

Raphaël Franquinet

Jean Foucrier

Michel Vervoort

Atlas **d'Embryologie** **descriptive**

3^e édition

DUNOD

Les illustrations de l'ouvrage ont été réalisées par Raphaël Franquinet
Illustration de couverture : Blastula de grenouille.
Media for medical / Photo take / Carolina Biological Supply Company

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage. Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements	d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).
	

© Dunod, Paris, 1998, 2003, 2013
ISBN 978-2-10-059122-0

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	VII
Chapitre 1 – Introduction	1
1.1 Les étapes du développement	1
1.2 Les diverses phases de l'embryogenèse	1
1.2.1. La fécondation	1
1.2.2. La segmentation (ou clivage)	3
1.2.3. La gastrulation	10
1.2.4. L'organogenèse	14
Chapitre 2 – Développement d'un Nématode : <i>Cænorhabditis elegans</i>	17
2.1 L'œuf insegmenté	17
2.2 La segmentation	21
2.3 La gastrulation	21
2.4 L'organogenèse	24
Chapitre 3 – Développement d'une Annélide : <i>Arenicola cristata</i>	27
3.1 L'œuf insegmenté	27
3.2 La segmentation	27
3.3 La gastrulation et l'organogenèse embryonnaire	31
Chapitre 4 – Développement d'un Insecte : <i>Drosophila melanogaster</i>	37
4.1 L'œuf insegmenté	37
4.2 La segmentation	40
4.3 La gastrulation	40
4.4 L'organogenèse	43

Table des matières

Chapitre 5 – Développement d'un Échinoderme : <i>Paracentrotus lividus</i>	47
5.1 L'œuf insegmenté	47
5.2 La segmentation	47
5.2.1 Les étapes chronologiques	47
5.2.2 Les territoires présomptifs	51
5.3 La gastrulation	51
5.4 Formation de la larve pluteus	53
Chapitre 6 – Développement d'un Urochordé : <i>Halocynthia roretzi</i>	57
6.1 L'œuf insegmenté	57
6.2 La segmentation	58
6.3 La gastrulation	63
6.4 L'organogenèse	64
6.4.1 Neurulation	64
6.4.2 Formation de la larve têtard	65
Chapitre 7 – Développement d'un Poisson : <i>Danio rerio</i>	69
7.1 L'œuf insegmenté	69
7.2 La segmentation	71
7.3 La gastrulation	75
7.4 L'organogenèse	75
7.4.1 De 10 h à 24 h	75
7.4.2 De 24 h à 48 h	78
Chapitre 8 – Développement d'un Amphibien : <i>Xenopus laevis</i>	83
8.1 L'œuf insegmenté	83
8.2 La segmentation	86
8.3 La gastrulation	87
8.4 L'organogenèse	94
8.4.1 La neurulation	94
8.4.2 Achèvement de l'organogenèse	94
Chapitre 9 – Développement d'un Oiseau : <i>Gallus domesticus</i>	99
9.1 L'œuf insegmenté	99
9.2 La segmentation	101
9.3 La gastrulation	106

9.4	L'organogenèse	109
9.4.1	Événements précoces	109
9.4.2	De 24 à 33 h d'incubation	110
9.4.3	De 33 à 72 h d'incubation	112
9.5	Mise en place des annexes embryonnaires	117
9.5.1	La vésicule vitelline	117
9.5.2	L'amnios	118
9.5.3	L'allantoïde	118
DÉVELOPPEMENT DES MAMMIFÈRES		121
Chapitre 10 – Développement d'un Mammifère : <i>Mus musculus</i>		123
10.1	L'œuf insegmenté	123
10.2	La segmentation	125
10.3	L'évolution du blastocyste	127
10.3.1	Implantation utérine	127
10.3.2	L'amniogenèse	128
10.3.3	La gastrulation	130
10.4	L'organogenèse	134
Chapitre 11 – Développement d'un Mammifère : <i>Homo sapiens</i>		137
11.1	L'œuf insegmenté	137
11.2	La segmentation	140
11.3	L'évolution du blastocyste	140
11.3.1	Nidation (ou Implantation)	140
11.3.2	Amniogenèse et formation du lécihocèle	142
11.3.3	La gastrulation	142
11.4	L'organogenèse	147
Chapitre 12 – Addendum Mammifères : Annexes embryonnaires		151
12.1	L'amniogenèse	151
12.2	La placentation	151
12.2.1	Les villosités placentaires	153
12.2.2	Implication des différentes annexes	153
12.2.3	Les différents types de placenta chez les Mammifères Euthériens	156
Bibliographie		159
Index		163

AVANT-PROPOS

La Biologie du développement fait partie des disciplines biologiques qui connaissent actuellement un essor considérable pour ne pas dire spectaculaire. Ceci est en partie imputable au fait que l'utilisation pertinente d'outils et de concepts issus directement de la biologie et de la génétique moléculaire a entraîné un renouvellement profond des approches méthodologiques traditionnelles destinées à comprendre le comment de la formation d'un nouvel être.

Il n'en demeure pas moins qu'héritée d'une longue série de travaux d'observation, initiés de façon décisive au cours du siècle dernier, l'embryologie descriptive constitue un passage obligé pour appréhender la causalité des phénomènes relatifs au développement. Aussi cet ouvrage a-t-il été conçu dans le but d'offrir aux étudiants des premier et deuxième cycles, les éléments descriptifs de base concernant l'embryogenèse d'un certain nombre d'espèces qui, pour des raisons variées, ont été choisies comme des archétypes pouvant rendre compte à la fois de certaines modalités spécifiques du taxon auquel ces espèces appartiennent et de caractéristiques particulières illustrant la diversité relativement restreinte des modes précoces de développement observés dans le règne animal.

Pour la majorité des étudiants de premier cycle, la Biologie du développement, sous ses différentes facettes, constitue une discipline nouvelle, tout à la fois fascinante mais difficile à appréhender. Acquérir un vocabulaire nouveau, imaginer des structures en trois dimensions évoluant dans le temps, réfléchir sur des concepts intégrant tous les champs disciplinaires biologiques sont en effet les obstacles à surmonter pour quiconque découvre l'embryologie. Conscients de ces écueils, nous avons été amenés à exercer un certain nombre de choix dictés par un souci de didactisme. Ainsi avons-nous retenu à titre d'exemples pour illustrer le développement des espèces animales, ceux auxquels il est fait généralement référence dans les enseignements universitaires concernant la Biologie du développement. De plus, quitte à paraître simplificatrice voire parfois artificielle, notre présentation des différents modèles de développement suit la classification zoologique, et pour chaque exemple donné, nous nous sommes efforcés de garder un même plan essentiellement basé sur la chronologie des étapes embryogénétiques.

