

Chapitre II : Les étapes du développement embryonnaire

Le développement d'un organisme en société de cellules durant la vie embryonnaire implique plusieurs mécanismes de croissance de l'embryon tels que les phénomènes :

- Auxétique : augmentation de la taille des cellules
- Multiplicative : augmentation du nombre des cellules
- Accrétionnaire : augmentation de la quantité du matériel acellulaire.

Rapidement, les cellules embryonnaires s'organisent et se polarisent ; Ces cellules embryonnaires bougent, changent de forme, s'agrègent, se différencient ou meurent. Dans le cas du développement direct, la fin de la période embryonnaire signe la fin de l'organogénèse. L'embryologie est l'étude du développement prénatal. Il est possible de l'envisager d'un point de vue morphologique, expérimental ou fonctionnel et la diviser en trois périodes :

1) La période pré embryonnaire : elle comprend l'étude de la formation et de la morphologie des gamètes mâle et femelle.

2) La période embryonnaire : elle s'étend de la fécondation jusqu'à l'origine des ébauches des principaux organes et l'individualisation de l'embryon de ses annexes extra embryonnaires.

Le développement embryonnaire est décomposé en plusieurs étapes qui sont facilement identifiables en fonction des changements morphologiques que subissent les embryons :

- La **fécondation** : c'est la fusion du spermatozoïde et de l'ovule qui aboutit à la formation d'un zygote, lui-même à l'origine d'un nouvel individu.

La fécondation commence par la fusion des gamètes (formation de zygotes) et se termine par l'initiation de la division cellulaire zygote (le début du clivage).

- La **segmentation** (cycles rapides de division cellulaire, formation d'une blastula),
- La **gastrulation** (mise en place des 3 feuillets fondamentaux : ectoblaste, mésoblaste et endoblaste),
- L'**organogénèse** : formation des structures corporelles et des organes, qui nécessite une division cellulaire (prolifération) et une différenciation cellulaire (spécialisation). Elle débute par la **neurulation**. La différenciation des organes est progressive.

3) La période fœtale : le temps entre la période embryonnaire et la parturition (la fin de la gestation), au cours de laquelle les organes se développent et commencent à fonctionner.

I. Première semaine du développement embryonnaire

I.1 Fécondation : La fécondation est le processus par lequel les cellules sexuées haploïdes, le spermatozoïde (gamètes mâles) et l'ovule (gamète femelles) fusionnent pour donner une cellule "souche" ou **zygote**, diploïde et totipotente, en fonction de leur stade.

Ce processus a lieu dans le 1/3 externe de la trompe utérine (c'est-à-dire dans l'ampoule tubaire) et comporte 2 étapes essentielles :

- La pénétration du spermatozoïde dans l'ovule.
- L'amphimixie ou fusion des 2 noyaux mâle et femelle.

I.1.1 Modalités de la fécondation

Il y'a deux types de fécondation : fécondation externe et fécondation interne

- Fécondation externe : les gamètes sont libérés à l'extérieur des voies génitales, ils se rencontrent dans l'eau (oursins, poissons et amphibiens).
- Fécondation interne : le dépôt des gamètes mâles s'effectue dans le tractus génital femelle précédé d'un accouplement entre les partenaires sexuels (mammifères, oiseaux).

I.1.2 Transit des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles

Sa durée diffère d'un mammifère à un autre en fonction de la taille du tractus génital et du lieu de dépôt des spermatozoïdes qui peut être soit au niveau de l'utérus ou du vagin (figure 1). L'avancée des spermatozoïdes est facilitée par

- La contraction des parties du tractus génital femelle
- La présence du liquide utérin
- La mobilité propre des spermatozoïdes.

I.1.2.1 Espèces où le sperme est déposé dans le vagin (femme, vache, brebis, lapine et chatte)

Les spermatozoïdes remontent la quasi-totalité des voies génitales féminines. Déposés dans la cavité vaginale, ils n'y restent que peu de temps, le pH acide du milieu vaginal leur étant néfaste et ils pénètrent aussitôt dans la glaire cervicale, qui occupe le col utérin.

