

Introduction

Embryologie : étude du développement d'un organisme depuis l'œuf fécondé (= cellule œuf) jusqu'à l'état adulte, sans oublier le processus de vieillissement.

La fonction de reproduction : caractère qui définit le vivant → pérennité des espèces
Sexuée ou asexuée.

Reproduction asexuée : les individus sont génétiquement semblables aux parents sous réserve de l'incidence des mutations.

Elle est observée chez les eucaryotes simples (algues unicellulaires et Protozoaires)
= reproduction par mitose.

Elle est plus généralement répandue chez les animaux ayant une organisation fonctionnelle simple comme les Métazoaires *Diploblastiques* (*Éponges*) et certains *Triploblastiques* (*Échinodermes*, *Annélides*)

Certaines espèces présentent une reproduction alternant phase sexuée et asexuée.

❖ Reproduction sexuée :

Phase de fécondation : phénomène de fusion de 2 gamètes haploïdes de même espèce.
→ formation d'une cellule œuf = zygote (diploïde)

Formation de l'œuf :

= aboutissement des gaméto-génèses ♂ et ♀
= début de construction d'un nouvel organisme

→ maintien de l'espèce (ce n'est pas une fonction vitale pour l'individu)

Elle est observée chez presque tous les Métazoaires.

L'individu fils reçoit un génome nouveau (la moitié de chacun de ses parents)
→ **recombinaison génétique.**

La reproduction de l'individu est exclusivement dévolue aux gamètes (= cellules spécialisées uniquement dans cette fonction)

En général, les gamètes ♂ et ♀ sont produits par des individus distincts : **espèce gonochorique.**

♂ : testicule → spermatozoïdes

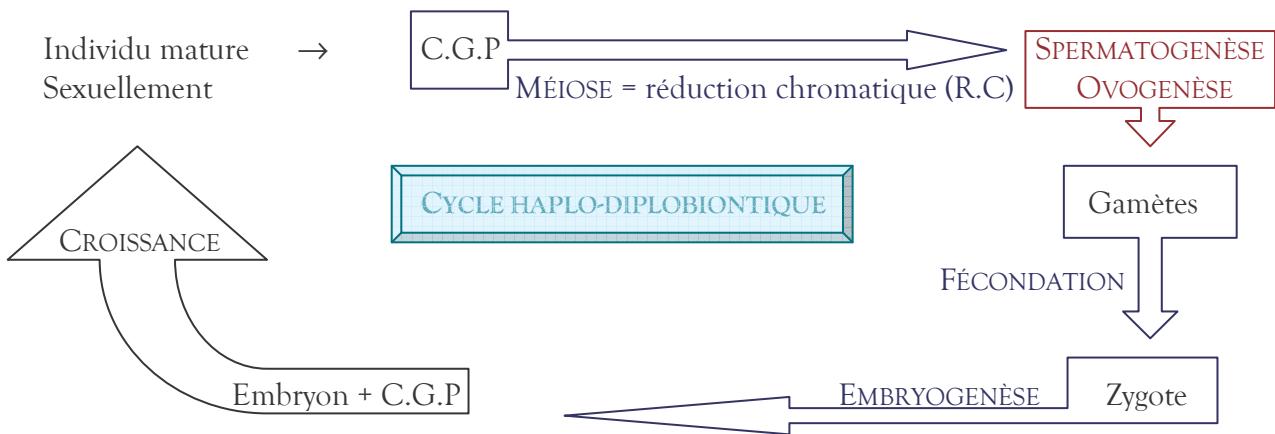
♀ : ovaire → ovule

≠ **espèce hermaphrodite** (Mollusque, Vers) :

♂♀ : ovotestis → spermatozoïdes et ovules

En général, la fécondation est **croisée** (≠ **autofécondation**)

Les 2 sexes produisent des cellules germinales primordiales (C.G.P) = précurseurs des gamètes.



Principaux intérêt de la méiose : diversification (mélange du génome par crossing-over)

Conséquences : Modification des combinaisons génétiques,
Zygote = assortiment génique unique sur des milliards d'autres.

Le patrimoine héréditaire est reproduit par la cellule œuf. Si une mutation se présente, elle se perpétuera de génération en génération.

Cela entraîne la variabilité et l'adaptation des espèces.

Conditions environnementales (= épigénétiques) : se surajoutent au patrimoine héréditaire et se rendent également source de variabilité.

→ Évolution

L'embryologie est-elle réellement indispensable ?

On la retrouve dans des applications biologiques diverses :

- L'étude des mécanismes moléculaires et cellulaires lors du passage d'un être unicellulaire (cellule œuf) à un être pluricellulaire organisé (= embryon puis adulte)
- L'étude de l'expression des gènes du développement embryonnaire, gènes intervenant précocement dans le développement embryonnaire :
 - Etablissement de la polarité embryonnaire antéro-postérieure (A/P) et dorso-ventrale (D/V),
 - Edification des lignages, voies de différenciation ou modes de formation d'un tissu, d'un organe.

Développement embryonnaires des Métazoaires

Existence de 4 étapes pour que l'œuf devienne embryon

❖ La fécondation :

= union d'un spermatozoïde et d'un ovule

La cellule œuf est hétérogène :

Présence de régions ± granuleuses, ± colorées, ± lourdes, etc.

Elle contient toutes les potentialités du futur individu :

= cellules mésenchymateuses indifférenciées :

- Adipocytes,
- Fibroblastes,
- Ostéoblastes,
- Chondrocytes,
- Myocytes.

Anisotropie = tous les axes de l'œuf pas identiques.

Chez certaines espèces : dès le stade cellule-œuf, le plan de symétrie bilatéral est déjà établi (exemple : Amphibiens)

❖ Phase de segmentation :

= division (ou multiplication) cellulaire.

→ passage de l'état unicellulaire à l'état pluricellulaire.

➤ Caractéristiques :

Pas d'augmentation de la masse par rapport à la masse initiale de la cellule-œuf, ni mouvement des parties les unes par rapport aux autres (= phase non dynamique)

→ diminution de la taille des cellules.

❖ Gastrulation :

➤ Caractéristiques :

- animaux triploblastiques (= tridermiques) : mise en place de 3 feuillets embryonnaires :
 - ectoderme, superficiel (peau),
 - mésoderme, intermédiaire (muscles),
 - endoderme, interne (tube digestif)
 - animaux diploblastiques (= didermiques) :
 - ectoderme,
 - endoderme.
 - Mis en place du tube digestif et de l'architecture de l'organisme (migration cellulaire)
- phase dynamique

A la fin de la gastrulation : mise en place du système nerveux central

= Neurulation

❖ Organogenèse, histogenèse et morphogenèse :

= Mise en place des tissus et organes.

→ processus de différenciation cellulaire avec l'expression sélective des gènes.

= une cellule n'exprime que les gènes nécessaires à sa fonction biologique.

A la suite de l'embryogenèse :

Une période fonctionnelle permet l'édification de l'organisme adulte.

Il y a une interaction entre les 3 dernières phases.

Les divers types d'œufs

❖ Caractéristiques générales des œufs :

Selon animaux :

Oviparité absolue : développement en dehors de l'organisme matériel (P.A.R.O), sans établissement de liens histologique.

Viviparité : développement à l'intérieur de l'organisme maternelle et mise en place de relation histologiques (placenta)

Divers degrés intermédiaires :

- Ovoviparité : incubation puis éclosion (= ponte)
- Paraviviparité : éclosion (= ponte) puis incubation.

- Formes structurale et dimensionnelle des œufs :

Elles sont variables dans le monde animal.

La grosseur de l'œuf détermine directement les dimensions de l'organisme qui va se développer.

❖ Plan moléculaire :

Œuf = protéines, lipides, acides nucléiques, glucides.

➤ Les protéines :

- de réserve (pour nutrition de l'embryon),
→ synthèse par l'ovocyte (origine endogène) + origine exogène.
- d'usage (pour le développement),
 - de structure (enzymes, précurseurs)

➤ Acides nucléiques :

ADN, ARN_{TOTAUX}.