Par ailleurs, nous nous sommes volontairement limités à n'exposer que des données descriptives, en écartant l'évocation des mécanismes sous-tendant les processus morphogénétiques observés. De même, à l'exception des chapitres relatifs aux annexes embryonnaires, les aspects fonctionnels des structures se mettant en place au cours du développement n'ont pas été traités. De plus, confrontés à l'obstacle dressé par le problème de la terminologie, obstacle créé soit par l'imprégnation anglo-saxonne soit par les usages rattachés aux domaines médical ou scientifique, nous avons privilégié les termes utilisés le plus couramment dans la littérature scientifique non sans avoir donné au préalable les synonymes qui s'y rattachent. Toujours à propos de la terminologie, nous avons opté pour l'utilisation systématique du suffixe « derme » pour désigner les territoires embryonnaires, tout en sachant que celui-ci est classiquement réservé aux territoires ou feuilletés déterminés et mis en place définitivement. Compte tenu de la diversité des états de détermination des territoires à un stade donné du développement, et à des fins d'homogénéité terminologique, nous n'avons pas désigné de territoires avec le suffixe « blaste », ce dernier étant généralement utilisé pour nommer les territoires présomptifs. Dans un souci

Avant-propos

de faciliter la lecture des schémas, des couleurs conventionnellement admises servant à identifier les territoires embryonnaires ont été utilisées. Ainsi les gammes de bleu, rouge et jaune ou vert (ici vert) représentent dans l'ordre les feuilletts ectodermiques, mésodermiques, endodermiques et leurs dérivés respectifs.

Seules les étapes relatives au développement précoce ont été traitées dans le cadre de cet ouvrage. De ce fait, les stades larvaires, lorsqu'ils existent, n'ont fait l'objet d'aucune description détaillée.

Loin d'être exhaustif, le contenu de cet ouvrage a pour ambition d'offrir aux étudiants un outil de travail leur permettant de retrouver de façon regroupée la majorité des modèles animaux par lesquels sont traditionnellement illustrés les principaux types de développement embryonnaire.

Aux remerciements exprimés à nos collègues les Professeurs H. Boulekbache, J. Deutsch, G. Peaucellier et M. Wegnez qui nous ont aidés lors des deux éditions précédentes pour la recherche de documents ou pour nous avoir donné certaines informations complémentaires là où la littérature s'avérait parfois particulièrement discrète, nous tenons à en ajouter d'autres à l'intention de A. Mazabraud, L. Pintard, J. Merlet et A. Demilly pour les documents ou informations qu'ils nous ont procurés pour la présente édition.

1.1 LES ÉTAPES DU DÉVELOPPEMENT

À partir du moment où s'est effectuée, lors du phénomène de la fécondation, et hormis les cas de parthénogenèse, la rencontre de deux gamètes parentaux, se met inéluctablement en place, dans les conditions normales, le développement d'un nouvel organisme jusqu'à un stade adulte. Dans la majorité des cas, ce stade se caractérise par l'acquisition d'une potentialité à générer une descendance nouvelle par le biais de la reproduction sexuée (cf. *fig. 1.1*).

L'ensemble des étapes qui permettent ainsi à un œuf fécondé d'aboutir à un être adulte susceptible de se reproduire constitue l'**ontogenèse** de l'organisme considéré. Les stades précoces du développement correspondent à l'**embryogenèse**, période durant laquelle on distingue classiquement, en sus de l'étape initiale de la fécondation, trois phases successives qui sont la **segmentation** (aussi appelée **clivage**), la **gastrulation** et l'**organogenèse**, dont les caractéristiques respectives seront examinées plus loin. Cette période fondamentale du développement se réalise dans un environnement protégé (à l'intérieur d'enveloppes pour les espèces ovipares, au sein de l'organisme maternel chez les espèces vivipares), et permet la mise en place chez le jeune organisme de structures morphofonctionnelles suffisantes lui permettant d'accéder à une relative autonomie à partir de l'éclosion ou de la parturition.

Chez un grand nombre d'espèces, la période qui suit le moment crucial de la naissance d'un nouvel individu, constitue le **développement post-embryonnaire**. Ce dernier peut s'effectuer soit de *façon directe*, (dans ce cas, le jeune acquiert progressivement les caractéristiques de l'état adulte par des processus de croissance), soit de *façon indirecte*, (selon cette modalité, le jeune être subit, lors de son développement, une période de crise profonde correspondant au phénomène de la **métamorphose** qui le fait passer

d'un état larvaire à l'état adulte). Il est à noter que ces règles générales du développement peuvent présenter de nombreuses variantes selon les taxons ou espèces considérés. Ainsi chez les Mammifères placentaires, peut-on distinguer des subdivisions supplémentaires, avec *in utero*, l'existence d'une phase embryonnaire proprement dite à laquelle fait suite une période fœtale se caractérisant essentiellement par des phénomènes de croissance, les principaux organes du jeune individu ayant été formés lors de la phase précédente.

Ces différentes étapes sont regroupées dans le *tableau 1.1*.

1.2 LES DIVERSES PHASES DE L'EMBRYOGENÈSE

1.2.1 La fécondation

La fécondation, outre sa signification génétique permettant le rétablissement de la ploïdie caractéristique de l'espèce, est marquée par deux faits fondamentaux. Le premier est la sortie de l'état d'inertie physiologique dans laquelle se situe le gamète femelle (on assiste notamment à une reprise des échanges respiratoires et des activités enzymatiques, à un possible achèvement voire une initiation des divisions de méiose...). Le second est l'existence de profonds remaniements cytoplasmiques conduisant à une redistribution de constituants aptes à déterminer la mise en place des grands axes de symétrie selon lesquels se réalisera l'organisation du futur embryon.

Il est à remarquer à ce propos que l'œuf est toujours anisotrope, c'est-à-dire asymétrique dans son contenu, ce qui conditionne quelle que soit sa forme, l'existence d'une structure polaire. Parmi les éléments qui déterminent l'asymétrie initiale de l'œuf, fécondé ou non, on peut signaler la position excentrée du noyau associée au processus d'émission des globules polaires, et qui conventionnellement caractérise la région du pôle animal. (Il est à noter que cette

région polaire sera chez beaucoup d'espèces, celle qui donnera topologiquement les territoires à l'origine des parties corporelles céphaliques et des organes des sens, apanage des représentants du règne animal). En position opposée à ce pôle, est défini chez les espèces ovipares, un pôle végétatif généralement enrichi en substances de réserve, le **vitellus**, dont les constituants sont incorporés dans des structures à vocation trophique chez l'embryon et/ou la larve (exemple de l'endoderme à l'origine du tube digestif primitif).

