C'est l'évènement initiateur du développement embryonnaire. Elle consiste en la rencontre entre un ovocyte et un spermatozoïde. Cette rencontre engendre l'œuf fécondé (ou cellule œuf ou embryon au stade unicellulaire ou encore zygote) : il s'agit d'une cellule unique.

L'ovocyte et le spermatozoïde sont haploïdes et donnent une cellule diploïde.

Cette cellule œuf est polarisée (l'œuf est dit anisotrope) : il présente une asymétrie dans la répartition de son matériel cellulaire (cet asymétrie est héritée de l'ovocyte).

Il y a trois principaux constituants qui sont responsables de cette anisotropie :

- Le noyau initial embryonnaire qui a une position excentrée près d'un pôle de l'œuf : le pôle animal

L'opposé du pôle animal est le pôle végétatif.

Cette cellule œuf possède également un équateur qui sépare l'hémisphère animal et l'hémisphère végétatif.

Les globules polaires, lors de la méiose sont expulsés hors de l'ovocyte.

- Les réserves nutritives (vitellines ; le vitellus) qui vont permettre à l'œuf de se développer. Elles sont généralement réparties de manière hétérogène

On va distinguer 5 types d'œufs :

- Les œufs **alécithes** : ils sont dépourvus de réserves nutritives (mammifères supérieurs)
- **Oligolécithes** : ils contiennent peu de réserves nutritives (échinodermes, pro chordés)
- **Hétérolécithes** : présentent une quantité moyennement importante de réserves nutritives réparties de façon homogène avec le cytoplasme actif (cytoplasme qui contient les molécules qui permettent au cycle cellulaire de bien se dérouler → mitose...) amphibiens, annélides, certains poissons
- **Téolécithes** : (extrémité) : présentent une quantité très importantes de réserves qui sont situées à une extrémité de l'œuf tandis que le cytoplasme actif est repoussé à un pôle de la cellule (mollusques céphalopodes, nombreux poissons, oiseaux, reptiles, mammifères ovipares)
- **Centrolécithes** : le vitellus représente une partie très importante de l'œuf et rassemblé au centre de l'œuf tandis que le cytoplasme actif forme une fine pellicule

- Un gradient d'ARN situé dans le cytoplasme

Le matériel cellulaire de l'œuf se retrouvera soit en intégralité du développement, soit en partie dans l'embryon et en partie dans les annexes embryonnaires (structures extra embryonnaires provisoires → protection et l'autonomie métabolique de l'embryon pendant son développement)

### b) La segmentation

Période de développement embryonnaire qui correspond au passage de l'état unicellulaire à l'état pluricellulaire

C'est une succession de divisions mitotiques qui ne seront pas séparées par des interphases. Elles sont de plus en plus petites à mesure qu'elles se divisent (car pas d'interphase) et l'embryon ne va pas croître en taille par rapport à la taille de l'œuf fécondé mais sera constitué de plus en plus de cellules.

Ces cellules embryonnaires sont appelées des blastomères.

Quand l'embryon est constitué d'entre 8 et 20 blastomères, il s'appelle le morula.

Il continue à se diviser et une cavité va apparaître ; cavité appelée le blastocoele (va creuser l'embryon). Quand l'embryon possède un blastocoele, il prend le nom de blastula

La quantité de réserve de vitelline que contient l'œuf va déterminer le type de segmentation que va subir l'embryon

Les régions de l'œuf qui ont plus de vitellus ont plus de mal à se diviser.

### **Segmentation totale ou holoblastique :**

Concerne l'intégralité du volume de l'œuf et de celle de l'embryon (concerne les trois premiers types d'œufs).

Cette segmentation peut être égale ou inégale.

Quand elle est égale, tous les blastomères issus de la division mitotique auront la même taille

Quand elle est inégale, c'est le contraire : on obtient alors des micromères (petits blastomères), des mésomères et des macromères (gros blastomères → beaucoup de vitellus).

La segmentation totale peut être de 4 types :

- Radiaire
- Spirale
- Bilatérale
- Rotationnelle

**La segmentation totale radiaire :** les deux premiers plans de clivage sont méridiens et perpendiculaires l'un à l'autre de telle sorte qu'à l'issue de la segmentation on va obtenir 4 cellules de même taille. A partir de la troisième segmentation, elle peut devenir égale ou inégale. A partir de la troisième division, les plans de divisions sont équatoriaux (égale) ou sus équatoriaux (inégale). L'embryon obtenu se scinde en quartiers et au sein de ces quartiers les blastomères se superposent les uns au-dessus des autres → ils sont disposés en rayon autour de l'axe des pôles.

**La segmentation totale spirale :** deux premiers plans pareils que la segmentation radiaire. A partir de la troisième division, on obtient une segmentation inégale : les blastomères d'une couche vont se disposer à cheval sur les blastomères (macromères) de la couche sous-jacente. A la division suivante, les blastomères se décalent les uns par rapport aux autres à  $-45^\circ$  (puis  $+45^\circ$  à la division suivante) → rotation. Les organismes spiraliens présentent ce type de segmentation et ne sont que des invertébrés.

**La segmentation totale bilatérale :** le plan de symétrie bilatérale passe par deux axes :

- L'axe antéropostérieur (ou axe pôle animal/végétatif dans le cas d'un embryon)
- L'axe dorso ventral

le premier plan de segmentation est toujours le plan de symétrie bilatérale dans cette segmentation.

**La segmentation totale rotationnelle :** la première division mitotique se fait selon un plan méridien mais la seconde va à nouveau s'effectuer suivant un plan méridien pour le premier blastomère mais suivant un plan équatorial pour le second blastomère.

A l'issue de cette segmentation totale, on obtient la Morula puis une blastula, puis une cavité va se creuser (dans la majorité des cas) appelée blastocoele → on obtient une céloblastula. Si le blastocoele n'est pas centré, il se trouve dans l'hémisphère animal

Une stéroblastula : le blastocoele a disparu et a été envahi par des macroblastomères.

La segmentation partielle ou méroblastique

Seule une partie de l'œuf va se diviser (celle qui ne contient pas de vitellus) → télolécythes et centrolécithes. Seul le blastoderme va se diviser (disque au dessus de l'œuf) : ces cellules sont dépourvues de vitellus (discoblastula)

Segmentation périphérique : pérblastula : dépourvu de cavité blastocoelique

### c) La gastrulation

Les divisions mitotiques vont se poursuivre durant cette étape et par ailleurs chez de très nombreuses espèces, le volume de l'embryon ne va pas toujours augmenter (les cellules deviennent donc encore de plus en plus petites). L'embryon est appelé gastrula

Il y a apparition de mouvements **morphogénétiques** = mouvements cellulaires d'ensembles coordonnés dans le temps et dans l'espace et qui vont remanier la position des blastomères dans la blastula. Ils vont être à l'origine de la morphogénèse (à l'origine de l'établissement de la morphologie du futur individu). C'est la mise en place des feuilletts fondamentaux des métazoaires :

- L'ectoderme (ectoblaste) = feuillet externe que l'on va trouver dans l'embryon
- L'endoderme (endoblaste, entoblaste) = feuillet profond

Les organismes diploblastiques (didermiques) n'ont que ces deux feuilletts : ce sont les spongiaires les cténaires et les cnidaires

Ceux qui ont, en plus, le mésoderme (mésoblaste) sont dits triploblastiques

La gastrulation voit se mettre en place dans l'embryon une nouvelle cavité : **l'archentéron** qui va être à l'origine du tube digestif (ou intestin) de l'embryon. Il se forme à partir de l'endoderme au détriment du blastocoele (cette cavité initiale va se restreindre jusqu'à disparaître) → aucune relation avec le milieu extérieur. L'archentéron va permettre une relation grâce à l'ouverture de sa cavité : le blastopore.