-Traversée du col de l'utérus

Ne traversent la glaire cervicale que les spermatozoïdes les plus féconds, c'est-à-dire ceux dont la mobilité est la meilleure, progressive, linéaire et de vitesse suffisante, ainsi que ceux dont la morphologie est la plus typique. La glaire ne laisse passer que 1 à 2% des spermatozoïdes inséminés. Cette glaire est composée de glycoprotéine, de sucre et d'eau.

Les spermatozoïdes ne peuvent traverser la glaire que pendant la courte période péri-ovulatoire, c'est-à-dire le jour de l'ovulation, les deux jours qui la précèdent et le lendemain. Ce n'est qu'à ce moment-là que le col est ouvert, que la glaire est en quantité suffisante et que ses caractéristiques physico-chimiques et morphologiques sont optimales.

La glaire cervicale a plusieurs rôles, à savoir

- Protéger les spermatozoïdes par son pH basique
- Constituer un apport énergétique (glucose)
- Avoir un rôle antibactérien et anti viral
- Éliminer le plasma séminal, donc les facteurs de décapacitation du spermatozoïde.

I.1.2.2 Espèces où le sperme est déposé dans l'utérus (truie, jument, rate et chienne)

Chez les espèces où l'insémination a lieu in utero, c'est la relaxation spasmodique du col qui permet le franchissement rapide de celui-ci, cette relaxation a lieu au moment de l'œstrus et sous l'effet des œstrogènes. Le mucus cervical se liquéfie, ce qui facilite la pénétration du pénis dans l'utérus. Les contractions utérines seraient les principales responsables de la remontée des spermatozoïdes, mêmes morts. Les contractions importantes pendant l'œstrus et faibles pendant la phase progestéronique, sont stimulées par la décharge d'ocytocine consécutive à une excitation du col.

-Traversée des trompes

Les spermatozoïdes sont encore en grand nombre à la jonction utéro-tubaire qui est difficile à franchir. C'est grâce à leur mobilité que les spermatozoïdes passeraient ce nouvel obstacle. L'isthme contient une substance visqueuse où les spermatozoïdes viennent s'agglutiner par la tête et achèvent la capacitation. Les spermatozoïdes poursuivraient leur progression dans les trompes grâce à des contractions des trompes ainsi que par ses mouvements ciliaires.

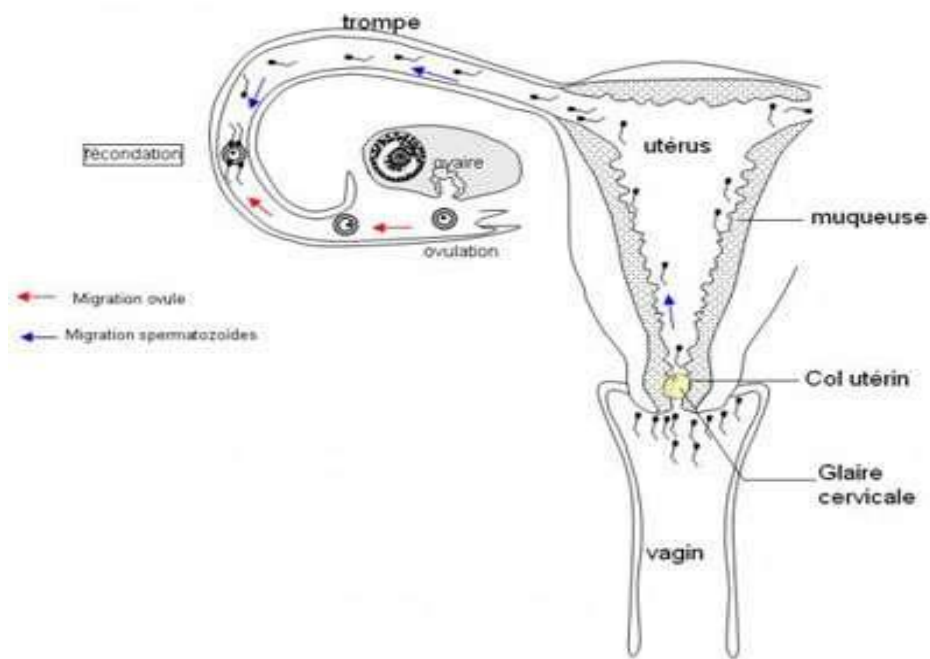


Figure 1 : Transport des spermatozoïdes lors de la fécondation (Banque de schémas de SVT, académie de Dijon)

I.1.3 Contact entre les gamètes

Cette étape est complémentaire de la précédente à laquelle elle est dépendante.