▪ ARN:

• ARN_R (ribosomaux) :

= 95 % des ARN totaux (les plus abondants)

La quantité d'ARN_R est proportionnelle au nombre de ribosomes.

Cellule normale : 10^6 ribosomes,

Cellule - œuf : 10^7 ribosomes.

• ARN_T (de transfert) :

= 3 % des ARN totaux.

• ARN_{NH} (nucléaire hétérogène) = ARN_M (messager) :

= 2 % des ARN totaux.

et pourtant ces ARN ont une très importante variation qualitative

→ codage d'une dizaine milliers de protéines.

= Complexité de l'information de l'œuf ($3,7 \cdot 10^7$ nucléotides)

puis cette complexité de l'information diminue quand l'individu s'organise.

Les ARN_M codent pour des protéines nécessaires lors de la segmentation :

- Protéines membranaires,
- Composants du cytosquelette,

+ d'autres ARN_M qui codent des protéines impliquées dans le métabolisme de la réPLICATION de l'ADN (= machinerie de traduction)

$$\text{ADN} = \text{ADN}_{\text{NUCLEAIRE}} + \text{ADN}_{\text{CYTOPLASMIQUE}}$$

= ADN mitochondriaque (80%)

+ ADN baignant dans le cytoplasme (20%)

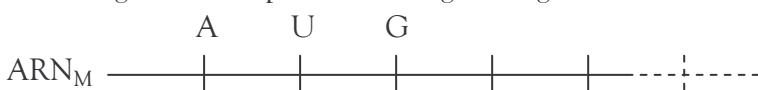
• SNARN :

→ Implication dans les particules d'épissage.

• ARN_{INTERFERANT} (découverte récente) :

= ARN_{ANTISENS}

→ empêche un gène de s'exprimer : blocage et dégradation de l'ARN_M ou de la protéine.



U A C

❖ Vitellogenèse :

Le vitellus se situe dans le cytoplasme de l'œuf, il sert de réserve nutritive à l'embryon durant le début du développement.

Le siège de la vitellogenèse est au niveau de l'ovocyte I^{AIRE} bloqué au stade Diplotène de la 1^{ère} division méiotique. On y observe 2 phases :

- La **phase de pré-vitellogenèse** (ou phase de petit accroissement),
(2 - 3 ans)
 - La **phase de croissance** (ou phase de grand accroissement)
(3 mois)
- Quand l'ovocyte I^{AIRE} n'est pas entouré de cellules folliculaires (= nourricières) :
Pénétration de monomères (oses, acides aminés) pour effectuer la synthèse des macromolécules.
- Quand l'ovocyte I^{AIRE} est entouré de cellules folliculaires (= nourricières) :
Pénétration de substance semi-développée (polyoses, polypeptides) dont la synthèse finale s'effectue dans l'œuf.

La composition chimique du vitellus est variable selon les organismes. On trouve 3 types :

- le vitellus glucidique,
- le vitellus lipidique (chez les Poissons),
- le vitellus protéique (la plus part des œufs)

❖ Classification des œufs :

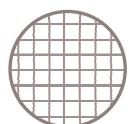
Qu'il soit vierge ou fécondé, la cellule œuf est une grosse cellule sphérique, dépourvue de flagelle. De plus, les réserves cytoplasmiques sont variables :

- Le cytoplasme nutritif (réserves vitellines),
- Le cytoplasme formatif (pas de réserve nutritive)

L'abondance et la répartition du vitellus sont très variables en fonction des espèces, ce qui permet la classification des œufs.

Ces critères sont très importants pour la détermination du type de développement.

- Vitellus peu abondant, voire absent :



Il y a un mélange des 2 types cytoplasmes.

La phase de segmentation implique l'œuf dans son entiereté, qui va se compartimenter en cellules de plus en plus petite.

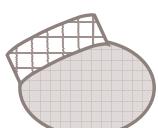
On parle de **segmentation totale** et d'**œuf holoblastique**.

- Vitellus abondant :

Il a une localisation distincte par rapport au cytoplasme formatif.

Le vitellus inhibe les mitose, la segmentation au niveau du cytoplasme formatif.

On parle de **segmentation partielle** ou **méroblastique** et
d'œuf méroblastique.



➤ Les œufs holoblastiques :

- #### ■ *Les œufs alécithiques (ou alécithes) :*

Chez les Mammifères placentaires, la perte du vitellus a été secondaire lors de l'évolution.
Ancêtre des Mammifères : œufs télolécithes (très riches en vitellus)

- #### ■ *Les œufs oligolécithes :*

Un peu plus de vitellus.

Le vitellus est sous forme de petites granulations qui se répartissent dans tout le cytoplasme
→ Chez les Échinodermes (Étoile de mer, Oursin)

- L'œuf est polarisé :

- Le pôle supérieur (ou pôle animal)
 - = point d'émission des globules polaires lors de l'ovogenèse.

Pour les œufs alécithes : le point d'émission des globules polaires mobiles.

- Le pôle inférieur (ou pôle végétatif)

Le noyau est toujours excentré vers le pôle animal.

- #### ■ Les œufs hétérolécithes :

Vitellus beaucoup plus abondant.

Le vitellus est sous forme de plaquettes vitellines qui se répartissent de manière hétérogène, mais surtout dans l'hémisphère végétatif (exemple des Amphibiens)

➤ Les œufs méroblastiques :

- #### ■ *Les œufs télolécithes :*

Le cytoplasme nutritif est distinct du cytoplasme formatif.

= pôle végétatif = pôle animal (+ noyau)

Exemple : Poissons et sauropsidés (= Reptiles et Oiseaux)



- #### ■ *Les œufs centrolécithes :*

Le vitellus est centré et entouré par le cytoplasme formatif.

→ Chez les Arthropodes (Crustacés, Insectes)

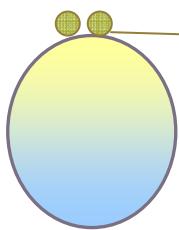
❖ Les œufs oligolécithes : l'œuf d'Oursin :

On les observe chez les Échinodermes des fonds marins (espèces gonochoriques)

Ce sont des œufs libres en eau de mer, sphérique, avec un cytoplasme légèrement coloré.

L'œuf est entouré d'une membrane vitelline mince, transparente, doublée extérieurement par une gangue gélatineuse (→ peu de vitellus)

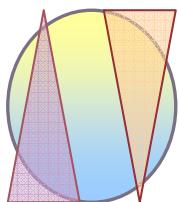
Il présente une répartition presque uniforme, légèrement orientée dans l'hémisphère végétal.



Globules polaires : ils sont émis dans l'ovaire avant la ponte.
La fécondation est immédiate après la ponte.

Dès la fécondation, le pigment jaune orangé de l'œuf vierge se concentre et forme **l'anneau sous équatorial**.

Cf. figure 1



Il y a un antagoniste entre 2 gradients :

- Gradient des propriétés métaboliques et des organites (mitochondries et ribonucléoprotéines pour les ribosomes),
- Gradient vitellin.

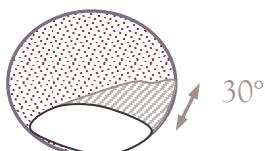
❖ Les œufs hétérolécithes :

➤ L'œuf de Grenouille (Amphibiens) :

- La femelle pond des œufs vierges dans l'eau sous la forme de paquet et le mâle émet du sperme → fécondation
- L'œuf est riche en vitellus : membrane vitelline entourée d'une gangue gélatineuse externe.
- Un pigment noirâtre est présent au niveau du cytoplasme superficiel qui recouvre les $\frac{2}{3}$ de l'œuf, et est absent dans le dernier $\frac{1}{3}$.
 - = **calotte blanchâtre** dont le centre est le pôle végétatif. Elle correspond à la région la plus dense.

Le centre de l'hémisphère pigmenté est le pôle animal (reconnaissable par la position des globules polaires)

- En position subéquatoriale (juste dessus de la calotte blanchâtre), on trouve le **croissant gris** (ou dépigmenté) Il permet de reconnaître la symétrie latérale de l'œuf.