La quantité de vitellus ainsi que la répartition cytoplasmique de ce dernier conditionnent de façon essentielle, non seulement le déroulement, dans la durée et dans les mécanismes, des étapes de l'embryogenèse (cf. *infra*), mais encore le niveau de développement atteint par le nouvel individu notamment lors de la naissance ou de l'éclosion.

Les trois étapes successives qui suivent la fécondation présentent des caractéristiques spécifiques qui sont schématisées dans le *tableau 1.2*.

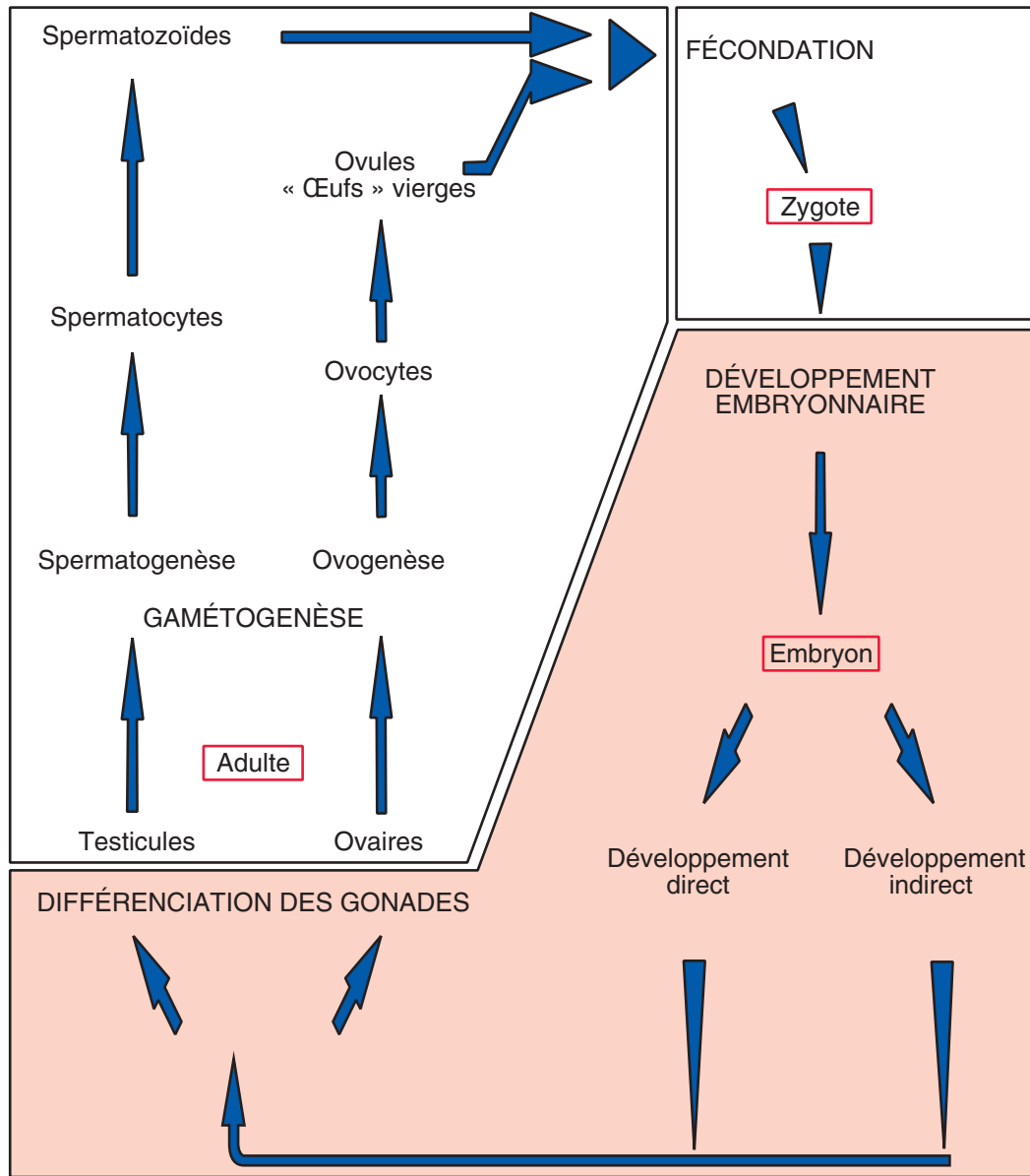
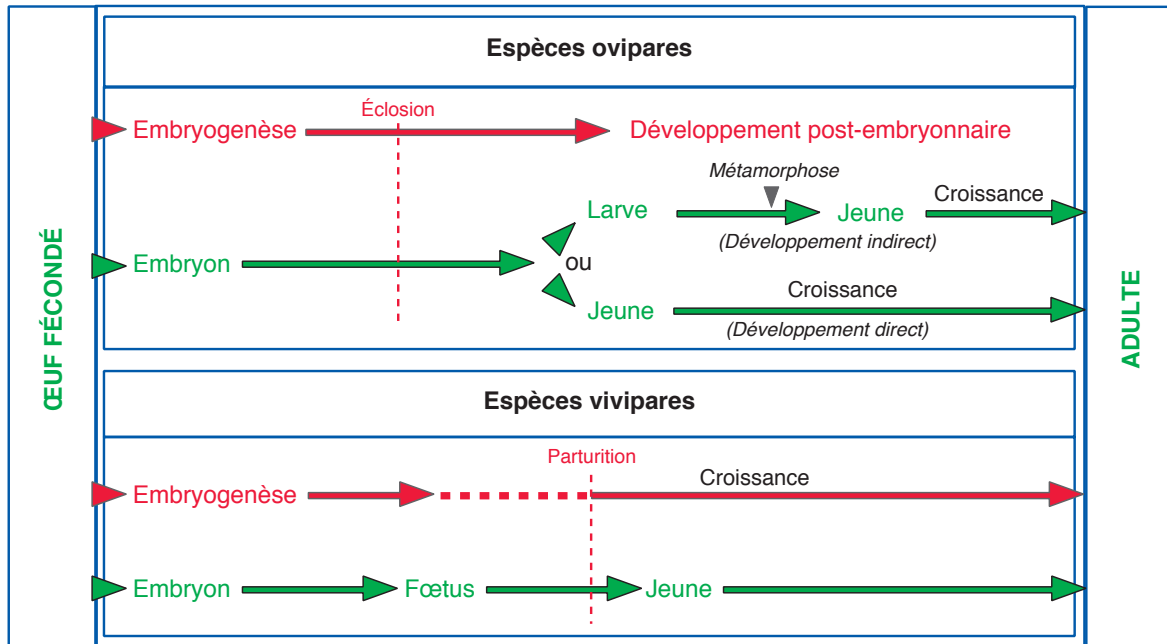


Figure 1.1 – Place du développement embryonnaire dans le cycle vital

Tableau 1.1 – Les différentes modalités ontogéniques du règne animal



1.2.2 La segmentation (ou clivage)

La segmentation correspond fondamentalement à une succession de divisions cellulaires donnant des cellules-filles ou **blastomères**, dont le contenu cytoplasmique provient pour une grande part de la ségrégation du cytoplasme ovocytaire. De plus, au cours de ce processus, le rapport nucléocytoplasmique généralement très faible chez l'ovocyte va progressivement s'approcher des valeurs standards observées pour l'espèce considérée.