Ce blastopore pourra donner soit la bouche, soit l'anus. Tous les organismes dont la bouche dérive du blastopore sont les protostomiens. Les autres sont les deutérostomiens.

#### Etapes de la gastrulation :

**L'embolie** = invagination qui ne se produit que dans une céloblastula → cellule s'invagine dans le blastocoele : elles vont donner l'endoderme. Celles qui restent en périphérie donneront l'ectoderme. Au sein de l'endoderme se développe l'archentéron (et le blastocoele diminue de volume)

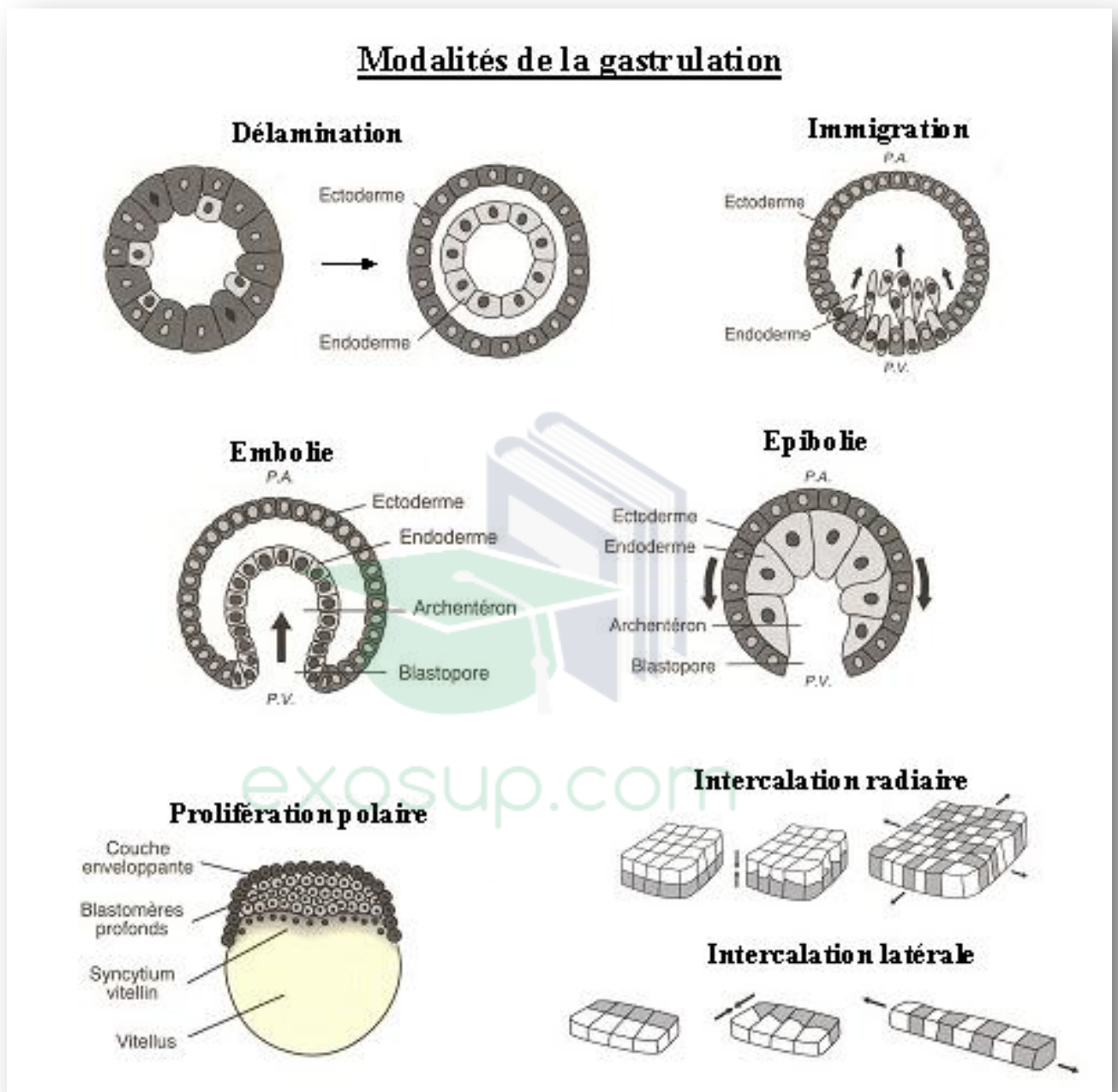
**L'épibolie** : mise en place de l'ectoderme et de l'endoderme par mouvement de recouvrement. Les cellules de l'endoderme peuvent ou non former l'archentéron, ce n'est pas obligatoire durant cette étape

La **délamination** : blastula dont les cellules se divisent par mitoses : les cellules superficielles (gris foncé) et les cellules profondes se forment. Les cellules profondes se détachent et migrent dans le blastocoele et vont former une nouvelle couche de cellule : l'endoderme tandis que les cellules superficielles vont former l'ectoderme.

**L'immigration** : une couche de cellule entourant le blastocoele (= blastula). Certaines cellules de cette couche vont migrer dans le blastocoele et former une nouvelle couche : l'endoderme (même concept que la délamination mais pas même processus)

**La prolifération polaire** : le blastocoele est comblé par des cellules qui ont concomité

Ne concerne que les discoblastula (juste des cellules qui recouvrent le blastocoele) ; ce sont juste ces cellules qui vont proliférer et remplir le blastocoele. Selon les espèces, ces cellules peuvent remplir totalement ou partiellement le blastocoele. (cf oiseaux)



#### d) L'organogénèse

La forme et la taille de l'embryon vont être modifiées quelle que soit l'espèce considérée. Les mouvements morphogénétiques vont se construire et vont mettre en place progressivement le plan de mise en place de l'espèce.

L'organogénèse repose essentiellement sur le phénomène d'Induction : influence d'un groupe de cellules sur le devenir d'un autre groupe de cellules.

C'est ainsi que les organes vont progressivement se différencier tout d'abord sous la forme d'ébauches non fonctionnelles puis sous la forme d'organes physiologiquement fonctionnels et ensuite ils vont s'organiser les uns par rapport aux autres pour donner des systèmes

La premier est le système nerveux central (SNC) formé par le cerveau et la moelle épinière : la mise en place du SNC est appelé la neurulation (l'ébauche du cerveau et de la moelle épinière est appelée tube neural). La neurula est... vous saurez pas !

A la fin de cette période d'organogénèse qui marque également la fin de l'embryogénèse, l'embryon est suffisamment fonctionnel pour être autonome pour subir l'éclosion ou la parturition (naissance via accouchement) selon les espèces.

## II. LE DEVELOPPEMENT DES AMPHIBIENS

L'embryon volumineux fait entre 1 et 3 mm de diamètre (facilement observable). C'est le développement de base de tous les invertébrés.

Il existe deux classes d'amphibiens : les urodèles (queues) et les anoures (sans queue)

Il y a certaines différences dans le développement de ces deux classes d'amphibiens. On va traiter ici les urodèles puis les anoures en TP

### 1) L'ŒUF INSEGMENTE

#### a) *Avant la fécondation (ovocyte II)*

L'ovocyte II est sphérique et hétérolécithe. Il est bloqué en métaphase de seconde division méiotique (d'où → ovocyte II) : lot haploïde de spermatozoïdes situé dans le cytoplasme très proche du pôle animal.