Cf. figure 2 et 3

- La fécondation se fait dans le pôle animal.
- Les plaquettes vitellines sont plus concentrées et plus grandes dans le pôle végétal ; alors qu'elles sont de plus en plus disparates et de petite taille en se dirigeant vers le pôle animal.
- Le gradient de ribonucléoprotéines (R.N.P) est mis en place lors de l'ovogénèse :
 - les ARN_T et les sous unités ribosomiques sont très concentrés autours du noyau de l'ovocyte.
- La présence de gradients vitellin et R.N.P détermine une anisotropie de l'œuf, qui est dit hétérogène.

Cf. figure 4

- Avant la fécondation, le noyau de l'ovocyte est bloqué en Métaphase II.
- La fécondation provoque des modifications avant la segmentation et l'œuf acquiert une symétrie bilatérale.
- La pénétration du spermatozoïde déclenche l'émission du 2^{ème} globule polaire et la fin de la méiose.
 - L'ovocyte II devient un ovoïde, et le noyau de l'ovoïde devient le **pronucléus femelle** (ADN décondensé et nouvelle enveloppe nucléaire)
- Le spermatozoïde entre en contact avec l'ovocyte II au niveau de l'hémisphère animal :
 - Fusion des membranes plasmiques,
 - Incorporation du noyau spermatique dans la cytoplasme de l'ovocyte II,
 - Décondensation de la chromatide du noyau du spermatozoïde,
 - Nouvelle enveloppe.

→ Le spermatozoïde devient le **pronucléus mâle**.
- Le pronucléus mâle se dirige vers le pronucléus femelle (dans l'hémisphère femelle) grâce au système microtubulaire du spermaster (= centriole proximal), en entraînant derrière lui une traînée spermatique (pigmentée)
 - Fusion des pronucléi dans l'hémisphère animal,
 - Formation d'une membrane de fécondation (= enveloppe nucléaire),
 - Rotation d'équilibration (ou d'orientation) :
 - le pôle animal est orienté vers haut et le pôle végétal vers le bas.
 - Rotation de symétrisation :
 - apparition du croissant gris sur la surface dorsale du future embryon.

Cf. figure 4

L'œuf vierge présente une symétrie axiale (axe P.A / P.V) mais pas de symétrie bilatérale.

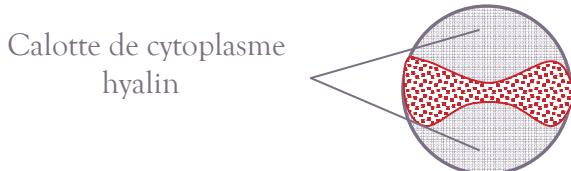
- L'expérience d'une fécondation artificielle (à l'aide d'une micropipette) montre que, quel que soit l'endroit du dépôt du spermatozoïde, le croissant dépigmenté glissera à l'opposé de la traînée spermatique.

➤ L'œuf de Dentale (Mollusque) :

La plupart des Mollusques et des Annélides présente une segmentation spirale. L'ensemble des invertébrés présentant cette segmentation est appelé *Spiralia*.

L'œuf est sphérique et pondu dans le milieu marin. Il possède une large ceinture de granulation rouge brique au niveau de l'équateur (entre l'hémisphère végétal et l'hémisphère animal)

Lors de la ponte, l'ovocyte est bloqué en Prophase I (stade diplotène), la pénétration du spermatozoïde entraîne la poursuite de la méiose.



❖ Les œufs télolécithes :

➤ L'œuf de Poisson (la Truite) :

L'œuf pondu est un ovocyte II bloqué en Métaphase II. C'est une sphère jaunâtre, résistante (protection dans l'eau) et riche en vitellus, sous forme de gouttelettes lipidiques.

→ hypertrophie au niveau de l'hémisphère végétal.

Le cytoplasme formatif, où se situe le noyau, se présente en forme de disque au niveau du pôle animal et est appelé **disque germinatif** ou **blastodisque**.



➤ L'œuf d'oiseau (la Poule) :

- Il est riche en vitellus et isolé du milieu extérieur.
Lors de la ponte, le germe (ou embryon) se développe.

- Dans la partie haute de l'oviducte, l'œuf est fécondé (= jaune) Le vitellus est synthétisé par le foie maternelle et est déposé en couches concentriques, alternativement jaunâtre (synthèse diurne → riche en lipide et en caroténoïdes) et blanchâtre (synthèse nocturne)
Chez la Poule : seul l'oviducte gauche est fonctionnel, celui de droite n'est pas développé.

- Le noyau et le cytoplasme formatif sont en périphérie, vers le pôle animal (= disque germinatif, blastodisque ou éventuellement encore appelé **cicatricule**)
- Lors du cheminement dans l'oviducte, l'œuf tourne (en général) dans le sens des aiguilles d'une montre et est entouré par plusieurs couches d'albumen (= blanc) Le jaune sera maintenu dans le blanc par des structures appelées **chalazes**.
 - Chalaze située à droite de l'embryon est dite **senestre** (enroulement dans le sens inverse des aiguilles)
 - Chalaze située à gauche de l'embryon est dite **dextre** (enroulement dans le sens des aiguilles)
- Une partie de l'albumine va être entortillée en présence d'une condensation mucilagineuse.
- Au final, on observe 3 membranes kératinisées :
 - La membrane coquillière interne,
 - La membrane coquillière externe,
 - La coquille calcaire poreuse déposée quand l'œuf est pondu.
- **La latébra** : elle correspond à la masse centrale de vitellus fermée initialement.
- Le noyau de Pander + le col : chemin de migration de la cicatrice vers la surface du cytoplasme pendant la croissance de l'œuf.
- Une chambre à air est présente au niveau du gros bout de l'œuf. Elle correspond à un dédoublement des membranes coquillières interne et externe.
- L'œuf est un ensemble clos, mais les échanges avec l'extérieur gazeux et thermiques sont possible.

- L'embryon a une disposition perpendiculaire par rapport au grand axe de l'œuf avec la tête orientée. Le sens de rotation de l'œuf suit le plan dorso-ventral (symétrie bilatéral)

Cf. figure 5

- Région ventrale : région au contact du vitellus.
- Région dorsale : région le plus à l'extérieur (surface du blastodisque)

❖ Les œufs alécithes de Mammifères :

- Lors de la ponte (=ovulation), l'ovule est libéré par rupture du follicule de De Graaf. Il est entouré d'une membrane pellucide, doublée extérieurement de la **Coronna radiata**. Il y a émission du 1^{er} globule polaire.
- Lors de la fécondation, au niveau de l'am Poule ($\frac{1}{3}$ externe de l'oviducte), il y a émission du 2nd globule polaire.

Tous deux sont émis dans le pôle animal ; ils sont aussi très volumineux et mobiles sous la membrane pellucide.

- L'œuf fécondé migre vers l'utérus par contraction péristaltique de l'oviducte et par les mouvements ciliaires de l'épithélium tubaire.

Cf. figure 6

❖ Les œufs centrolécithes d'Insectes (la Drosophile) :

- L'ovogenèse est réalisée, en 8 jours, en collaboration avec des cellules nourricières.
- L'ovaire est constitué d'ovarioles mériostiques qui collaborent avec des cellules nourricières (en opposition aux ovarioles panoïstiques qui ne nécessitent pas de collaboration) C'est là que se situent les cellules germinales primordiales.
- Une cellule germinale primordiale subit une mitose et donne 2 cellules :
 - Une cellule souche (cellule germinale primordiale),
 - Une cellule à l'origine de la chambre ovarienne (ou ovo ovarique)
- Après 4 mitoses de la cellule initiale, on obtient une grappe de 16 cellules à cytodièrèse (=plasmodièrèse) incomplète. Il y a un contact cytoplasmique entre les 16 cellules, on parle de ponts cytoplasmiques.
 - La cellule 1, dite sexuelle, devient le gamète ♀ qui grossit et subit la méiose.
 - Les 15 autres deviennent les cellules nourricières.