L'ensemble des divisions qui se réalisent selon un rythme plus ou moins rapide selon les espèces, aboutit à la formation d'un germe appelé **blastula** (cf. fig. 1.2) dont le volume global reste identique à celui de la cellule initiale. Le germe pluricellulaire ainsi constitué peut présenter une cavité, le **blastocèle**, pour partie délimitée par une couche cellulaire à agencement de type épithélial, et qui s'est progressivement creusée au cours des divisions cellulaires. Ce type de blastula est désigné sous le nom de **cœloblastula** (c'est le cas chez les Échinodermes ou les Amphibiens par exemple), par opposition à un autre type de blastula quasiment dépourvue de cavité nommée **sterroblastula** et que l'on observe notamment chez les Annélides Polychètes (cf. fig. 1.2a). Enfin, selon le type d'œuf considéré, les divisions cellulaires ne pouvant avoir lieu que dans un champ spatial bien délimité (cf. *infra*),

l'achèvement de la segmentation donne naissance à des blastula désignées sous les termes de **périblastula** (cas chez les Insectes) ou bien encore de **discoblastula** (exemple chez les Mollusques Céphalopodes, les Saurapsidés et les Mammifères ovipares) (cf. fig. 1.2b).

La plus ou moins grande abondance de vitellus ainsi que la répartition de celui-ci au sein de la cellule-œuf de départ, entraînent l'existence de deux grands types de segmentation. Elle est le résultat d'une règle constante faisant que plus les substances de réserves, sous la forme de plaquettes ou de globules vitellins, sont importantes dans le cytoplasme, plus les processus mitotiques sont entravés voire même empêchés. Ainsi distingue-t-on une **segmentation totale**, dite **holoblastique**, où les divisions cellulaires affectent l'ensemble de la masse cytoplasmique ovocytaire initiale, les réserves vitellines étant relativement peu abondante, et une **segmentation partielle**, dite **méroblastique** où seule une partie restreinte du cytoplasme, caractérisée par sa pauvreté en vitellus, se trouve être le site exclusif des mitoses successives. Sont concernés respectivement par ces deux types de segmentation, les œufs **alécithes**, **oligolécithes** et **hétérolécithes** d'une part, et les œufs **centrolécithes** et **télolécithes** d'autre part. Les caractéristiques de chacune de ces catégories d'œufs sont reportées dans le tableau 1.3.

Tableau 1.2 – Étapes principales de l'embryogenèse

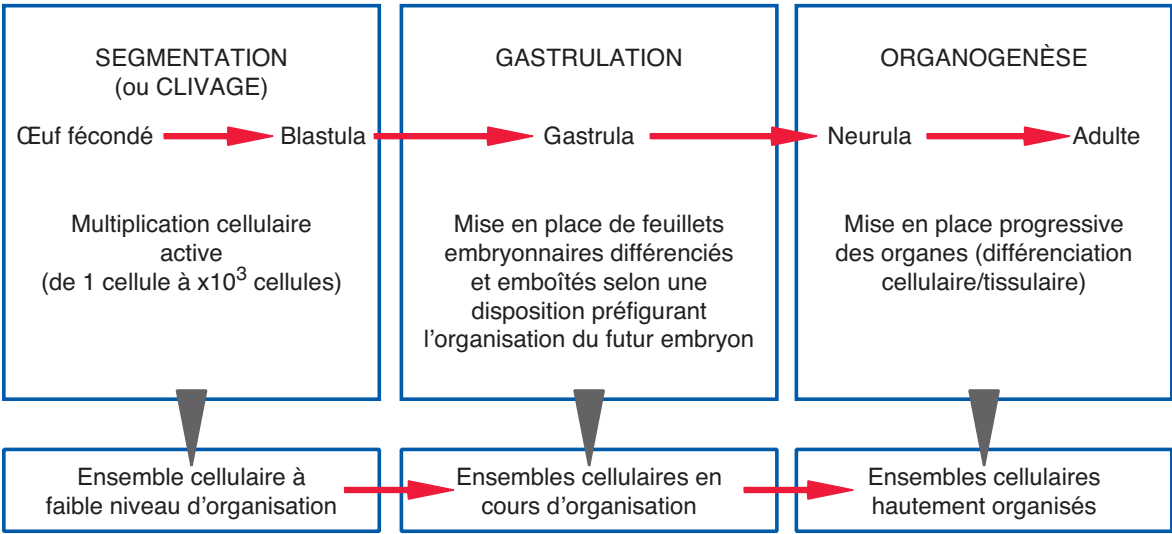
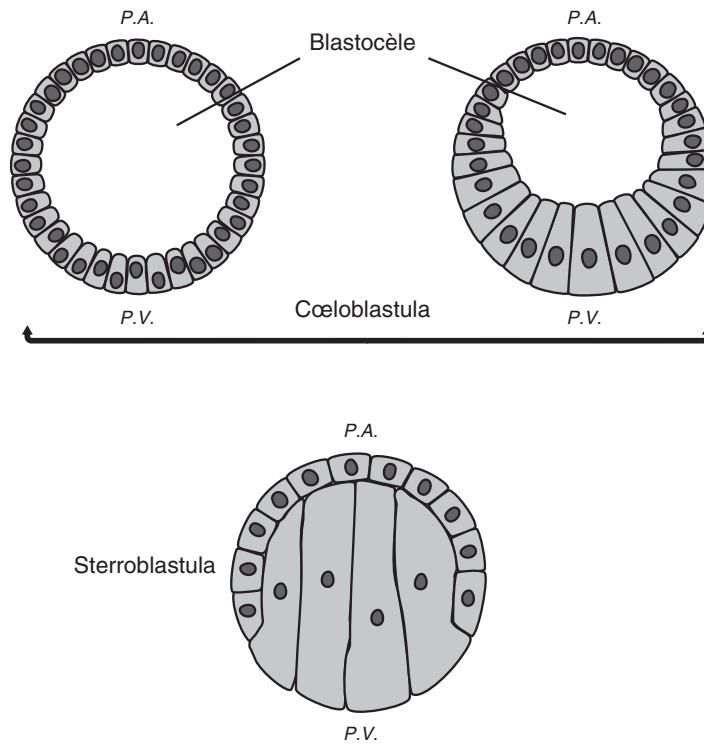