Chez un grand nombre d'amphibiens, l'œuf est pigmenté (pigment se situe dans le cytoplasme cortical). Ce pigment n'est pas réparti de façon homogène (gradient décroissant depuis le pôle animal jusqu'au pôle végétatif → totalement dépigmenté)

Ce gradient de pigment va permettre de déterminer l'axe pôle animal- pôle végétatif

Avant la fécondation, cet axe peut être orienté n'importe comment.

Il existe un autre gradient : gradient de vitellus : il est en sens inverse du gradient de pigment. Le vitellus est situé au centre de l'ovocyte (l'hémisphère végétatif contient la plus grande partie du vitellus).

Cet ovocyte est limité par une membrane cytoplasmique (plasmademe) et est doublé par la membrane vitelline) qui sont elles mêmes protégées par un gangue.

Présence de granules corticaux répartis dans tout le cytoplasme cortical (rôle important lors de la fécondation).

#### b) *Après la fécondation*

La fécondation induit un grand nombre de changements dans cette cellule : elle peut être monospermique (un seul spermato pénètre dans l'ovocyte II) ou polyspermique.

Mais dans tous les cas, un seul spermato sera fécondant.

L'un des premiers phénomènes après la fécondation correspond à la rotation d'équilibration (d'orientation) : les granules corticaux éclatent (dès que le spermato pénètre dans l'ovocyte) et libèrent leur contenu à l'extérieur de l'ovocyte par l'exocitose → trois conséquences :

- Formation d'un espace entre la membrane cytoplasmique et vitelline : espace péri vitellin

- L'œuf en cours de fécondation, va pouvoir tourner librement dans cet espace péri vitellin en fonction de la gravité (son pôle le plus lourd vers le bas → hémisphère végétatif)
- Leur contenu va s'associer à la membrane vitelline qui va subir une modification de ces composants chimiques : il en résulte la membrane de fécondation

Le spermatozoïde fécondant pénètre toujours par l'hémisphère animal car il y a moins de chemin à parcourir jusqu'au noyau : cela provoque la reprise et l'achèvement de la méiose de l'ovocyte II. Avant que le spermatozoïde n'atteigne le noyau, le noyau de l'ovocyte s'appelle le pro nucleus d'origine maternelle.

La fusion du pro nucleus d'origine paternelle et celui d'origine maternelle forme l'amphimixie. Elle a lieu sur l'axe pôle animal / végétatif

Pour que le spermatozoïde aille à la rencontre du noyau, il doit traverser le cytoplasme cortical (rempli de pigments) et va donc entraîner de ce cytoplasme dans son sillage et va faire apparaître une « trainée spermatique » chargée de pigments qui indique la trajectoire du spermatozoïde

La trainée spermatique va créer le second axe de symétrie bilatéral

La rotation de symétrisation va concerner uniquement le cytoplasme cortical : il va subir une rotation en direction de l'équateur

Le croissant gris dépigmenté)

Il indique la région dorsale du futur embryon

## 2) LA SEGMENTATION

La segmentation est totale, radiaire, égale pendant les deux premières divisions et inégales ensuite. Les deux premiers plans de segmentation sont méridiens et perpendiculaires l'un par rapport à l'autre. L'un des deux plans correspond au plan de symétrie bilatérale

La troisième division de segmentation devient inégale car le plan de clivage est latitudinal et sus équatorial : on obtient 8 blastomères de tailles inégales (4 micromères situés au sommet de l'hémisphère animal et 4 macromères qui occupent le reste)

Par la suite, les plans de clivage vont être alternativement méridiens et latitudinaux. Ces divisions vont être synchrones pendant une dizaine de cycles de division cellulaire. On obtient un stade intermédiaire entre le 4<sup>ème</sup> et 6<sup>ème</sup> stade de segmentation qui va faire apparaître la morula (16 -64 cellules) qui continue à se segmenter par la suite. En fin de segmentation, on va avoir une blastula (les macromères et micromères seront toujours différenciables à la fin) → coeloblastula dont le blastocoele est décentré (situé dans l'hémisphère animal)

Le toit du blastocoele est constitué par des micromères (deux à trois couches de micromères superposés) → caractéristique des vertébrés

Chez les invertébrés → une seule couche de micromères constitue le toit du blastocoele

Le plancher du blastocoele est formé de mésomères et l'essentiel de l'hémisphère végétatif est formé par des macromères.

En fin de segmentation, la blastula comporte entre 6000 et 10 000 cellules.

On peut alors définir la carte des territoires présomptifs (territoire dont on peut prédire le devenir avant qu'il ne se réalise à condition que le développement se déroule normalement)

La carte est différente selon que l'on parle des urodèles ou des anoures.

Chez les urodèles (cf schémas) :

La blastula peut être scindée en deux moitiés selon la limite d'invagination qui sépare une moitié animale et une moitié végétative. Tous les territoires situés entre le pôle végétatif et la limite d'invagination vont s'invaginer durant la gastrulation (territoires mésodermiques).

Les territoires au dessus de la limite resteront en surface de l'embryon à la fin de la gastrulation (territoires ectodermiques présomptifs).

Les territoires situés près du pôle végétatif forment la zone marginale (endoderme)

### **3) LA GASTRULATION**

L'embryon va rester sphérique et ne va pas augmenter en taille. En vue externe la gastrulation va être caractérisée par l'apparition du blastopore (zone d'invagination cellulaire)

→ Voir étapes de la gastrulation sur tif

Le blastopore commence à se former juste sous le croissant gris sous l'apparition d'une encoche (encoche blastoporale) qui est située dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale. Elle est limitée par une lèvre du côté du croissant gris (lèvre dorsale du blastopore)

Ce blastopore va subir une modification de sa forme et une modification de son emplacement.

Il va glisser de la région dorsale vers le pôle végétatif et va progressivement s'incurver tout d'abord pour prendre une forme en « anse de panier » (stade en « anse de panier » toujours limité par une seule lèvre) puis en « fer à cheval » (stade en « fer à cheval » il va alors être limité par trois lèvres : toujours la lèvre dorsale du blastopore et par deux lèvres latérales du blastopore). Il finit par se circulariser au niveau du pôle végétatif (stade du « bouchon vitellin » limité par maintenant quatre lèvres : la lèvre ventrale du blastopore apparaît)

Puis, toujours au niveau du pôle végétatif, le blastopore diminue de diamètre et va limiter à une simple fente appelée la fente blastoporale (située dans le plan de symétrie bilatérale)

A ce moment là, l'axe pôle animal – pôle végétatif perd son nom :