Elle comporte la traversée de la corona radiata, la fixation à la zone pellucide, sa traversée et la fusion intergamétique. La durée de cette phase n'est pas connue avec précision, mais elle est brève, de l'ordre d'une heure in vitro.

-Traversée de la corona radiata

Alors que plusieurs centaines de millions de spermatozoïdes sont déposés dans les voies génitales femelles, un seul spermatozoïde est nécessaire à la fécondation, les autres spermatozoïdes ont un rôle adjuvant en sécrétant l'hyaluronidase qui aiderait à la dispersion

des cellules de la corona-radiata c'est la **réaction acrosomiale**, qui consiste en la libération des enzymes contenues dans l'acrosome. Cette réaction se produit lorsque le spermatozoïde capacité, pénètre dans les assises cellulaires péri ovulaires (corona radiata). Elle se caractérise par la fusion de la membrane plasmique et de la membrane acrosomiale externe suivie de l'élimination complète des 2 membranes, ce qui entraîne :

- La libération des enzymes contenues dans l'acrosome et plus particulièrement l'hyaluronidase
- La mise à nu de la membrane acrosomiale interne sur laquelle est localisée l'acrosine qui digère la zone pellucide.

- Fixation à la zone pellucide

Dès que les spermatozoïdes sont en contact avec l'enveloppe externe de l'ovocyte ou pellucide, ils y adhèrent par un récepteur à une glycoprotéine de la pellucide : ZP3.

Cette liaison est spécifique car un spermatozoïde ne peut en général, se fixer qu'à un ovocyte de son espèce.

I.1.4 Stades de la fécondation

I.1.4.1 Pénétration du spermatozoïde

La traversée de la zone pellucide se fait obliquement et par la digestion de la zone pellucide par l'acrosine et par la poussée du mouvement flagellaire exacerbée par la réaction acrosomiale, suivie par la pénétration du spermatozoïde, ce qui entraîne une modification potentielle de la membrane de l'ovocyte qui devient imperméable à la pénétration d'autres spermatozoïdes (modification physicochimique de la zone pellucide). Cette modification entraîne une exocytose des granules corticaux (fusion de ces granules à la membrane plasmique ovocytaire): c'est la réaction corticale.

Dès la pénétration, le spermatozoïde laisse sa membrane protoplasmique à la surface de l'ovocyte qui achève sa deuxième division de maturation et ses chromosomes se rassemblent dans un noyau d'aspect vésiculaire: le pronucléus femelle. En se rapprochant du pronucléus femelle, le spermatozoïde perd sa queue et grossit son noyau et devient pronucléus mâle, morphologiquement identique au pronucléus femelle.

I.1.4.2 Amphimixie

Le pronucléus mâle effectue une rotation qui amène le centriole proximal orienté vers le centre de l'œuf. Avant de fusionner, les deux pronucléus gagnent le centre de l'ovule, leurs membranes disparaissent et leurs chromosomes se condensent : c'est l'Amphimixie. Les N chromosomes maternels et les N chromosomes paternels se mettent en place sur le fuseau puis se clivent au niveau du centromère.

Comme une mitose, les demi-chromosomes migrent vers les pôles opposés de la cellule. Un profond sillon apparaît à la surface de la cellule et divise le cytoplasme en deux : chaque cellule aura donc un nombre diploïde de chromosome et un capital normal d'ADN (figure N°2).