Cf. figure 7

- Les cellules nourricières subissent 8 cycles de réPLICATION de l'ADN sans mitose. Au départ, chacune possède 4 lots de n chromosomes (= 2 lots de 2n) À la fin de ces réPLICATIONS, elles possèdent 1.024 lots de n chromosomes.
On a donc obtenu $1.024 \times 14 \approx 15.000$ génomes identiques qui fonctionnent pour 1 seule cellule et dont le volume cellulaire est multiplié par 90.000 en 3 jours.

- Les cellules nourricières sont appelées cellules polyténiques (= qui n'ont pas le même nombre de chromosomes que les autres cellules)
- Elles synthétiques des ARN et des protéines.
- Les cellules folliculaires entourent les cellules nourricières et l'ovocyte.
- Lors de la maturation de l'ovocyte, il y a une résorption des 15 cellules nourricières au dépend de la cellule sexuelle qui grossit.
- La chambre ovarienne = œuf allongé, ellipsoïde, riche en vitellus. Elle est recouverte par le chorion.
- Le chorion = coque épaisse et rigide. Il présente un micropyle qui permet le passage du spermatozoïde contenu dans la spermathèque. Lors de la ponte, il est fixé sur un support.

Cf. figure 8

La segmentation

❖ Introduction :

➤ Caractéristiques :

- Il s'agit de la phase qui suit la fécondation et consiste en une succession de mitoses avec cloisonnement cytoplasmique. Le germe se compartimente donc en cellules de plus en plus petites. Ces divisions mitotiques sont appelées divisions de segmentation ou clivages.
- Lors de cette phase, la masse totale de l'embryon = la masse totale de la cellule œuf.
Lors de chaque division, la masse d'une cellule fille = $\frac{1}{2}$ de la masse de la cellule mère.
→ augmentation du rapport nucléocytoplasmique : $V_{\text{NUCLÉAIRE}} / V_{\text{CYTOPLASME}}$
- 1^{er} clivage : 2 cellules filles (= blastomères) à partir de la cellule œuf.
- Le germe passe par le stade morula (aspect d'une mûre), puis par le stade blastula (apparition d'une cavité de segmentation, le blastocôle)
- Le type de la segmentation dépend de la quantité de vitellus et donc de la classification des œufs.
 - Œuf télolécithe (vitellus très important) : pôle inférieur de l'œuf non segmenté.
 - Œuf alécithe, oligolécithe ou hétérolécithe : segmentation totale (= holoblastique)
 - Œuf télolécithe, ou centrolécithe : segmentation partielle (= méroblastique)

➤ Segmentation holoblastique :

- Totale et égale : le blastocôle est entouré par une assise régulière de blastomères de même taille
→ Cœloblastule régulière (exemple de l'Oursin)

- Totale et inégale : le blastocôle est entouré par 1 ou plusieurs assises de blastomères de tailles irrégulières. → **Cœloblastule irrégulière** (exemple des Amphibiens)
- Blastocôle virtuel : il est comblé par des blastomères végétatifs volumineux
→ **Sterroblastule** (exemple des Annélides)

Cf. figure 9

- Blastomères de tailles différentes :
 - Petites : micromères
 - Grandes : macromères
 - Moyennes : mésomères
 } s'il y a 2 tailles différentes.
 } s'il y a 3 tailles différentes.

Dans le cas d'une segmentation totale, selon la disposition des blastomères, on observe une segmentation soit radiaire, soit spirale.

- Segmentation totale radiaire : alternance de clivages méridiens (quartiers de blastomères verticaux) et latitudinaux (quartiers de blastomères horizontaux)
→ **symétrie radiaire** = parfaite superposition des blastomères les uns par rapport aux autres (exemple de l'Oursin et du début de l'œuf d'Amphibien)

Cf. figure 10

- Segmentation totale spirale : clivages obliques (chez Spiralia, les Annélides et quelques Mollusques)

➤ Segmentation méroblastique :

= segmentation partielle, soit discoïdale, soit superficielle.

- Segmentation partielle discoïdale : chez les œufs télolécithes (Poissons, sauroptidés)
Le pôle inférieur n'est pas segmenté ; seul le pôle supérieur (= disque germinatif ou embryon) subit des clivages. Les blastomères sont regroupés sous forme de disque appelé blastoderme ou blastodisque.

→ **Discoblastule**

= observation d'une calotte de blastomères qui repose sur le vitellus.

Cf. figure 11

- Segmentation partielle superficielle : chez les œufs centrolécithes (Insectes)
Il y a multiplication du noyau dans le vitellus sans structure (= syncytium), puis les noyaux migrent dans le cytoplasme périphérique pour former l'assise syncytiale. Le blastoderme périphérique entoure le vitellus central qui ne subit pas de segmentation.

→ **Périblastule avec un blastocôle virtuel**

Cf. figure 12

❖ Segmentation holoblastique des œufs oligolécithes : l'œuf d'Oursin :

= Segmentation totale, égale et radiaire pour les 3 premiers clivages, puis segmentation inégale.

- 1^{er} clivage : méridien (= dans l'axe PA - PV)
→ 2 cellules semblables (= blastomères)
- 2^{ème} clivage : méridien et perpendiculaire au 1^{er}
→ 4 blastomères semblables.
- 3^{ème} clivage : équatorial
→ 8 blastomères semblables
(4 dans l'hémisphère animal, 4 dans l'hémisphère végétatif)
- 4^{ème} clivage : 16 blastomères
 - Pour l'hémisphère animal : 8 mésomères disposés sur une seule couche.
 - Pour l'hémisphère végétal : 4 macromères (sous l'équateur)
+ 4 micromères (près du pôle végétatif)
- 6^{ème} clivage : 64 blastomères
 - Pour l'hémisphère animal : 16 mésomères animaux 1 (près du pôle animal)
+ 16 mésomères animaux 2.
 - Pour l'hémisphère végétal : 8 macromères végétatif 1
+ 8 macromères végétatif 2
+ 16 micromères.

→ Cœloblastule

(les blastomères entourent le blastocoele qui est mis en place depuis le stade 8 cellules)

La blastula présente une touffe ciliée apicale (pôle animal) ; le reste du germe est entouré de cils vibratiles.

Cf. figure 13

❖ Segmentation holoblastique des œufs hétérolécithes :

➤ Segmentation de l'œuf d'Amphibiens :

= Segmentation totale, égale et radiaire pour les 2 premiers clivages, puis segmentation inégale.

- 1^{er} clivage : méridien (= dans l'axe PA - PV)
→ 2 cellules semblables (= blastomères)
Dans 50% des cas, le clivage passe par le croissant dépigmenté.

Les blastomères sont de taille identique mais différents sur le plan moléculaire et développemental (à cause de la présence ou non d'une partie du croissant dépigmenté)

- 2^{ème} clivage : méridien et perpendiculaire au 1^{er}
→ 4 blastomères.
Si le 1^{er} clivage passe dans le croissant, le 2^{ème} n'y passe pas et inversement.
- 3^{ème} clivage : latitudinal sus équatorial
(dû à la forte concentration en vitellus dans l'hémisphère végétatif)
→ 4 micromères dans la partie supérieure de l'hémisphère animal,
→ 4 macromères dans l'hémisphère végétatif et une partie de l'hémisphère animal.

- 4^{ème} clavage : 16 blastomères = stade morula
- Clivages suivants : il y a un fort asynchronisme des clivages.
La segmentation est plus rapide dans l'hémisphère animal que dans l'hémisphère végétatif : les divisions méridiennes commencent dans le pôle animal et se terminent dans le pôle végétatif. Les divisions suivantes recommencent dans le pôle animal avant que les précédentes ne soient finies dans le pôle végétatif.

Cf. figure 14

Le vitellus des macromères inhibe les divisions mitotiques.

→ La blastula = plusieurs couches de cellules

(les plus grosses au niveau du pôle végétatif et les plus petites au niveau du pôle animal)

De plus, les macromères possèdent une paroi plus épaisse que celle des micromères.