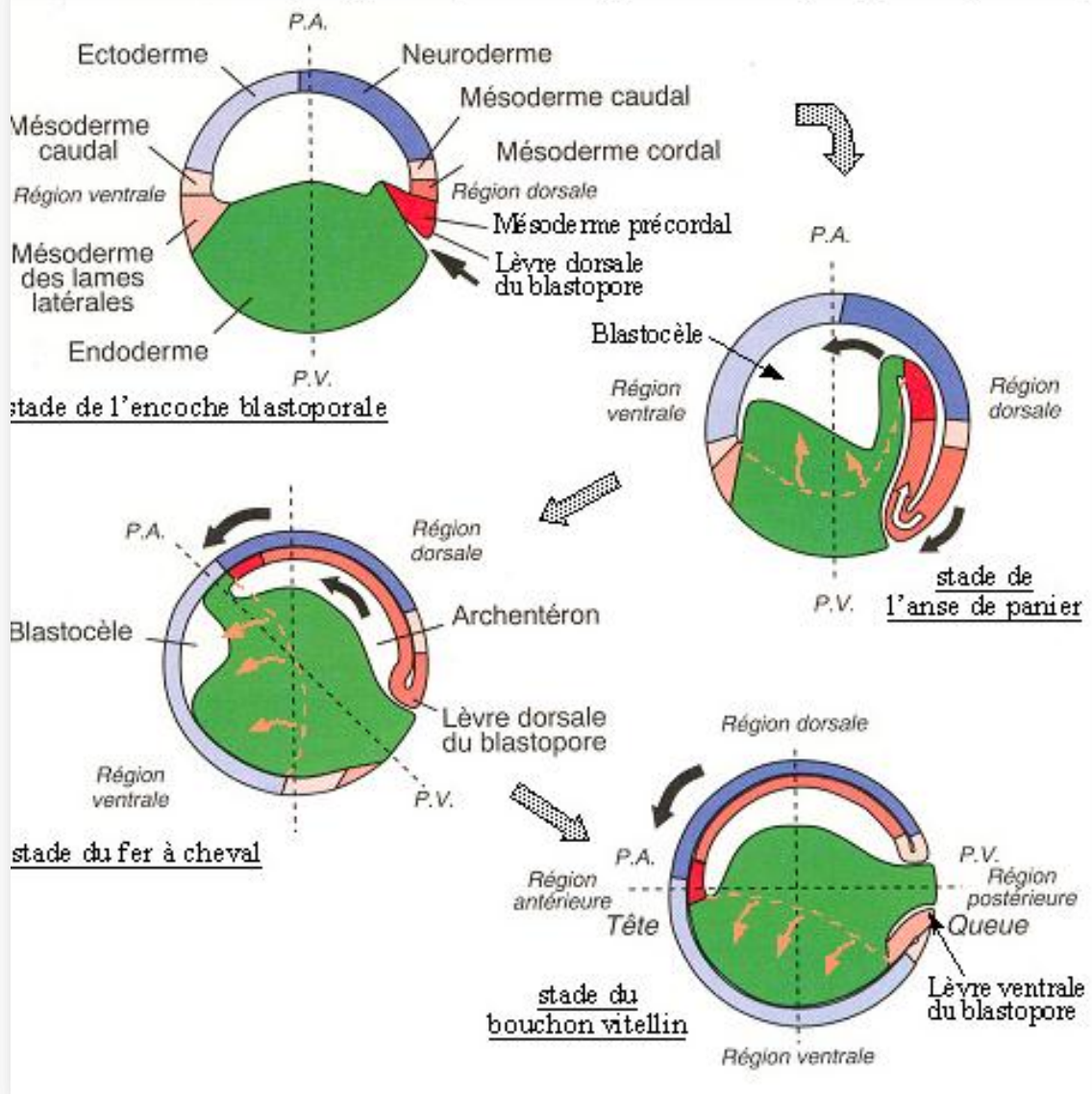
- Le pôle animal devient le pôle antérieur de l'embryon
- Le pôle végétatif devient l'axe postérieur

L'axe est alors appelé antéropostérieur.

L'embryon va subir une rotation de 90° et va se poser sur sa région ventrale



## Mouvements morphogénétiques de la gastrulation (coupes sagittales)



Au niveau du blastopore: extension convergente, les tissus s'allongent en direction de ce blastopores. Le futur endoderme et le futur mésoderme sont les premiers à s'allonger car se sont les plus proches du blastopore. Ils vont effectuer un mouvement d'involution.

Mouvement d'involution: mouvement d'enroulement de type tapis roulant qui permettent aux cellules à l'extérieur de l'embryon de se retrouver à l'intérieur de l'embryon.

A l'issue de ce mouvement, on a un mouvement d'invagination (ou embolie)

Au stade de l'anse de panier, une partie du mésoderme précordal a suivi le mouvement d'embolie

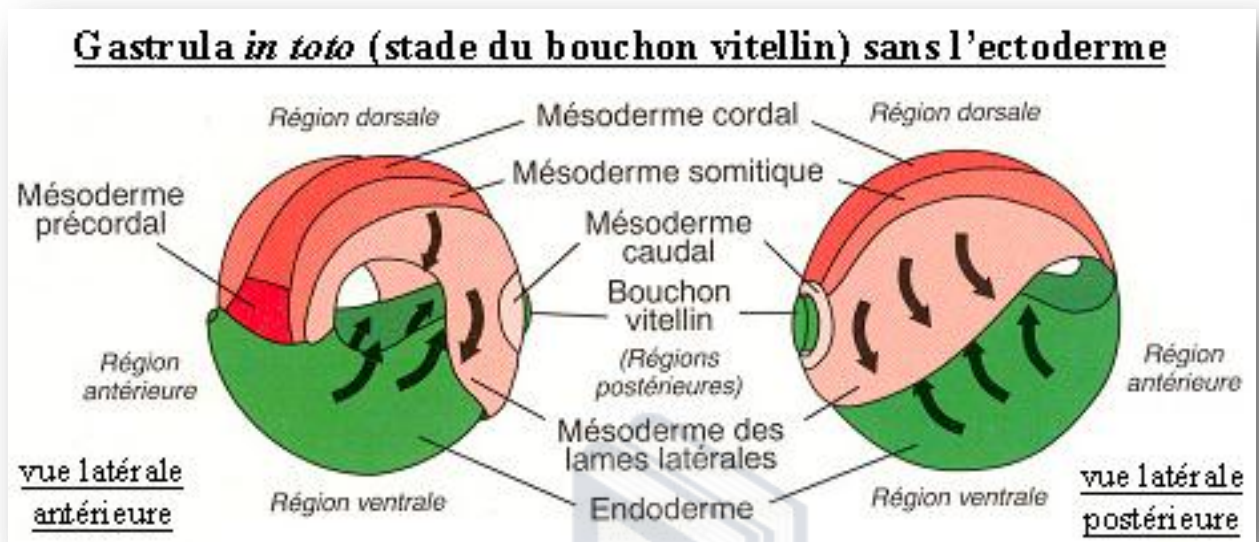
L'une des premières conséquences de l'embolie de ces territoires est la diminution du volume du blastocoele

D'autre part, on va voir l'apparition d'une autre cavité: l'archentéron qui se forme entre l'endoderme et le mésoderme

Au stade du bouchon vitellin, le bouchon représente la seule partie en contact avec la partie extérieure de l'embryon. l'essentiel du mésoderme est maintenant à l'intérieur de l'embryon

L'embryon a bien basculé sur sa face ventrale et l'axe antéro postérieur est maintenant horizontal (alors qu'il était vertical au début).

L'ectoderme est le seul tissu qui ne s'est pas invaginé. Il subit un mouvement d'épibolie (recouvrement de la surface de l'embryon)



Mouvement d'extension convergente du mésoderme cordal et précordial vers la région postérieure (forme un axe mésodorsal)

Le mésoderme somitique est situé latéralement. Après s'être invaginé, il va subir un mouvement d'extension convergente vers la région antérieure mais latéralement par rapport à l'axe formé par le mésoderme cordal et précordial

Le mésoderme des lames latérales va subir un mouvement d'extension divergente car il va diverger du côté droit et du côté gauche de façon à se rencontrer ultérieurement dans la région ventrale.