Tableau 1.3 – Caractéristiques des différentes catégories d'œufs

Types d'œufs	Quantité de vitellus	Répartition cytoplasmique	Taille	Exemple de taxons concernés
Alécithes	Pas de réserves	-----	$\pm 100 \mu\text{m}$	Mammifères aplacentaires et placentaires (Métathériens, Euthériens)
Oligolécithes	Réserves peu abondantes	Répartition relativement homogène	$\pm 100 \mu\text{m}$	Échinodermes, Urocordés, Céphalocordés
Hétérolécithes	Réserves peu abondantes	Répartition inégale. Existence d'un gradient vitellin	$\pm 1 \text{ mm}$	Amphibiens, Annélides
Centrolécithes	Réserves très abondantes	Masse vitelline regroupée au centre de l'œuf	$\pm 1 \text{ mm}$	Insectes
Téolécithes	Réserves très abondantes	Distribution généralisée. Zone germinative réduite à l'état d'un disque en position polaire	$\pm 1 \text{ cm}$	Mollusques Céphalopodes, Nombreux Poissons, Sauropsidés (Reptiles / Oiseaux), Mammifères ovipares (Protothériens)

a) Coupes méridiennes de blastula issues de segmentations holoblastiques



b) Coupes de blastula issues de segmentations méroblastiques

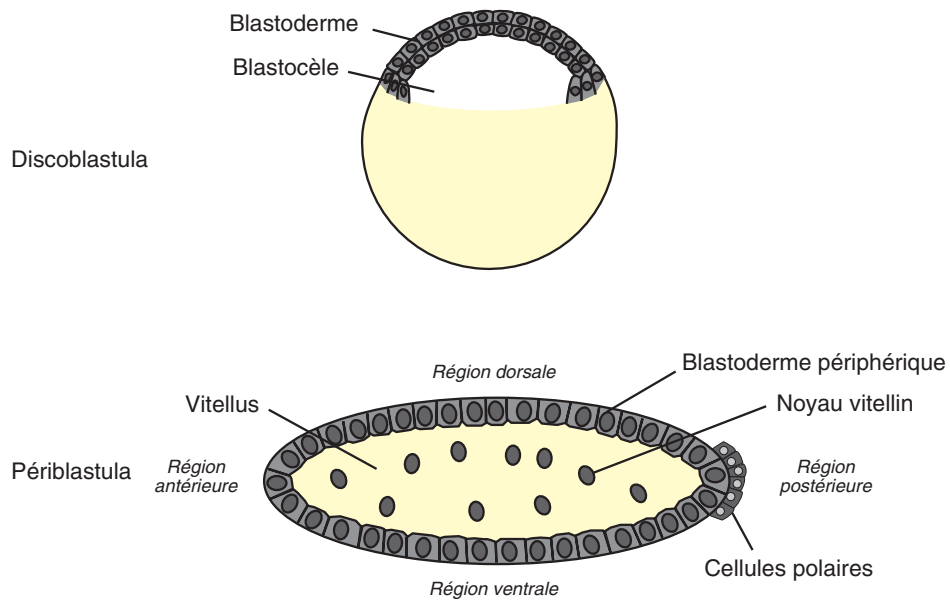


Figure 1.2 - Différents types de blastula

En fonction de la répartition des réserves vitellines et selon la mise en place des différents plans de clivage qui en découle, les cellules-filles issues d'un cycle de division donné peuvent être identiques ou différentes en taille. Particulièrement évidente dans le cas des œufs présentant une **segmentation holoblastique**, cette distinction se manifeste sous la forme de divisions dites **égales** ou **inégaux** en raison des tailles relatives des blastomères obtenus (cf. *fig. 1.3*). Les blastomères sont alors désignés, selon une gamme croissante en taille, sous les termes de **micromères**, **mésomères** et **macromères**. Ces derniers sont préférentiellement localisés au niveau de l'hémisphère végétatif. On note qu'il est rarement observée l'existence de segmentations totales égales pour l'ensemble des cycles de divisions cellulaires relatifs à la segmentation (cas exceptionnel de l'Holothuride *Synapta digitata*). En revanche, tous les œufs à segmentation holoblastique présentent généralement, à la suite au moins de leurs deux premiers cycles de division, des blastomères identiques en taille dans la mesure où les plans de clivage contiennent l'axe pôle animal-pôle végétatif qui se superpose à celui du gradient vitellin quand il existe. Tous les autres plans de clivage ne satisfaisant pas cette condition engendrent majoritairement l'apparition de blastomères inégaux en taille.

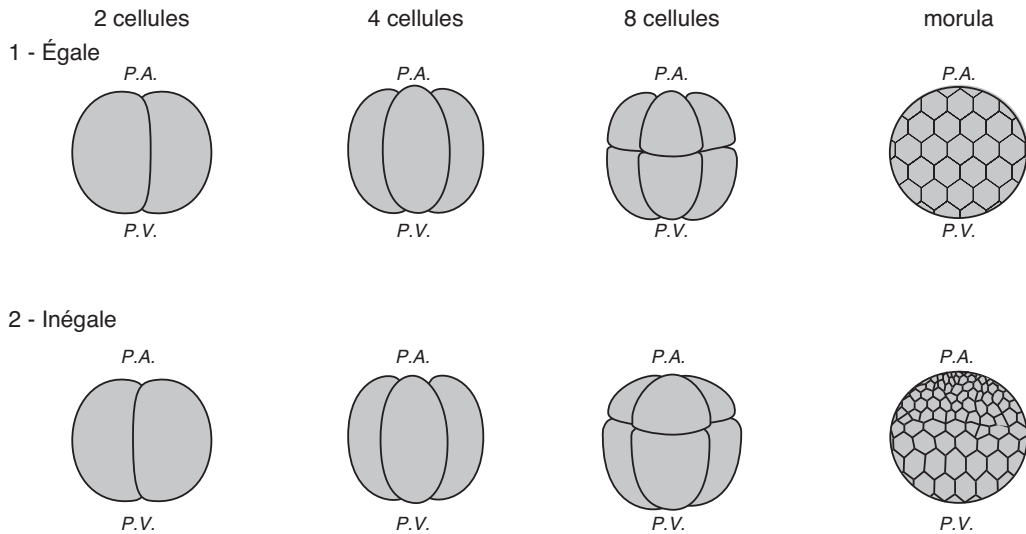
Dans le cas d'une **segmentation partielle**, deux modalités différentes sont observées selon que l'on se trouve en présence d'œufs télolécithes ou centrolécithes (cf. *fig. 1.4*). Dans le premier cas, les divisions de segmentation ne se déroulent que dans une petite enclave cytoplasmique dépourvue de vitellus, située à l'un des pôles ovocytaires et y formant un disque. L'expression **segmentation partielle discoïdale** désigne alors ce type particulier de modalité à l'origine d'une discoblastula (cf. *fig. 1.4a*). Dans le second cas, (œufs centrolécithes), un processus désigné sous le terme de **segmentation partielle périphérique** ou **superficielle** est observé, dû au fait que les divisions cellulaires et les diverses générations de blastomères qui en découlent, se situent à la surface du germe, donnant ainsi naissance à une pérblastula précédemment citée (cf. *fig. 1.4b*).