- Au début de la segmentation, les divisions sont extrêmement rapides car il y a absence des phases G1 et G2 dans le cycle cellulaire. Ce n'est qu'à partir du 10^{ème} au 12^{ème} clavage qu'il y a réintroduction progressive de ces phases.
- Le passage « clivages synchrones » à « clivages asynchrones » est caractéristique de la **transition blastuléenne** (TB ou Mid Blastula Transition) qui correspond aux 1^{ères} expressions du génome de l'embryon.
Lors de cette transition, les 1^{ères} transcriptions zygotiques coexistent avec l'ARN_M maternel.

➤ Segmentation de l'œuf de Dentale (Mollusque) :

= Segmentation totale, inégale et spirale (plans de clivage obliques, ce qui donne un arrangement spiralé des blastomères fils)

- 1^{er} clavage : presque méridien (légèrement en biais au niveau du pôle animal)
 - 2 blastomères appelés respectivement AB et CD
(CD est plus gros parce qu'il inclut le lobe polaire)
- 2^{ème} clavage : presque méridien
 - AB → 2 blastomères A et B
 - CD → 2 blastomères C et D
(D est plus gros parce qu'il inclut le lobe polaire)
- 3^{ème} clavage : oblique (45° par rapport à l'axe PA - PV)
 - 4 micromères animaux : 1a, 1b, 1c, 1d.
 - 4 macromères végétatifs : 1A, 1B, 1C, 1D.
 - A → 1a et 1A
 - B → 1b et 1B
Faisceau mitotique oblique
 - C → 1c et 1C
→ les micromères sont à cheval sur
 - D → 1d et 1D
les cloisons des macromères.

Cf. figure 15

Quand on observe par le pôle animal, les micromères sont décalés par rapport aux macromères

- soit dans le sens des aiguilles d'une montre : spirale dextre,
- soit dans le sens inverse des aiguilles d'une montre : spirale sénestre.

- 4^{ème} clivage : inversion des faisceaux mitotiques du 3^{ème} clivage → changement du sens de la spirale.
- Clivages suivants : disposition alternée des blastomères se maintient : l'obliquité des faisceaux est alternativement à droite et à gauche.

→ Cœloblastule

- Lors des 3^{ème}, 4^{ème}, 5^{ème} et 6^{ème} clivages : 4 quartettes de micromères (et 4 quartettes de macromères) sont produites par les macromères.

La division et la distribution des blastomères permettent de définir une nomenclature conventionnelle des blastomères.

 Cf. figure 16

Dans la segmentation spirale, les blastomères sont disposés de façon à établir une plus grande surface de contacts par rapport à ce que l'on observe dans la segmentation radiaire.

En général, les embryons sujets à la segmentation spirale subissent moins de clivages avant la gastrulation par rapport aux autres modes de segmentation.

Segmentation méroblastique des œufs télolécithes : l'œuf de Poule :

= Segmentation discoïdale qui débute dans la partie haute de l'oviducte.

Les 3 premiers clivages sont perpendiculaires à la surface du cicatricule (= blastodisque) et font une découpe en tranches plus ou moins régulières.

- 1^{er} clivage : méridien qui part du centre du cicatricule vers les extrémités.
- 2^{ème} clivage : méridien, perpendiculaire au 1^{er} plan de clivage
(et perpendiculaire à la surface de l'embryon)
- 3^{ème} clivage : méridien (apparition de 2 sillons latéraux parallèles au 1^{er} plan de clivage).
- Clivages suivants : latitudinaux, très irréguliers, et asynchrones.

On obtient des blastomères superficiels, individualisés et séparés par une couche (ou assise) syncytiale. Il y a un contact cytoplasmique entre les blastomères.

- Jusqu'au stade 64 cellules, on se trouve dans le stade morula.

Après, on arrive dans le stade blastula, caractérisé par l'apparition d'une cavité entre les blastomères et le vitellus, remplie d'un liquide sécrété par les blastomères.

Elle est appelée cavité sous germinale, cavité de segmentation ou blastocoèle primaire.

- À la ponte, on observe une aire pellucide au centre du blastodisque qui correspond aux blastomères situés au dessus du blastocoèle I^{AIRE} ainsi qu'une aire opaque qui correspond aux blastomères disposés au dessus, et au contact, du vitellus.

 Cf. figure 17

❖ Segmentation méroblastique des œufs centrolécithes d'Insectes : l'œuf de Drosophile :

Dans l'ooplasme (cytoplasme + vitellus), le noyau de la cellule - œuf subit 8 divisions synchrones rapides. Ces divisions ne sont pas accompagnées d'un partage du cytoplasme par des membranes = processus d'endomitose

→ formation d'un syncytium

- Après 8 divisions, les noyaux commencent à migrer vers la périphérie de l'embryon, le *périplasme*, et les divisions continuent. Les noyaux sont alors appelés *énergides*.

Lorsque le début de migration s'effectue, on atteint le stade **blastoderme syncytien**.

- Après environ 6 divisions supplémentaires, des membranes plasmiques s'installent et on arrive au stade **blastoderme cellularisé**. À ce stade, il y a la 1^{ère} expression des gènes.

Malgré tout, une centaine de noyaux restent localisés dans le vitellus (central) Ces noyaux sont à l'origine des vitellophages.

- Vers le 9^{ème} clivage : les noyaux sont arrivés dans la région postérieure de l'embryon. Ils sont à l'origine des cellules polaires qui représentent les précurseurs des cellules germinales primordiales. Leur localisation par rapport à l'embryon est externe. L'embryon est appelé pérblastule.

Cf. figure 18

❖ Segmentation holoblastique de l'œuf alécithes de Mammifères :

L'embryon se développe lors du trajet dans l'oviducte et aussi lors de l'implantation dans la muqueuse utérine (= nidation)

2 phases : 1 libre et 1 fixée

La segmentation intervient lors de la phase libre.

- 1^{er} clivage : peut - être méridien. Les globules polaires sont mobiles sous la membrane pellucide ; or, le pôle animal est défini par la position de ces globules polaires.
→ 2 blastomères de tailles différentes : 1 macromère et 1 micromère.
- 2^{ème} clivage et après : divisions asynchrones. Le macromère fait ça division en 1^{er}.
→ 3 blastomères. Puis le micromère fait sa division.
→ 4 blastomères : 2 macromères et 2 micromères.

La segmentation se poursuit lors du trajet de l'oviducte. Les cellules de la Corona radiata commencent à se détacher.

- Stade 8 – 16 cellules : La morula arrive dans la cavité utérine et elle commence à subir les phénomènes de cavitation (= formation du blastocoïde) et de compaction (= mise en place de jonction étanche) qui permet une perméabilité sélective. → rôle protecteur

- Les cellules apolaires occupent le centre de l'embryon et dérivent des macromères.
Les cellules polaires sont dans la périphérie de l'embryon et dérivent des micromères.
- Dès la cavitation, l'embryon est au stade 32 – 64 cellules et devient la blastula (appelé aussi blastocyste)
- Les blastomères au centre du blastocyste sont à l'origine du bouton embryonnaire.
Les blastomères périphériques forment le trophoblaste, la paroi embryonnaire qui est à l'origine du placenta.

L'embryon est encore libre dans la cavité utérine.

- Entre le 6^{ème} et le 13^{ème} jours de nidation : le blastocyste est face à la muqueuse utérine. Le trophoblaste se différencie en syncytiotrophoblaste qui est en contact avec la muqueuse et en cytotrophoblaste qui est en contact avec le bouton embryonnaire.
- Le contact avec la muqueuse est de plus en plus importante pour que l'embryon étende ses liens histologiques avec la circulation sanguine de la mère (liens directs)

Cf. figure 19

Cf. figure 20

La gastrulation



Segmentation : multiplication cellulaire active importante.

Gastrulation : mouvements morphogènes pour la mise en place des feuillets embryonnaires (ectoderme, endoderme et mésoderme pour les triploblastiques)

Organogenèse : différenciation des tissus en des tissus fonctionnels.

❖ Modalité de la gastrulation :

➤ Invagination ou en embolie :

Exemple : chez les Échinodermes.