L'endoderme, comme les autres, s'est invaginé au niveau du blastopore mais s'est centralisé dans la partie ventrale de l'embryon. il va subir un mouvement d'extension divergente vers la région dorsale de l'embryon (car l'endoderme va finir par entourer l'archentéron)

Ces trois territoires (ecto endo meso) sont déjà partiellement en position définitive

**L'intercalation latérale** : deux trois rangées de cellules vont s'intercaler les unes entre les autres pour ne former qu'une seule rangée (façon dont s'étend les mésodermes)

#### 4) LA NEURULATION

L'embryon va changer de forme (s'allonger suivant son axe antéro postérieur) et va augmenter de taille. Il va s'appeler la neurula

C'est le premier processus d'organogénèse

**Neurulation** = mise en place dans la région dorsale de l'embryon, à partir du neurectoderme, d'un tube creux que l'on appelle le tube neural (ou tube nerveux) qui correspond au SNC primitif c'est-à-dire l'ébauche du cerveau et de la moelle épinière.

Au début de la neurulation, il y a un allongement de l'embryon et il s'aplatit suivant une large ligne médio dorsale. Cet aplatissement correspond à la plaque neurale (plus large dans la région antérieure de l'embryon = plaque neurale céphalique, et quasi absente dans la région postérieure)

En périphérie, la plaque neurale est délimitée par des bourrelets neuros céphalique ou neuro médulaires

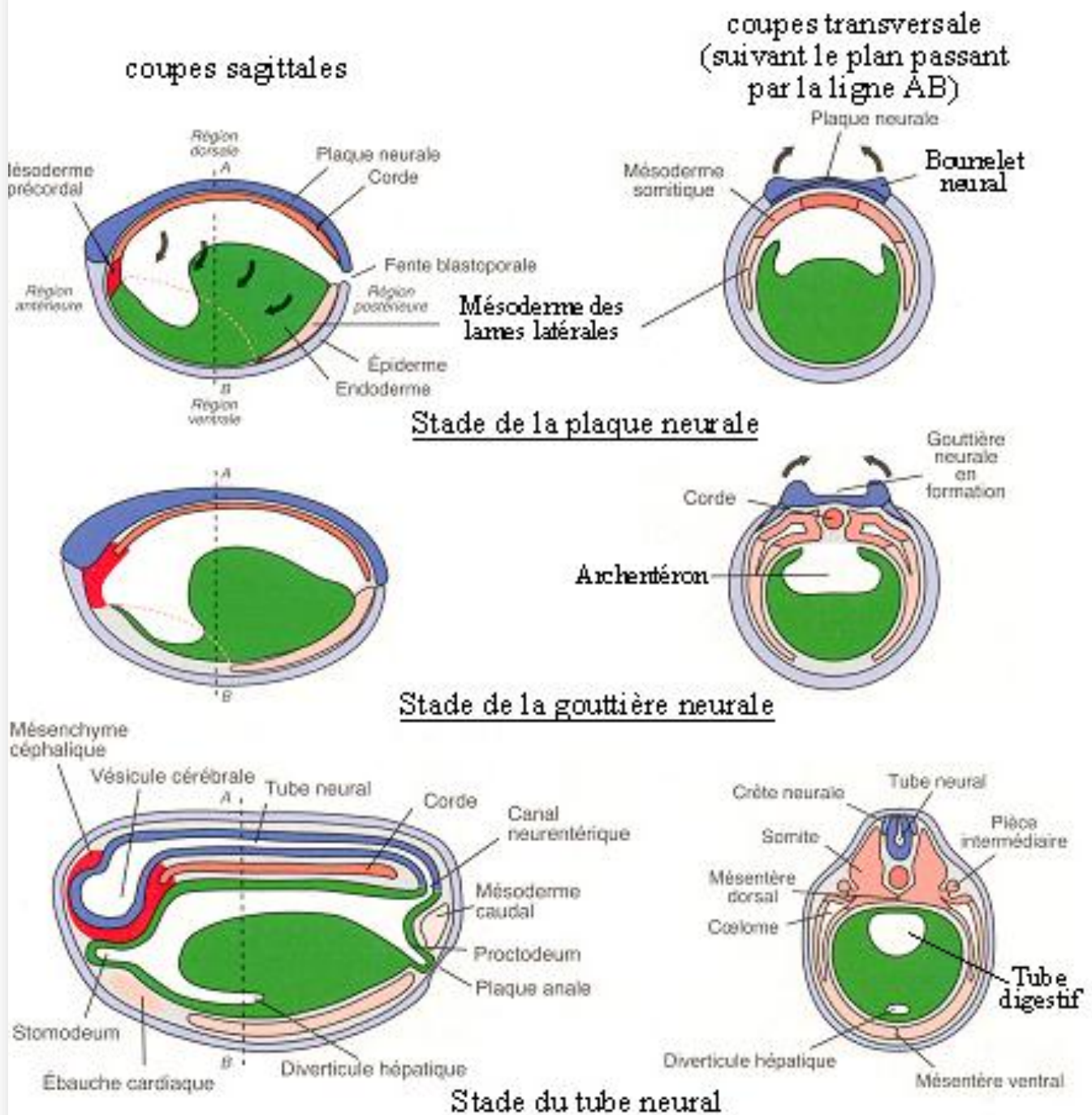
Ce stade est appelé stade de la « raquette de tennis »

Les bourrelets vont converger l'un vers l'autre de telle sorte que la plaque neurale va s'incurver et réduire de diamètre : on l'appelle alors gouttière neurale

Ces bourrelets vont fusionner (médulaire puis céphaliques, puis postérieures). On ne distingue plus que le sillon neural.

Le sillon neural va disparaître, ainsi que les bourrelets neuros et on arrive au stade du « tube neural »

## Mouvements morphogénétiques de la neurulation



Le mésoderme somitique va subir un processus important : la métamérisation.  
 Il s'agit de la division (segmentation) du mésoderme somitique en blocs cellulaires pairs individualisés les uns par rapport aux autres et ces blocs sont appelés somites.  
 Cette métamérisation va se dérouler dans la région dorsale de l'embryon (là où se situe initialement le mésoderme somitique) selon un sens antéro postérieur



Le mésoderme des lames latérales va subir un mouvement d'extension divergente pour tapisser toute la région ventrale de l'embryon. au stade du tube neural, les lames ont terminé ce mouvement et elles vont fusionner. Cette zone de fusion donne le mésentère ventral qui, à terme, va disparaître.  
 Ce mésoderme va progressivement être creusé par une cavité qui se forme : le coelome. Il va donc être formé de deux feuillettes : la somatopleure (accolée à l'ectoderme) et la splanchnopleure (accolée à l'endoderme)

Le mésoderme des pièces intermédiaires est apparu entre le mésoderme somitique et le mésoderme des lames latérales. Il va se métamériser comme le somitique.

#### **Evolution de l'endoderme :**

En fin de gastrulation, il est situé en partie ventrale de l'embryon. il va subir un mouvement d'extension divergente de la région dorsale vers la région ventrale.

Il a pour but d'envelopper totalement l'archentéron

Quand la cavité de l'archentéron est totalement entouré par l'endoderme, il prend le terme de tube digestif ou intestin.

#### **5) L'ORGANOGENESE (OU LA SUITE DE L'ORGANOGENESE SI ON CONSIDERE LA NEURULATION COMME LE DEBUT DE L'ORGANOGENESE)**

L'embryon s'allonge de façon très importante suivant un axe antéro postérieur

L'évolution des différents feuillettes :

##### **a) L'ectoderme**

- Epiderme (ectoderme banal)

Il recouvre l'intégralité de la surface de l'embryon.