Une dernière distinction fondamentale reste à évoquer à propos des modalités selon lesquelles peut se dérouler une segmentation totale. En effet, les dispositions relatives des plans de clivage se mettant en place au fil des cycles cellulaires successifs peuvent engendrer quatre types différents de segmentation qualifiés respectivement de **radiaire**, **spirale**, **bilatérale** et **rotationnelle**.

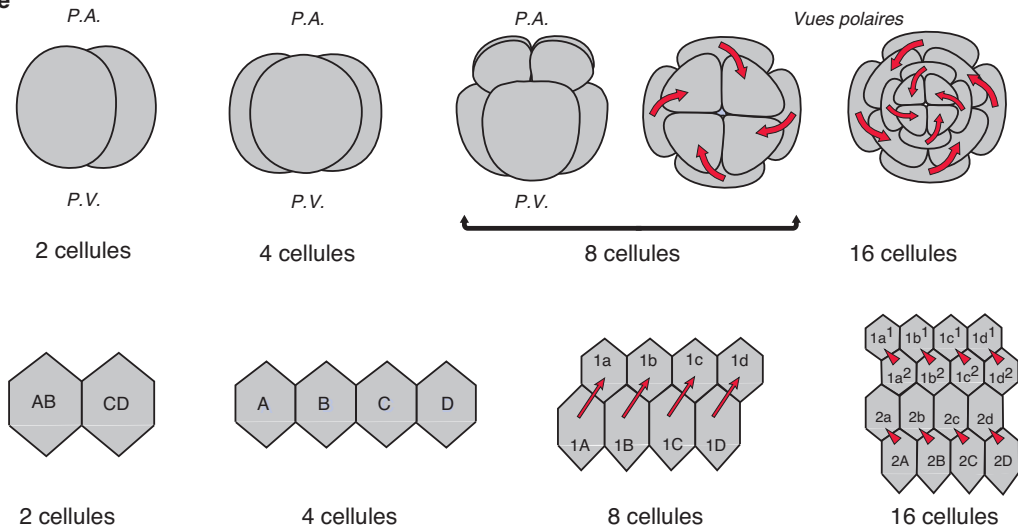
La réalisation des deux premiers types est illustrée dans la figure citée précédemment (cf. *fig. 1.3*). Dans le cas d'une **segmentation radiaire** caractérisée par une succession de plans de clivage méridiens et latitudinaux, on constate qu'il est possible dans les tout premiers stades, de pouvoir fictivement joindre les deux pôles cellulaires, animal (PA) et végétatif (PV), sans être obligé de traverser l'un des blastomères mis en place (cf. *fig. 1.3a*). Ce type de segmentation est par exemple celui observé chez les Échinodermes ou chez les Amphibiens. En revanche, ceci n'est pas possible dans le cas d'une **segmentation spirale**, dans la mesure où, à chaque cycle de division, les fuseaux pivotent selon des angles de $\pm 45^\circ$ par rapport à l'axe PA-PV, ce qui aboutit à une disposition en quinconce des blastomères selon cet axe (cf. *fig. 1.3b*). Cette modalité particulière est présente chez différents embranchements, en particulier les Annélides et Mollusques, et a donné lieu à un regroupement de ces derniers dans un ensemble n'ayant pas de valeur taxinomique stricte, les Spiralia. En ce qui concerne la troisième catégorie de segmentation dite **bilatérale**, non illustrée ici, elle correspond au fait que dès les premiers stades de division, les blastomères se partagent et se disposent selon les axes antéro-postérieur et dorso-ventral du futur individu. Ce mode de segmentation s'observe en particulier chez les Urocordés. Quant à la segmentation holoblastique **rotationnelle**, elle est caractéristique des œufs de Mammifères vivipares et est également présente chez les Nématodes. Sa particularité vient du fait que, contrairement à une segmentation de type radiaire, où les deux premières divisions sont méridiennes et s'effectuent perpendiculairement l'une à l'autre, à une première division méridienne succède une seconde division où l'un des blastomères se divise selon un plan équatorial cependant que l'autre réalise sa division selon un plan méridien (cf. *fig. 1.3c*).

Afin de mieux comprendre ces notions d'orientation, il convient de définir quelques conventions servant à désigner les plans de coupes traditionnellement utilisés pour rendre compte de l'organisation des germes à différents stades de leur développement. Les plans de coupes se réfèrent aux éléments de symétrie (axes et/ou plan) pouvant être clairement définis et exprimés au niveau de l'embryon. Classiquement, les deux éléments référentiels utilisés consistent d'une part en l'axe pôle animal-pôle végétatif (PA-PV) et d'autre part, en un plan de symétrie qui est le plan de symétrie bilatérale contenant à la fois les axes dorso-ventral (D-V) et céphalo-caudal (T-Q). Les termes retenus pour définir les plans de coupes sont illustrés dans la *figure 1.5*.