= mouvement d'une partie du blastoderme dans le blastocoele.

« **blaste** » : tissu qui est à l'origine de ...

Cf. figure 21

➤ Recouvrement ou épibolie :

Exemple : chez les Amphibiens.

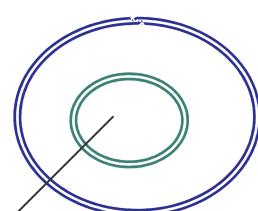
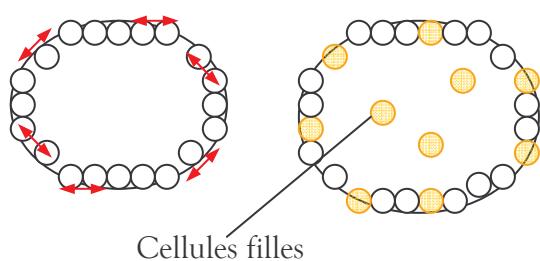
= prolifération cellulaire des micromères du pôle animal = recouvrement des macromères du pôle végétal qui deviennent internes.

Cf. figure 21

➤ Délamination :

Exemple : chez les Cœlentérés.

= prolifération cellulaire avec un plan de clivage parallèle à la surface de l'œuf.

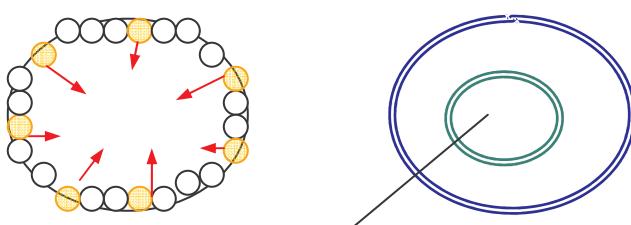


Archentéron (ouverture ultérieure sur l'extérieur)

➤ Immigration :

Exemple : chez les Vertébrés supérieurs.

Les cellules du blastoderme migrent et se rejoignent dans le blastocoele.

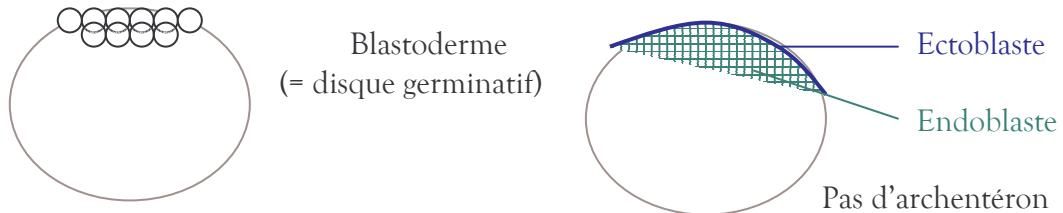


Archentéron (ouverture ultérieure sur l'extérieur)

➤ Prolifération polaire :

Pour les œufs télolécithes.

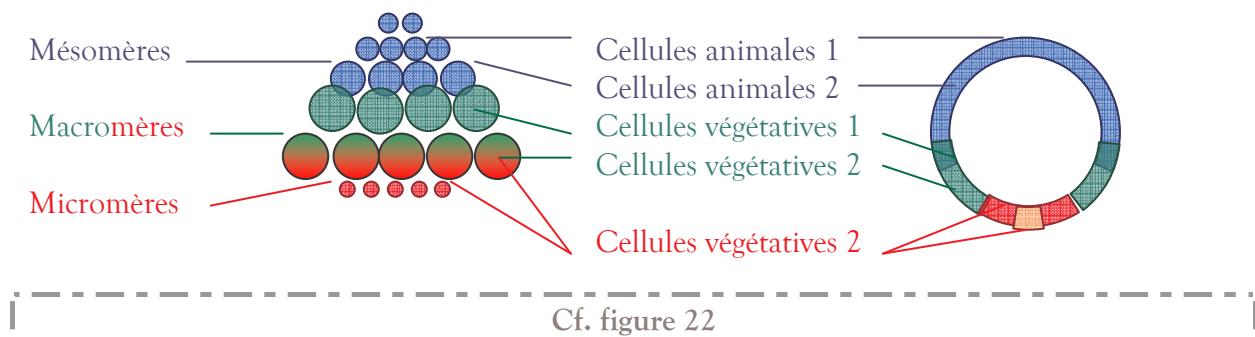
= prolifération cellulaire à l'un des pôles de la blastula.



❖ L'œuf d'Oursin (Échinoderme) :

➤ Gastrulation :

À la fin de la segmentation, l'œuf est devenu une blastula.



La gastrulation se déroule en 3 étapes :

① Il y a :

- Une diminution des divisions cellulaires,
- L'apparition d'une touffe ciliaire apicale au niveau du pôle animal,
- Un aplatissement et un épaississement du pôle végétatif formant la plaque végétative,
- L'immigration des micromères dans le blastocoïde formant du mésoblaste (ou mésenchyme primaire)

② Il y a :

- Une embolie des macromères végétatifs 2
→ invagination en doigt de gants formant l'archentéron.
- Un détachement des cellules à l'extrémité apicale de l'archentéron,
→ formation du mésenchyme secondaire qui correspond aux éléments sanguins.

③ Il y a :

- Formation des vésicules coelomiques = entérocoelie à partir de vésicules.

→ mise en place des 3 feuillets = fin de la gastrulation.

➤ Organogenèse :

= formation de la larve Plutéus.

- Le germe (= gastrula) s'aplatit sur sa face ventrale,
- La formation de l'anus ventral = blastopore,
- Il y a une dépression stomodéale formant le stomodeum (= bouche) par mouvement interne de l'ectoderme.
- Les bords latéraux de la bouche s'allongent en formant 4 bras (2 oraux et 2 anaux)

Cf. figure 22

❖ L'œuf de Grenouille (les Anoures) :

➤ Gastrulation :

Rappel :

L'œuf subit :

- Une rotation d'équilibration qui détermine le pôle animal (et le pôle végétal)
- Une rotation de symétrisation par rapport au croissant qui détermine l'axe dorso-ventral.

Après la segmentation, on obtient :

- Des micromères au niveau du pôle animal,
- Des macromères au niveau du pôle végétal (riche en vitellus),
- Et le blastocôle est déporté dans le pôle animal.

Cf. figure 23

▪ Aspect morphologique *in vivo* :

- Au début de la gastrulation, il y a une encoche entre le croissant dépigmenté et le pôle végétatif : la fente blastoporale (ou blastopore) qui est bordée dans sa partie supérieure par un bourrelet cellulaire (= lèvre dorsale)
- La fente blastoporale est due par une embolie (= mouvement vers l'intérieur) de quelques blastomères végétatifs, suivie par une épibolie (mouvement de surface vers le blastopore) des cellules du croissant puis des micromères de l'hémisphère animal.
- Ensuite, la lèvre blastoporale effectue un mouvement vers le pôle végétatif et va avoir des formes successives :
 - Anse de panier,
 - Fer à cheval,
 - Circulaire.
- L'embolie entraîne la redistribution des masses cellulaires créant un mouvement de bascule.
- La fente blastoporale est à l'origine du future anus.
- Le croissant dépigmenté et l'hémisphère végétatif disparaissent.
- Il y a la fermeture du blastopore.

- Mise en place des feuillets et étude des mouvements morphogènes :

- *Mouvements internes ?*
- *Quelle est la destinée des régions cellulaires ?*

- Mise en évidence des territoires présomptifs :

Vogt, 1925: techniques des marqueurs colorées avec l'utilisation de différents colorants biologiques (rouge neutre, sulfate de bleu du Nil)
= suivi du déplacement des cellules.

Cf. figure 24

- Actuellement, on utilise un marquage d'une cellule donnée (micro-injection) par un colorant fluorescent (fluorochrome = fluorescéine). Ensuite, on effectue des coupes histologiques pour connaître le devenir des cellules colorées au cours de la gastrulation.