Cet épiderme peut demeurer comme tel et constituera la surface de la peau ou qui constituera des fanères (ongles, sabots, écailles, poils...)

Il peut également donner des placodes sensorielles (cristallin, vésicules optiques, ...)

- Neurectoderme

Durant la neurulation, il donne le tube neural. Le tube neural dans la région antérieure a un diamètre plus important que dans la partie postérieure.

Le neurectoderme donne le prosencéphale (télencéphale et diencephale), le mésencéphale (mésencéphale) et le rhombencéphale (métencéphale et le myelencéphale)

A l'origine le neurectoderme comporte également les crêtes neurales mais elles s'en séparent et migrent (cf tableau)

### *b) Le mésoderme*




- Mésoderme cordal et précordal (= mésoderme axial)

La corde va progressivement régresser et à la fin de l'organogénèse, elle aura totalement disparu.

Le mésoderme précordal persistera autour de la région antérieure du cerveau et donnera le mésenchyme céphalique.

- Mésoderme somitique(= mésoderme paraxial)

Les somites vont continuer à se différencier en trois parties :

-  Le sclérotome
-  Le myotome
-  Le dermatome

- Mésoderme des pièces intermédiaires

Il est à l'origine de l'intégralité de l'appareil urinaire et d'une partie de l'appareil génital (associé au mésoderme des lames latérales).

- Mésoderme des lames latérales

Il a fusionné avec la région dorsale de l'embryon juste au dessus de l'endoderme qui donne le mésentère dorsal qui persistera .

Il est toujours constitué de la somatopleure (contribue à l'appareil cardiaque et membres et appendices) et de la splanchnopleure (donne la majeure partie du système cardiaque et l'intégralité du système vasculaire et respiratoire)

Le coelome sera à l'origine de la cavité péritonéale, cardiaque externe et pleurale

### *c) L'endoderme*

Il a complètement enrobé l'archentéron et ses dérivés vont être situés au niveau des épithéliums de l'appareil digestif mais on le retrouve également au niveau de l'appareil respiratoire et au niveau des glandes associées à ces deux appareils. L'épithélium de la vessie également va exclusivement dériver de l'endoderme

A la fin du stade du bourgeon caudal, l'embryon va sortir de sa membrane de fécondation et éclore : cette éclosion marque la fin de l'embryogénèse mais pas la fin de l'organogénèse.

La fin de l'organogénèse est marquée par la fin de la métamorphose (l'individu n'aura plus qu'à grandir en taille pour devenir un adulte fonctionnel).

### III. LE DEVELOPPEMENT DES OISEAUX

Modèle : le poulet (*Gallus domesticus*)

Les oiseaux sont des amniotes et permettent de comprendre certaines modalités de base de développement des vertébrés supérieurs et plus précisément les annexes embryonnaires (ou annexes extra embryonnaires).

Elles permettent à l'embryon de se développer de façon autonome sans devoir passer par une phase larvaire suivie d'une métamorphose et permettent à l'embryon de se développer en s'affranchissant du milieu aquatique !

#### 1) L'ŒUF INSEGMENTE

Le vitellus occupe la majeure partie du volume de l'ovocyte II. Au sommet de cette masse de vitellus va se trouver le noyau entouré d'une membrane de cytoplasme actif : cet ensemble forme le disque germinatif ou cicatricule. Ce noyau est bloqué en métaphase de seconde division méiotique.

Avant fécondation, il y a déjà deux axes chez l'ovocyte II : un pôle animal (où se situe le disque germinatif) et un pôle végétatif.

L'axe dorso ventral est parallèle à l'axe pôle anim-végétatif mais il ne concerne que le disque germinatif.

La partie ventrale de cet axe est située en regard de la masse de vitellus et la partie dorsale est située en regard de la membrane cytoplasmique

Ce jaune est délimité par la membrane vitelline et le plasamalemme (membrane cytoplasmique).

L'ovocyte II est toujours ovulé par l'ovaire gauche toutes les 24h.

La fécondation permet la reprise et l'achèvement de la méiose.

Dès que la méiose est terminée il y a fusion du noyau du spermatozoïde et du gamète femelle. Cette fécondation est polyspermiq ue mais un seul spermato sera fécondant.

Au départ l'axe antéro postérieur est perpendiculaire à l'axe dorso ventral de l'embryon : le plan de symétrie est donc déterminé car il passe par ces deux axes

#### 2) LA SEGMENTATION

Elle va se dérouler en totalité (ou presque) durant le transit de l'embryon dans l'oviducte. Au moment de l'oviposition (ponte de l'œuf), c'est un embryon en fin de blastula qui sera dans l'œuf.

##### *a) La formation de la blastula primaire*

La segmentation commence 5h après la fécondation. Elle va être méroblastique et discoidale (ne concerne que le disque germinatif)

Dès le commencement de la segmentation, le disque germinatif devient le blastodermme.

La première division de segmentation (sillon de segmentation méridien) suit l'axe dorso ventral tout comme le deuxième qui est perpendiculaire au premier.

Il y a un stade à 6 cellules (troisième division) en suivant deux sillons parallèles aux premiers sillons. Ce stade est asynchrone et donne des blastomères de tailles inégales.

La quatrième division donne aussi des blastomères de tailles inégales et on va obtenir 8 blastomères centraux et 8 blastomères périphériques.

Il y a formation d'un syncytium (= ensemble de noyaux dans un cytoplasme commun)

La cinquième division est la première à s'effectuer suivant un plan latitudinal. Elle va faire apparaître deux couches de cellules au niveau du blastoderme. Ces cellules sont désormais totalement

délimitées par la membrane cytoplasmique. Par contre, en périph, les cellules forment toujours un syncytium.

Une cavité de segmentation apparait : c'est le blastocoele primaire.

Le stade de la blastula primaire (64-128 cellules).

Les cellules en position centrale (au dessus de cavité blastocoelienne) et forment trois ou quatre couches. La cavité et l'ensemble de ces cellules centrales forment l'aire pellucide.

L'aire opaque forme un anneau autour de l'aire pellucide qui regroupe trois groupes de cellules réparties en trois zones :

Le rempart germinatif (composé de cellules bien délimités, située au contact des cellules de l'aire pellucide

La zone de recouvrement

La zone de jonction : constituée de cellule pas encore tout a fait fermées au ctroplasma qui l'entoure ; constituée de grosses cellules.

### ***b) La formation de la blastula secondaire (ou la prégastrulation)***

Se forme à l'issue de deux délaminations successives à partir des cellules de l'aire pellucide. Les cellules de l'aire pellucide forment alors cinq à six couches de cellules superposées.

Le premier mouvement de délamination consiste au fait que certaines cellules migrent individuellement dans le blastocoele et restent en suspension à l'intérieur (hypoblaste primaire)

Le second mouvement va se situer sur l'axe antéro postérieur : c'est un mouvement de migration d'ensemble de ces cellules appartenant au rempart germinatif. Elles vont également aller dans le blastocoele primaire et forme l'hypogalste secondaire.

Les deux types d'hypoglastes vont s'associer pour former l'hypoglaste. La cavité située dorsalement à l'hypoglaste s'appelle le blastocoele secondaire. Celle qui est située en dessous s'appelle l'archentéron primaire.

Cette blastula est maintenant didermique (constituée de deux feuillets) alors que la blastula primaire ne possédait qu'un seul feuillet.