a) Radiaire



b) Spirale



c) Rotationnelle

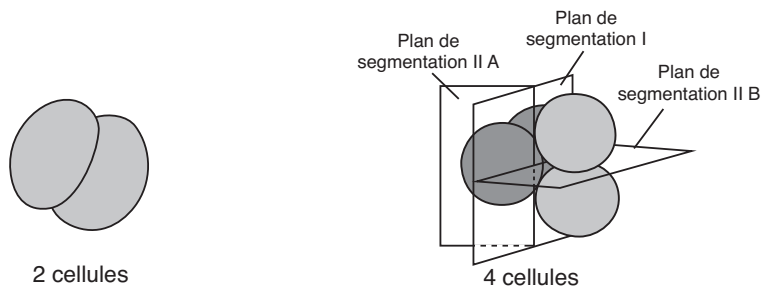
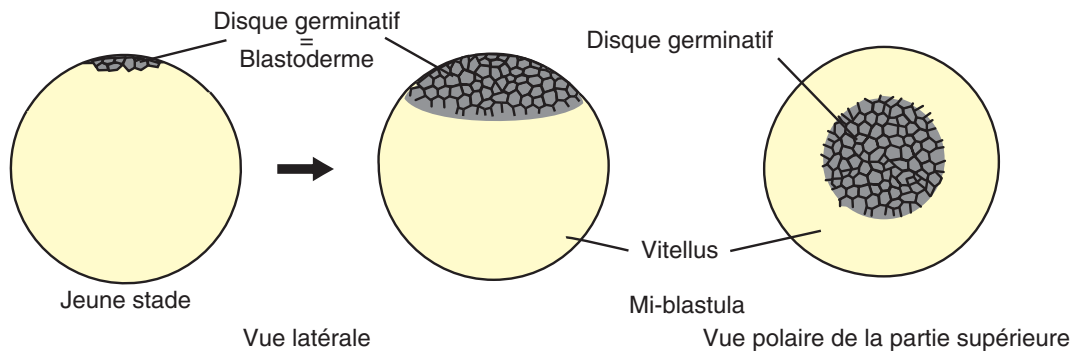


Figure 1.3 - Exemples de segmentations totales

a) Discoïdale



b) Superficielle

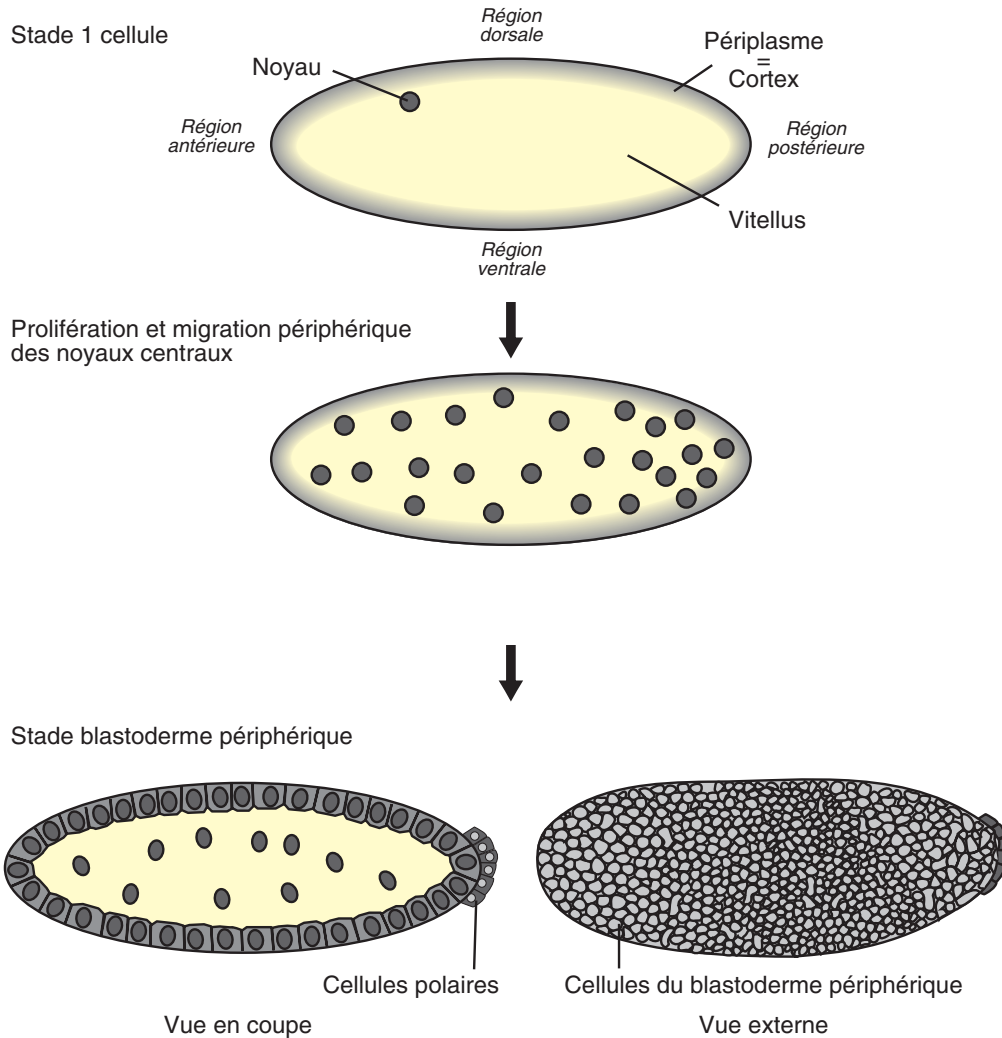
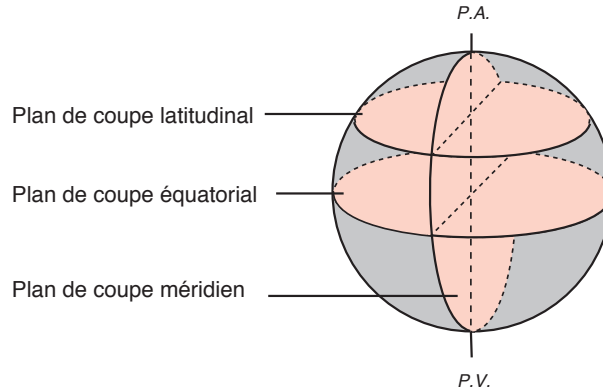


Figure 1.4 - Exemples de segmentations partielles

1) Par rapport à l'axe pôle animal - pôle végétatif



2) Par rapport aux axes antéro-postérieur et dorso-ventral

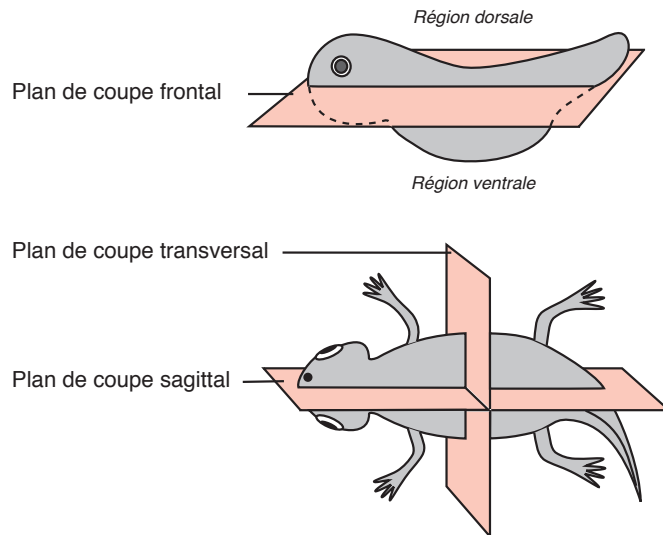


Figure 1.5 – Définition des différents plans de coupe

Durant les premiers stades du développement, les germes sont généralement sphériques et tant qu'aucun élément de symétrie autre que l'axe PA-PV ne s'est manifesté dans l'organisation de l'embryon, c'est ce dernier qui sert de référence pour caractériser les plans de coupe réalisés. En revanche, même si l'embryon est sphérique, lorsqu'une symétrie de type bilatéral s'est mise en place, l'utilisation d'expressions telles que coupes méridiennes ou équatoriales est à éviter voire à proscrire sauf si sont précisées, les concernant, des références explicites vis-à-vis du plan de symétrie bilatérale. Par ailleurs, l'emploi de l'expression coupe longitudinale est également à exclure pour désigner