On définit la carte des territoires présomptifs : « tel groupe de cellules de la blastula donne tel feuillet de la gastrula.

- Il y a une invagination (= embolie) de la région inférieure : formation du mésoderme et de l'endoderme par recouvrement total de la gastrula par l'ectoderme.

Cf. figure 25

- Mouvement de la gastrulation :

- À la fin de la gastrulation : l'ectoderme est superficiel ; le mésoderme et l'endoderme délimitent l'archentéron ; le blastocôle est entièrement envahi par le mésoderme.

Cf. figures 26 et 27

- Ensuite, l'organogenèse débute avec la neurulation (= réarrangements internes des feuillets mésodermiques et endodermiques).

➤ La neurulation :

= formation de l'axe nerveux.

- Observations *in vivo* (= externes) :

(en surface)

En face dorsale, il y a :

- un aplatissement de la gastrula, formant la plaque neurale délimitée par des replis (=bourrelets neuraux),
- un rapprochement de ces bourrelets latéraux,
- une dépression de la plaque neurale → **stade gouttière neurale**,
- une soudure des bourrelets (= internalisation de la gouttière) → **stade tube neural**,
- + un renflement antérieur à l'origine de l'encéphale,

- une absence de soudure aux extrémités formant :
 - un neuropore antérieur (fermeture plus tardive)
 - et un neuropore postérieur (= orifice caudal)

Cf. figure 28

- ***Coupes histologiques :***

= observation des arrangements internes des feuillets.

- ***Stade gouttière neurale :***

Cf. figures 29 et 30

- ***Stade tube neural :***

Mésoderme :

- Ségrégation (subdivision) en :
 - Mésoderme para axial,
 - Mésoderme intermédiaire,
 - Et lames latérales.
- Cavitation (= formation de cavités) :
 - Épicoelome (dans le mésoderme para axial),
 - Mésocœlome (dans le mésoderme intermédiaire),
 - origine du néphrotome.
 - Hypocoelome (dans les lames latérales)

Les lames latérales se rapprochent sans fusionner et forment le mésentère.
On obtient alors 2 feuillets :

 - Le Splanchnopleure (proche de l'endoderme)
 - Et le Somatopleure (proche de l'ectoderme)
- Métamérisation (succession de structures) : formation de somites à partir du mésoderme para axial.

Cf. figures 31 et 32

- ***Stade bourgeon caudal :***

= formation du Rhombencéphale

- Fermeture postérieure du tube neural (il n'y a plus de neuropores),
- Ouverture de l'anus.

Cf. figure 34 et 35

- ***Organisation métamérique après la neurulation :***

- Métamérisation des crêtes neurales (à l'origine des ganglions nerveux),
- Métamérisation du mésoderme para axial (à l'origine des somites),
- Métamérisation du mésoderme latéral (à l'origine du néphrotome)

+ fusion des cavités du mésoderme latéral pour former une seule cavité : le cœlome.

Cf. figure 33

Morphogenèse des Amphibiens ressemble à la morphogenèse des reptiles, des oiseaux et des mammifères.

❖ L'œuf de poule (*Gallus domesticus*) :

➤ Prégastrulation :

À la fin de la segmentation, on obtient une blastula primaire.

Cf. figure 11

À la fin de la prégastrulation, on obtient un germe diblastique. Pour cela, il faut 2 migrations :

- La 1^{ère} migration forme l'entophylle (ou hypoblaste) primaire,
- La 2^{ème} migration forme l'entophylle (ou hypoblaste) secondaire qui correspond au rempart germinatif supérieur.

Cf. figure 36 (A)

Cette prégastrulation permet la détermination des parties antérieure (à gauche) et postérieure (à droite)

➤ Gastrulation :

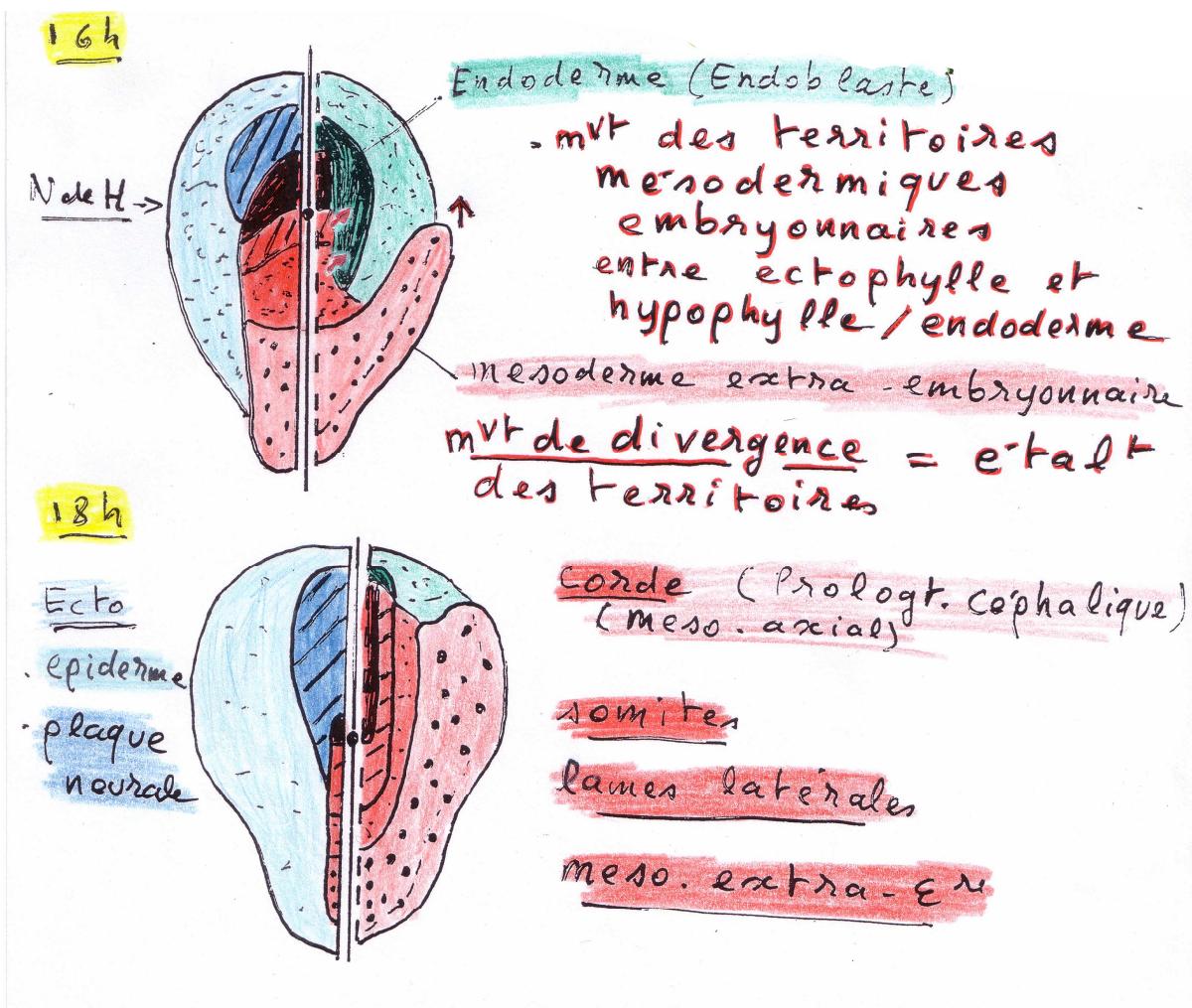
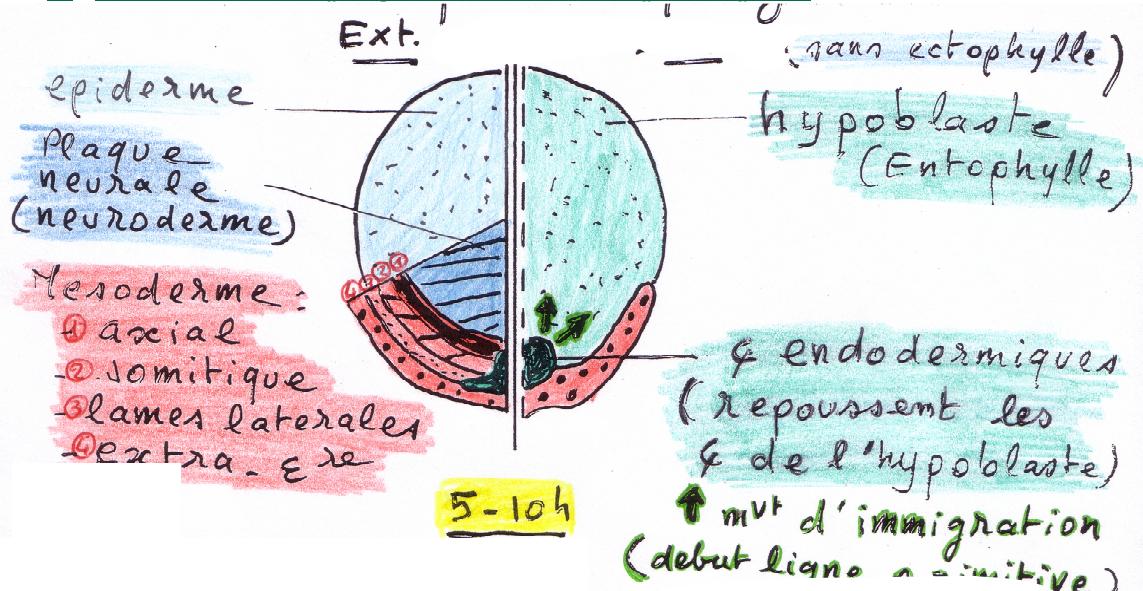
▪ Observations *in vivo* (= externes) :