Ces deux feuillets sont l'épiblaste et l'hypoblaste.

A partir de ce stade on peut savoir quelle est l'extrémité antérieure et quelle est l'extrémité postérieure de l'axe antéro postérieur.

En effet, la deuxième délamination d'où se forme l'hypoblaste secondaire se fait sur l'axe antéro postérieur. Le côté où cet hypoblaste se forme est le côté postérieur.

L'œuf est alors pondu ( 24h après fécondation). Si l'œuf est mis en incubation tout de suite après sa ponte, le développement de l'embryon continuera sans interruption.

Mais il peut être couvé plus tard et on repart à un nouveau temps t=0

### ***c) La carte des territoires présomptifs***

Les dérivés de l'aire opaque se retrouveront juste dans les annexes embryonnaires (pas d'aire opaque qui l'individu adulte en gros)

L'hypoblaste ne sera pas non plus organogène (pas de dérivé de l'hypoblaste dans le futur embryon et futur individu).

L'épiblaste va avoir une destinée organogène mais également une destinée sous forme d'annexes embryonnaires.

Donc les organes du futur individu ne proviendront que de l'épiblaste.

Les territoires ectodermiques présomptifs resteront à la surface de l'embryon

### 3) LA GASTRULATION

#### a) *Morphologie externe*

Elle commence dès le début de l'incubation.

Le blastomère passe d'une forme discoidale ronde à une forme ovale (s'allonge selon son axe antéro-postérieur). Sa région antérieure va être plus large que la région postérieure.

D'autre part, un épaississement va apparaître dans la région postérieure exactement sur l'axe antéro-postérieur. Cet épaississement va ensuite s'allonger sous la forme d'une ligne et va s'allonger selon le sens antéro-postérieur (vers la région antérieure). Cet épaississement qui s'allonge selon une ligne s'appelle la ligne primitive. Elle atteint son maximum d'élongation après 18h d'incubation.

L'extrémité antérieure de la ligne est appelée le nœud de Hensen.

La gastrulation sera terminée lorsque la ligne primitive et le nœud de Hensen auront totalement disparu (donc 48h d'incubation).

La ligne primitive est l'équivalent du blastopore chez les amphibiens : c'est une zone d'invagination cellulaire.

#### b) *Les mouvements morphogénétiques*

Les schémas représentent le blastoderme en vue dorsale. La partie gauche correspond à l'épiblaste (feuillet le plus dorsal de l'embryon). la partie droite représente également le blastoderme mais ce qui est sous l'épiblaste, en profondeur : le microblaste et le blastocoele secondaire.

On y voit également également la ligne primitive qui commence dans la région postérieure et est délimitée par un « gros point » : le nœud de Hensel.

La gastrulation commence à la 2<sup>ème</sup> heure d'incubation mais les premiers feuilletts vont commencer à s'invaginer à 10h d'incubation. Entre ces deux temps, il y aura des mouvements d'extension et de convergence des territoires vers la ligne primitive. Suite à ces mouvements, les premiers territoires qui vont arriver en premiers et s'invaginer seront l'endoderme présomptif et le mésoderme extra-embryonnaire. Cette invagination se fait par un mouvement d'involution et d'immigration → mouvement d'embolie. Ils ne vont pas se retrouver au même niveau de profondeur dans l'embryon. L'endoderme va repousser progressivement l'hypoblaste et ils seront à la même profondeur alors que le mésoderme extra emb. Va s'invaginer dans la blastocoele secondaire et va créer un feuillet entre l'épiblaste dorsal et l'hypoblaste.

Donc l'épiblaste est le plus dorsal, puis le mésoderme, puis l'hypoblaste et l'endoderme.

Une fois invaginé, l'endoderme va subir des mouvements d'extension vers la région antérieure de l'embryon et un mouvement de divergence vers les régions latérales (extension divergente).

Le mésoderme extra emb. Va également subir ces mouvements.

A partir de 14h d'incubation, tous les autres territoires mésodermiques vont commencer à s'invaginer à leur tour (mésoderme axial → chorde ; mésoderme somitique ; mésoderme des lames latérales ; mésoderme extra embryonnaire). C'est la raison pour laquelle on le voit tous s'aligner le long de la ligne primitive (qui s'est très fortement allongée).

L'endoderme a fini de s'invaginer à 15h d'incubation. Il poursuit son mouvement d'extension vers la région antérieure de l'embryon et a divergé de façon à occuper la moitié médiane de l'embryon.

Le mésoderme extra emb. Poursuit son mouvement : il s'étend vers la région antérieure de l'embryon pour occuper les bords latéraux de l'embryon (sur le blastoderme).

Les autres territoires mésodermiques restent sur l'axe médian (plus antérieur = mésoderme axial, puis mésoderme somitique puis des lames latérales).



A 18h d'incubation (la ligne primitive ne s'allonge plus) mais le blastoderme continue de s'allonger. Le nœud de Hensel va reculer en position postérieure. Il n'y a presque plus de mésoderme présomptif à invaginer. La gastrulation ne se terminera qu'à 48h d'incubation et jusque là, la ligne primitive va persister (même si elle régresse) mais tant qu'elle existera, il restera toujours un peu de mésoderme présomptifs à invaginer.

L'essentiel de la surface du blastoderme est recouvert par de l'ectoderme (mouvement d'épibolie). Il est subdivisé en neurectoderme (moitié antérieure de l'embryon seulement, sur la moitié médiane de l'embryon) et en épiderme (bleu ciel. S'étale plus largement sur tout l'axe antéro postérieur et occupe une très large moitié latérale du blastoderme).

Juste sous l'ectoderme et le reliquat de mésoderme présomptifs se trouvent les différents types de mésoderme.

Le mésoderme axial a sa position définitive (extension convergente sur l'axe médian de l'embryon et restera dans cette disposition) : il forme un prolongement céphalique ou chorde.

Juste latéralement à la chorde se trouve le mésoderme somitique qui a aussi sa position définitive (extension convergente vers la région antérieure de l'embryon) et se dispose latéralement par rapport à la chorde et reste disposé sur l'axe médian du blastoderme.

Le mésoderme des lames latérales n'a pas encore sa position définitive. Il a subi un mouvement d'extension vers la région antérieure et diverge vers les bords latéraux du blastoderme (extension divergente).

Le mésoderme extra embryonnaire occupe une large moitié latérale du blastoderme presque jusqu'à l'extrémité antérieure. La région antérieure externe sans mésoderme est la région du pro-amnios.

Les tissus les plus profonds (endoderme et hypoblaste).

L'endoderme occupe une moitié axiale sur la partie ventrale. L'hypoblaste occupe toute la moitié latérale de l'embryon mais va progressivement reculer.

Le mésoderme axial s'invagine au niveau du nœud de Hensel. Après s'être invaginé, on va le retrouver sous le neurectoderme

(voire dans un livre !)

Le mésoderme axial est sous le neurectoderme

Le mésoderme somitique est plus latéralement puis ensuite le mésoderme des lames latérales.

A 18-20h : dans la moitié antérieure, les trois feuilletts primordiaux sont en position, et la neurulation va commencer (à 20h). dans la moitié postérieure, la ligne primitive est encore présente : la moitié postérieure est encore en gastrulation → les deux processus vont se chevaucher au sein du même blastoderme.

La gastrulation ne prendra fin qu'à 48h d'incubation et la neurulation commence à 20h d'incubation donc elles auront lieu en même temps mais pas au même endroit car pour que la neurulation puisse commencer dans une région, il faut que la gastrulation de cette région soit terminée.