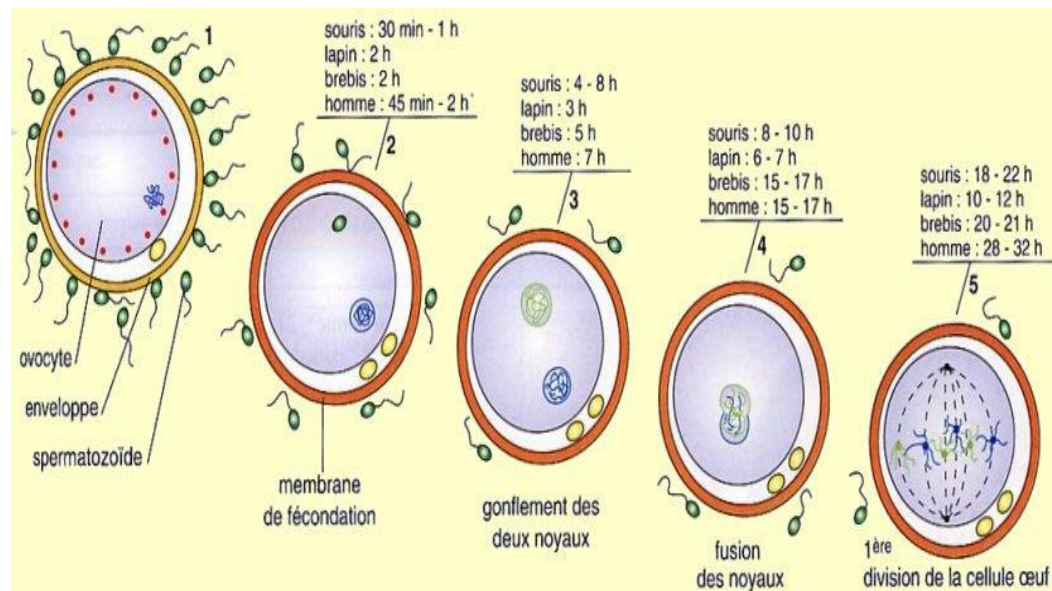


Figure 2 : Etapes de la fécondation (Maxicours, 2022)

I.2 Segmentation

La segmentation est la première étape du développement embryonnaire constituant la pré morphogenèse ; elle suit immédiatement la fécondation. Elle permet le passage de l'état unicellulaire à l'état pluricellulaire. La segmentation correspond aux premières mitoses du zygote en cellules filles appelées **blastomères**.

Le germe passe par les stades 2, 4, 8, 16, 32 blastomères, ... jusqu'à un certain nombre variable de cellules selon l'espèce animale (stade 8 cellules chez la souris, 16 cellules chez la brebis et 32 cellules chez la vache). Ces cellules restent groupées et le germe prend l'aspect

d'une petite mure appelée **morula**. Cette dernière se creuse d'une cavité interne, la cavité de segmentation ou le blastocœle ; le germe devient une blastula qui marque la fin de la segmentation.

I.2.1 Différents types de segmentation

La segmentation est conditionnée par la quantité et la distribution du vitellus dans le zygote. La charge vitelline constitue une entrave aux plans de division.

Selon la richesse des œufs en vitellus, on distingue 2 types de segmentation : la **segmentation totale** ou holoblastique et la **segmentation partielle** ou méroblastique.

I.2.1.1 Segmentation totale

Quand les plans de division affectent la totalité du volume de l'œuf fécondé, la segmentation est dite totale ou holoblastique. Ce type de segmentation comprend les œufs **alécithes**, **oligolécithes** et **mésolécithes-hétérolécithes**.

I.2.1.2 Segmentation partielle

Seule une portion limitée du cytoplasme de l'œuf se segmente car l'axe de division pénètre de façon incomplète dans le vitellus. La segmentation est dite partielle. Ce type de segmentation comprend les œufs mégalécithes-télolécithes et mégalécithes-centrolécithes.

I.2.2 Exemple de segmentation chez certaines espèces

Les divisions cellulaires de la segmentation sont appelées : clivage car ces divisions concernent le cytoplasme du zygote. Les cellules filles sont deux fois plus petites que la cellule mère dont elles sont issues. Par conséquent, il n'y a pas d'accroissement de volume de la blastula par rapport à celui de l'œuf fécondé.

I.2.2.1 Mammifères

Les œufs des mammifères sont alécithes. La segmentation a lieu pendant la première semaine du développement embryonnaire en même temps que la migration tubaire.

L'activité cinétique provoquée dans l'œuf par la fécondation se poursuit par une suite de mitoses accompagnées de cloisonnement du cytoplasme (cytodiérèses), de sorte que le germe se compartimente en éléments cellulaires appelés blastomères (Figure3).