Cf. figure 36

- 5 - 10 H (B) : Formation d'un sillon (= région épaisse) par des mouvements d'épibolie convergeant vers le sillon et mouvements d'embolie.
- 16 H (C) : Allongement du blastoderme dans l'axe céphalo - caudal.
Allongement du sillon formant la ligne primitive et une région plus compacte, le noëud de Hensen.
- 18 H (D) : Formation du prolongement céphalique sous l'ectophyle (observable par transparence) à l'origine du mésoderme cordal.
Allongement maximum de la ligne primitive.
- 20 H (C) : Apparition d'un replis (ou bourrelet) céphalique extérieur,
Formation complète d'une corde dorsale
(allongement du prolongement céphalique),
Régression de la ligne primitive
→ positionnement postérieur du noëud de Hensen.

La gastrulation est terminée. En surface, on trouve le matériel ectodermique.

➤ Mouvements morphogènes des territoires présomptifs :



➤ Coupes histologiques :

Cf. figures 37, 38, 39 et 40

❖ L'œuf de Drosophile (Insectes) :

➤ Rappel :

Chez lez œufs centrolécithes, on a :

- un périclase (= embryon),
- un ooblaste
- et un chorion protecteur.

Ils présentent une segmentation superficielle pour former une périclastula.

➤ Gastrulation :

▪ Les territoires présomptifs :

(vue latérale superficielle)

Cf. figure 41

▪ Début de la gastrulation :

① Invagination de l'endoblaste postérieure.

② Invagination du mésoblaste :

→ Formation du sillon ventral médian + début du recouvrement par l'ectoblaste.

Cf. figure 42

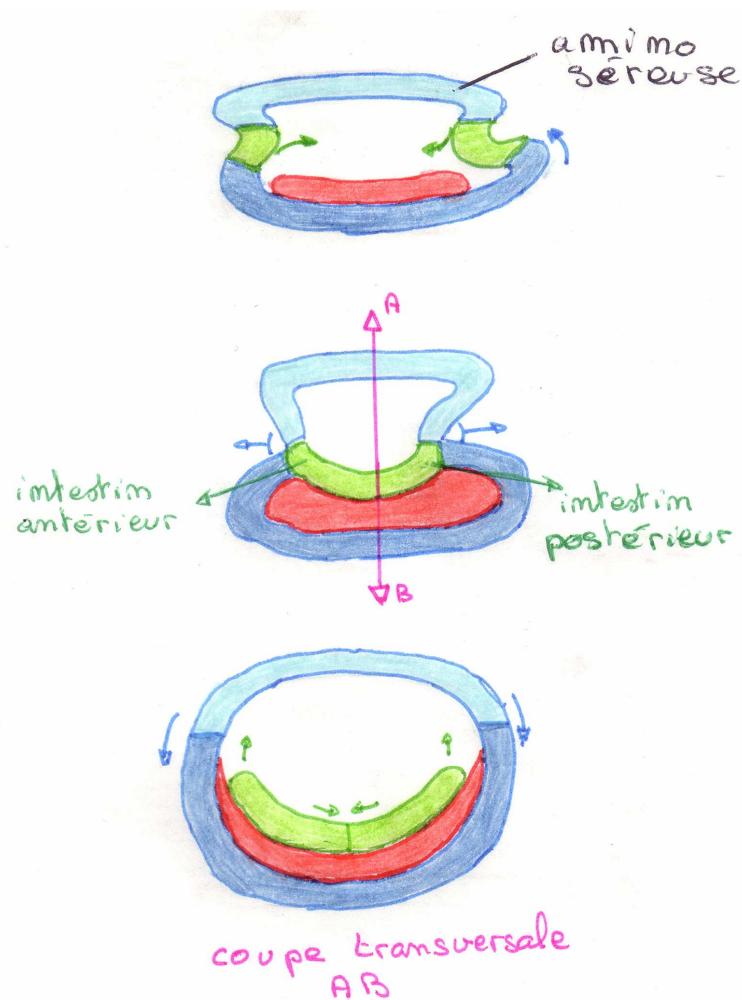
③ Mise en place du mésoderme et de l'ectoderme embryonnaire :

- Internalisation du mésoblaste par le recouvrement de l'ectoblaste.
- Bourgeonnement et migration des cellules du mésoblaste
(le recouvrement par l'ectoderme se poursuit)

Cf. figure 43

④ Mise en place de l'endoderme :

- Invaginations endodermiques postérieure et antérieure.



Cf. figure 44

❖ Les œufs de Primates (Mammifères) :

➤ Prégastrulation :

(lors de l'implantation)

8^{ème} jour :

- Apparition de la cavité amniotique (formation de l'épithélium amniotique).
- Le disque embryonnaire (= embryon) est didermique :
 - Épiblaste = ectophylle
(contact avec la cavité amniotique)
 - Hypoblaste = entophylle
(contact avec le lécithocôle primaire)

Du 8^{ème} au 12^{ème} jour :

- Apparition de la membrane de Heuser dont l'origine est le cytotrophoblaste et l'entophylle.
- Prolifération de l'entophylle, le lécithocôle primaire devient alors secondaire et sera à l'origine de la vésicule vitelline.

Cf. figure 45

> Gastrulation :

Du 16^{ème} au 20^{ème} jour (similaire aux oiseaux)

▪ Observations externes :

- La ligne primitive et le nœud de Hensen sont à la surface de l'ectophylle.
- Les cellules de l'ectophylle s'invaginent puis s'étalement latéralement entre l'ectophylle et endophylle ; elles forment ainsi le mésoderme.

Cf. figures 46, 47 et 48

Du 18^{ème} au 19^{ème} jour : Formation de la plaque cordale :

- En région antérieure : fusion du canal cordal avec le toit du lécithocœle (= l'entophylle et fissuration longitudinal de l'entophylle)
- + étalement du mésoderme pour former la plaque cordale.

Cf. figure 49

Du 19^{ème} au 20^{ème} jour : Recul du nœud de Hensen et régression de la ligne primitive :

- Allongement antéro - postérieure de la corde (détachement des cellules du mésoblaste de la plaque cordale pour former la corde définitive = un tube plein)

Cf. figure 50

> Neurulation :

Du 19^{ème} au 21^{ème} jour : différenciation du mésoderme et formation de la gouttière neurale.

Cf. figure 51 ; TD et TP