#### 4) L'ORGANOGENESE

##### a) *Evolution du neurectoderme = neurulation*

Neurulation = début de l'organogénèse (oui on le dit encore !). c'est la formation du SNC (cerveau plus moelle épinière). Elle ne peut se produire que dans la moitié antérieure pour le moment (là où la gastrulation est terminée) et commence à 20h d'incubation.

Elle ne concerne que le neurectoderme qui va commencer à s'épaissir pour donner la plaque neurale limitée par les bourrelets neuraux. Ces bourrelets vont se soulever et converger pour former une gouttière neurale (dérivée de la plaque neurale). Ces bourrelets finissent par se rejoindre et donnent un tube neural relié aux bourrelets car un sillon neural.

Dès lors que le tube neural est totalement fermé, la surface dorsale de l'embryon est totalement tapissée d'épiderme.

La partie qui est en gastrulation diminue progressivement.

Au bout de 48h d'incubation, la partie dorsale est totalement recouverte par de l'épiderme : le tube neural est donc totalement fermé ( fermeture à son extrémité postérieure à 44h d'incubation) (même chose que chez les amphibiens).

### ***b) Evolution de l'endoderme = formation de l'intestin (=tube digestif)***

La région antérieure du blastoderme va subir un repli en doigt de gant qui va avoir deux conséquences :

- Il va soulever la région antérieure de l'embryon du jaune. Ce soulèvement va délimiter les territoires strictement embryonnaires des territoires extra embryonnaires. La partie qui n'est plus en contact avec le jaune va donner l'embryon à proprement parlé (strictement embryonnaire).
- L'archentéron au niveau du repli en doigt de gant va se retrouver coincé entre deux épaisseurs d'endoderme ce qui va créer une cavité : le tube digestif antérieur(ou intestin antérieur).

Ce repli (= repli céphalique) va progresser vers la région postérieure de l'embryon. a 45h, un phénomène similaire va se produire dans la partie postérieure de l'embryon : formation d'un repli caudal qui va soulever la région postérieure de l'embryon au dessus du jaune (partie embryonnaire) et les territoires qui sont encore au contact du jaune constitueront les annexes embryonnaires.

Ce repli caudal pince également l'archentéron et forme le tube digestif postérieur.

Les deux replis vont progresser en direction l'un de l'autre et vont quasiment converger à 96h d'incubation. Il restera un fin canal entre eux : le pédicule vitellin.

### ***c) Evolution du mésoderme***

Métamérisation du mésoderme somitique à partir de la 20<sup>ème</sup> heure d'incubation. Se déroule comme chez les amphibiens (axe et sens antéro postérieur) → formation de blocs cellulaires pairs : les somites. La première paire apparaît à 20h puis une paire va se former par heure (ex : 24h d'incubation → 4 paires de somites).

Ces somites se différencient comme les amphibiens.

Vers 30h d'incubation : le mésoderme des pièces intermédiaires apparaît.

Le mésoderme des lames latérales va, comme chez les amphibiens, se scinder en une cavité (le coelome) et on va avoir deux feuilletts distincts : la somatopleure et la splanchnopleure (ventrale).

La splanchnopleure va donner le système cardio vasculaire de l'embryon et le système vasculaire extra embryonnaire

## IV. LES ANNEXES EMBRYONNAIRES

Le développement de l'embryon chez l'oiseau nécessite des structures annexes : situées en dehors du corps de l'embryon et non organogène. Ces structures annexes sont appelées annexes embryonnaires ou extra embryonnaires.

Elles se développent simultanément dans l'embryon lui-même et dans le prolongement de ses feuillets constitutifs

Le tube neural, la crête neurale, La corde, les somites, le mésoderme des pièces intermédiaires.

L'endoderme va donner l'intestin va va s'étendre au delà des régions embryonnaires sous forme d'endoderme extra embryonnaires.

Les feuillets des lames latérales (somatop et splanchnop) vont se prolonger en extra embryonnaire sans frontière entre les parties embryonnaires et extra embryonnaire.

Ces annexes embryonnaires sont des structures transitoires qui vont être éliminées à l'éclosion ou durant les jours qui vont suivre. Ces annexes sont au nombre de trois :

- La vésicule vitelline
- L'amnios
- L'allantoïne

Ces annexes assurent la protection de l'embryon durant son développement et son autonomie métabolique (nutrition, respiration, excrétion).

### 1) VESICULE VITELLINE

Va envelopper tout le vitellus. Elle commence à se former au milieu de la gastrulation (vers 24h d'incubation) et sera complètement fermée au 6<sup>ème</sup> jour d'incubation. Les annexes sont toujours formées de deux feuillets accolés. Ici, c'est l'endoderme extra embryonnaire et la splanchnopleure extra emb.

#### **La vascularisation extra embryonnaire :**

Le vitellus va servir à nourrir l'embryon pendant son développement grâce aux cellules de l'endoderme extra embryonnaire qui possèdent des enzymes qui vont permettre la dégradation du vitellus. Les molécules solubles issues de cette dégradation vont passer dans la splanchnopleure extra embryonnaire et vont remonter jusqu'à l'embryon afin de nourrir ses cellules.

Le reliquat de vitellus va se rétracter dans l'intestin du poussin pour le nourrir pendant les deux à quatre jours suivant l'éclosion.

### 2) AMNIOS

L'amnios va se former au bout de 33h d'incubation et sera complètement formé au 4<sup>ème</sup> jour.

Les deux feuillets qui vont le former sont l'ectoderme extra emb et la somatopleure extra emb

La somatopleure et l'ectoderme ne se vascularisent pas donc l'amnios ne sera pas vascularisé.

Il commence par se former par le replis amniotique céphalique de la région ventrale vers la région dorsale

Ensuite il y a la formation d'un repli céphalique caudal qui va fusionner avec l'autre. Le liquide amniotique provient de la déshydratation de l'albumen.

#### **Deux rôles :**

- Protection mécanique de l'embryon

- Protection de l'embryon contre la déshydratation (création d'un milieu aquatique → grande étape de l'évolution car ça a permis de s'affranchir du milieu aquatique)

Amnios et séreuse vont être éliminées au moment de l'éclosion.

### 3) L'ALLANTOÏDE

Commence à se former à 60h d'incubation et finit à 14 jours. Les deux feuilletts extra embryonnaires sont l'endoderme et la splanchnopleure extra embryonnaire (donc vascularisation car présence de splanchnop)

L'allantoïde commence à se former par la formation du diverticule ventral qui va prendre énormément de place

La paroi de l'allantoïde va remplir tout l'espace laissé libre au sein de l'œuf (= coelome extra embryonnaire). La partie externe de l'allantoïde est également accolée contre la séreuse et la membrane

#### Roles :

- Echanges gazeux entre milieu extérieur et embryon (au travers de la coquille calcaire).
- Nutrition : dégradation de l'albumen (paroi de l'allantoïde accolée à l'albumen et prélève l'eau et certaines molécules issues de la dégradation de l'albumen → vont passer dans la splanchnopleure puis circulation sanguine extra emb puis remonter vers l'embryon)  
Absorption du calcium au niveau de la coquille calcaire  
Fragiliser la coquille calcaire (plus de facilité pour l'éclosion)
- Excretion : élimination du CO<sub>2</sub> par voie inverse de l'oxygène (embryon → circulation emb → circulation extra emb → coquille calcaire). Déchets non gazeux stockés dans l'allantoïde jusqu'à la fin du développement de l'embryon

exosup.com