Au début, les blastomères sont presque ovoïdes et ne s'accolent à leurs voisins que sur une surface restreinte mais après le 3^{ème} cycle mitotique, la morula ne tarde pas à régulariser sa sphéricité.

La **segmentation** au niveau de l'œuf est **totale** et elle est à peu près synchrone, car les différentes parties de l'œuf se segmentent au même rythme. Toutes ces divisions sont caractérisées par l'absence d'accroissement. Si bien que, pendant toute la segmentation, l'œuf toujours entouré de la zone pellucide, reste de la taille de l'œuf fécondé. Bien que les blastomères formés au début de la segmentation soient morphologiquement semblables, il existe probablement très tôt, une dissemblance biochimique entre les blastomères car, une différence morphologique devient apparente. L'ensemble des blastomères forme alors une masse pleine, à peine plus grosse que le zygote initial et entourée comme lui par la zone pellucide, qui a persisté. Ainsi se trouve réalisée une **MORULA**, généralement vers la fin de la période tubaire de la gestation. L'œuf ne commence à croître que vers la fin du stade morula.

Au stade de 8 cellules, au cours duquel les cellules établissent entre elles des contacts étroits et acquièrent une polarité : les microvillosités, distribuées auparavant de façon uniforme sur l'ensemble de la surface, se localisent dans les zones de la surface tournées vers l'extérieur. Les cellules non polarisées et qui sont volumineuses (macromères) formeront le bouton embryonnaire qui est à l'origine de l'embryon proprement dit, tandis que les cellules externes polarisées et plus petites (micromères) formeront le trophoblaste à l'origine des structures extra embryonnaires. Tandis que les mitoses se succèdent, il y a un afflux liquidien à travers la zone pellucide vers les espaces intercellulaires de la morula ; ces espaces liquidiens confluent et la morula devient un **BLASTOCYSTE** dont la paroi est formée d'une couche de cellules : le trophoblaste (Figure3).

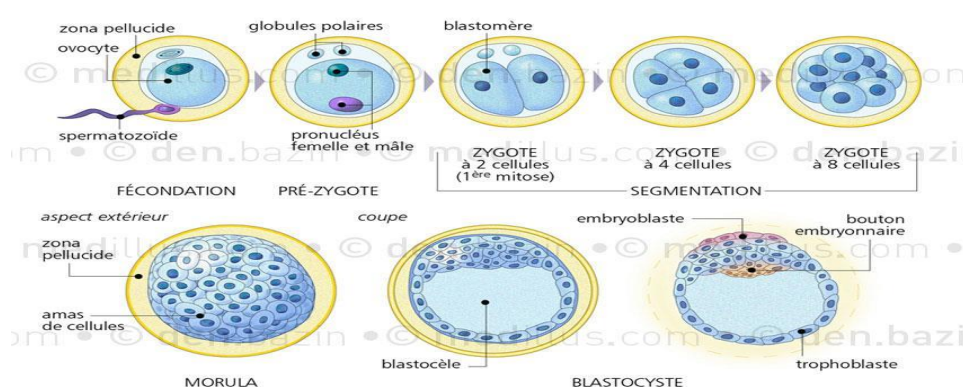


Figure 3 : Segmentation (Medillus, 2013)

I.2.2.2 Oiseaux

La segmentation commence 5 heures après la fécondation, elle se produit dans l'oviducte et dure près de 24 heures, elle est achevée avant la ponte.

L'œuf d'oiseau est mégalécithe-téloécithe dont seul le cytoplasme actif contenant le noyau est affecté par la segmentation (segmentation discoïdale).