des coupes effectuées dans la grande longueur d'un animal exprimant une organisation bilatérale en raison de l'ambiguïté que ce terme occasionne en occultant la distinction possible entre coupes sagittales, parasagittales et frontales.

1.2.3 La gastrulation

a) Caractéristiques générales

La gastrulation qui fait directement suite à la phase intense de divisions cellulaires, est une étape fondamentale dans la vie de l'organisme en cours de développement.

Elle conditionne en effet chez l'individu la mise en place harmonieuse de l'organisation interne basée sur l'existence de tissus et d'organes différenciés, qui sont agencés selon un plan caractéristique de l'espèce considérée. Comme cela fut évoqué précédemment, le déroulement de cette phase primordiale se manifeste par une installation progressive de feuillets embryonnaires par le jeu de **mouvements** dits **morphogénétiques**. Ceux-ci sont à l'origine d'une disposition emboîtée des feuillets qui préfigure de façon grossière, l'organisation générale de l'adulte. Au cours de ce processus, certains territoires cellulaires sont amenés à être refoulés à l'intérieur du germe en faisant notamment intrusion dans le blastocèle lorsque celui-ci existe (cf. *fig. 1.6*). Généralement le matériel qui pénètre à l'intérieur du germe forme une cavité en contact avec l'extérieur et est amené à former par la suite, l'intestin primitif encore appelé, **archentéron**. Chez de très nombreux animaux, c'est pendant la gastrulation que l'axe antéro-postérieur et l'axe dorso-ventral deviennent morphologiquement apparents. Pendant toute la période où ces différents mouvements se produisent, l'embryon est désigné sous le terme de **gastrula**.

La gastrulation peut aboutir à la mise en place de deux ou trois feuillets embryonnaires selon les taxons considérés. Une phylogénie très simplifiée des Métazoaires (animaux) est représentée dans le *tableau 1.5* afin d'aider à mieux appréhender les relations de parenté qui unissent ces différents taxons. Deux feuillets sont clairement différenciés chez les espèces appartenant aux phyla des Cnidaires, Cténophores (aussi appelés Cténaires) et Spongiaires, définissant de la sorte l'état **diploblastique**. L'existence de trois feuillets embryonnaires, qui caractérise l'état **triploblastique**, se manifeste chez les Bilatériens qui regroupent la quasi-totalité des autres phyla d'animaux et constitue avec la symétrie bilatérale l'une des propriétés caractéristiques de ce taxon. Dans le premier cas, où la gastrula ne possède que deux feuillets emboîtés, on distingue un feuillet externe, l'**ectoderme**, et un feuillet interne, l'**endoderme**, ce dernier délimitant l'archentéron qui est en communication avec le milieu extérieur. L'organisation corporelle simple didermique, observée chez l'adulte, découle directement de cette structure mise en place durant la gastrulation, en préservant les dispositions relatives des divers feuillets à l'origine des tissus épithéliaux adultes. Ainsi l'archentéron se transforme-t-il progressivement en cavité gastrale dont la paroi délimitante est directement formée à partir de l'endoderme.

Chez les triploblastiques, un troisième feuillet, le **mésoderme**, s'individualise et s'insère entre les deux feuillets précédemment décrits, l'ectoderme et l'endoderme. Ce feuillet médian est à l'origine d'une grande partie des tissus et organes qui se trouvent topologiquement placés entre les structures de revêtement d'origine ectodermique et la masse viscérale digestive issue pour partie de l'endoderme. Selon les taxons, ce feuillet subit des transformations importantes pouvant conduire ou non à la formation d'une cavité, le **cœlome**. On désignera par **cœlomates** et **acœlomates**, les organismes pourvus ou non d'une telle cavité qui, lorsqu'elle existe, est à l'origine de nombreuses structures dérivées tels que appareil circulatoire clos, ébauches cardiaques, appareil urogénital, parois viscérales... Même si les termes coelomates et acoelomates ont eu pendant longtemps une utilisation taxinomique, ce n'est plus le cas actuellement et ces termes doivent donc être utilisés dans une acception purement morphologique (présence ou absence d'une cavité bordée de tissus mésodermiques) et non pas comme des noms de taxons. Il convient en outre de noter que chez certains animaux coelomates, tels de nombreux Arthropodes, le coelome n'a qu'une existence transitoire et produit peu ou pas de dérivés différenciés présents chez la larve ou l'adulte.

Au sein des Bilatériens, une subdivision supplémentaire peut être faite. On constate en effet que le devenir de l'orifice mettant en contact la lumière de l'archentéron avec l'extérieur, l'**ouverture blastoporale**, varie selon les espèces. Le blastopore peut être ou non à l'origine de la bouche. Dans le premier cas, où le blastopore donne naissance à la bouche, la gastrulation est dite protostomienne. C'est notamment le cas chez les Annélides, Mollusques et Arthropodes qui forment, avec d'autres phyla, le taxon des **Protostomiens**, basé sur la présence de ce type de gastrulation, (cf. *tab. 1.5*). On peut noter que chez certaines espèces de Protostomiens (notamment appartenant aux Annélides et Mollusques), l'ouverture blastoporale donne naissance à la fois à la bouche et l'anus, ce qui définit la gastrulation dite amphistomienne qui constitue un sous-type de gastrulation protostomienne (le blastopore donnant bien naissance à la bouche). Dans le second cas, la bouche se forme secondairement, de manière indépendante de l'orifice blastoporal qui souvent est à l'origine de l'anus. On parle alors de gastrulation deutérostomienne que l'on retrouve chez les Échinodermes et les Chordés qui constituent le taxon des **Deutérostomiens** (cf. *tab. 1.5*). Chez les Protostomiens, on constate que les cavités cœlo-