La segmentation se termine au moment de la ponte. Elle est assez semblable à celle des mammifères. Les premières segmentations cellulaires se produisent chez la poule à l'intérieur même de l'oviducte pendant la formation de l'œuf. La fusion des pronucleï mâle et femelle intervient 3 heures environ après l'ovulation ; elle est suivie de la première division une heure plus tard, lorsque l'œuf est dans l'isthme, un premier sillon de clivage apparaît à la surface de cicatricule, suivie 20 minutes plus tard par un deuxième sillon, avant que l'œuf ne pénètre dans l'utérus au stade 8 cellules. Les divisions sont verticales jusqu'au stade 32 cellules puis deviennent parallèles à la surface et donnera un blastodisque constitué d'une zone centrale de blastomères de petites de taille, entourée de blastomères plus grands et incomplètement individualisés. Les mitoses des blastomères centraux aboutissant à la mise en place d'assises cellulaires (figure 4)

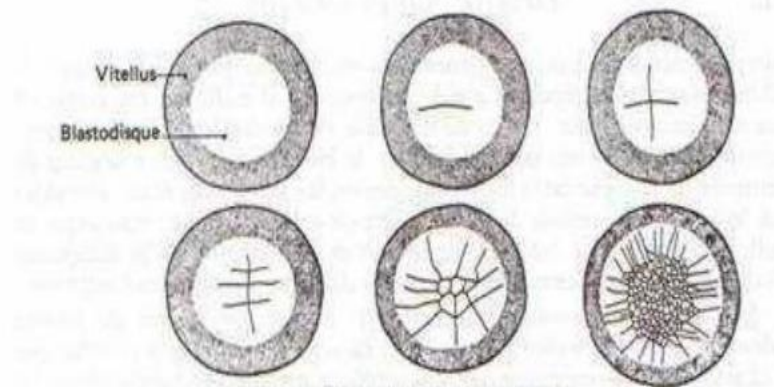


Figure 4 : Premiers stades de segmentation (Anonyme 1, 2012)

I.3 Migration de l'embryon le long des trompes et sa descente utérine

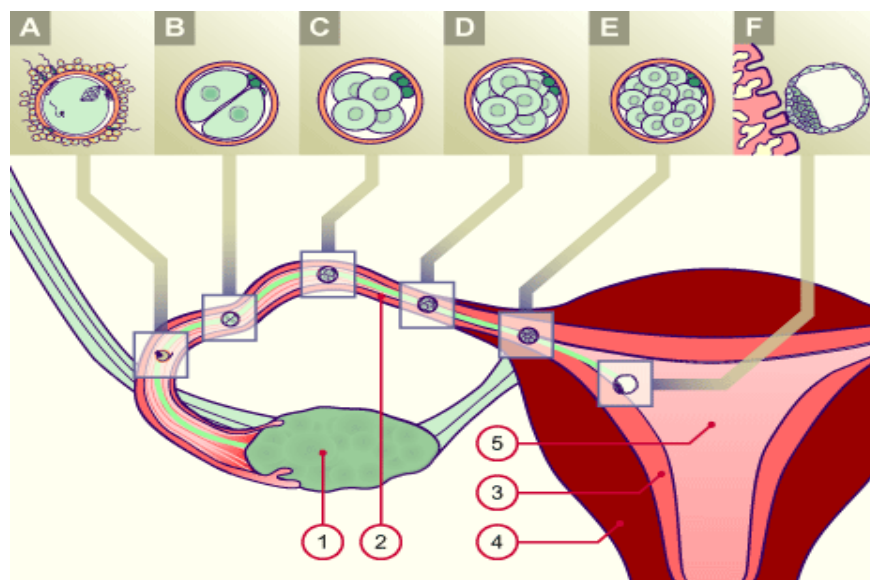
En même temps qu'il se segmente, l'œuf migre dans la trompe vers la cavité utérine du fait des contractions des cellules musculaires lisses de la paroi tubaire. Ce phénomène est facilité par la sécrétion des cellules de la muqueuse (le flux du liquide péritonéal), par les mouvements des cils en surface et les mouvements péristaltiques de la musculature de la trompe.

La migration se déroule selon une chronologie précise (figure 5)

- La fécondation et le stade 2 blastomères (J2 : 2ème jour du développement embryonnaire) s'observent au niveau de l'ampoule tubaire
- Stade morula (J4) au niveau de la jonction utéro- tubaire
- Blastocyste libéré dans la cavité utérine (J 5 et J6)

La survie du blastocyste dépend des sécrétions utérines ou lait utérin qui contient du glutathion, de la vit B12 et de l'acide folique.

La progestérone joue un rôle dans l'équilibre du milieu ainsi que la zone pellucide qui permet la rétention d'eau dans blastocyste malgré la présence de sécrétion plus concentrée



1 : Ovaire 2 : Trompe 3 : Endomètre 4 : Myomètre 5 : Cavité utérine.

A : Fécondation(J0) B : Stade 2 blastomères (J1) C : Stade 4 blastomères (J2) D : Stade 8 blastomères (J3), E : Stade morula (J4), F : Stade blastocyste libre (J6)

Figure 5 : Migration tubaire

I.4 Pré-implantation (état libre de l'œuf fécondé)

L'œuf, pour pouvoir s'implanter dans la muqueuse utérine, doit avoir atteint un stade de développement précis. L'implantation nécessite en effet une coopération étroite entre l'œuf et l'utérus et exige de ces deux partenaires un certain degré de maturité.

Ainsi, l'implantation est toujours précédée d'une période plus au moins longue dite pré-implantation dans laquelle le blastocyste reste libre dans la lumière utérine et se nourrit de la sécrétion des glandes utérines (lait utérin) qui sont en pleines activités.

Cette période de pré-implantation est de

- 2 j chez la femme
- 15 à 20 j chez la chienne
- 30 à 35 j chez la vache
- 40 à 45j chez la jument.

II. Deuxième semaine du développement embryonnaire

II.1 Lieu, étapes et mécanisme de l'implantation

Le lieu de l'implantation au niveau de l'utérus varie selon les espèces, elle est dite :

- **De type central** : l'endomètre n'est pas attaqué par le trophoblaste ou l'est tardivement. Le blastocyste, assez longtemps libre dans la lumière utérine, s'accroît jusqu'à entrer en contact avec tout le pourtour de la cavité avant de s'y fixer, c'est le cas des carnivores, des ongulés, du lapin.

- **De type excentrique** : le blastocyste s'insinue entre les plis très développés de la muqueuse utérine et grandit à l'abri de deux d'entre-eux. Les bords de la cavité qui l'abrite se soudent ultérieurement et forment une chambre close isolée de la lumière utérine, c'est le cas de certains rongeurs comme la souris et la ratte.

- **De type interstitiel** : le blastocyste se fixe précocement à l'endomètre et s'y introduit en érodant sa surface, la muqueuse se referme sur lui et le trophoblaste se modifie considérablement durant la croissance, c'est le cas des primates, des cobayes.

Les espèces dont les blastocystes sont multiples (carnivores, lapin), les contractions utérines produisent dès le début de pré-implantation une répartition de ceux-ci sur toute la longueur de l'organe avec un espacement régulier.

II.1.1 Rôle de l'œuf dans l'implantation

II.1.1.1 Rupture de la membrane pellucide

La perte de la membrane pellucide semble nécessaire pour que l'implantation puisse s'effectuer normalement, l'embryon fait éclater cette enveloppe par une suite de contractions d'expansions. Il est aidé par des enzymes qui dégradent la zone pellucide au pôle anti-embryonnaire et tout ceci sous l'effet des sécrétions utérines et de la progestérone qui les contrôle.

II.1.1.2 Agressivité du blastocyste

Environ 12 heures avant l'implantation, le blastocyste s'allonge et se hérissé. De micro - villosités diffuses et transitoires qui disparaîtront lors de la fixation (on dit que l'œuf prépare ses armes), l'épithélium utérin subit une transformation assez semblable et il se forme des complexes jonctionnels responsables d'une adhésion plus solide après disparition bilatérale des micro – villosités ; Les membranes cellulaires de l'œuf et de l'épithélium utérin se trouvent en contact très étroits, elles sont séparées seulement par une membrane riche en mucco polysaccharides et qui pourrait expliquer " le collage du blastocyste" .

II.1.2 Rôle de l'utérus

II.1.2.1 Compétence temporelle de l'utérus

Pour qu'il y ait implantation dans l'utérus, il faut une concordance entre l'âge de l'œuf et le stade de développement de l'utérus dans le cycle. Cette réceptivité de l'endomètre appelée : « fenêtre d'implantation » est la conséquence de la sécrétion par l'endomètre de protéines d'adhésion, leur synthèse étant stimulée par la progestérone. Toute modification du milieu empêchera l'implantation, l'utérus pourra donc jouer un rôle inhibiteur sur l'implantation.

II.1.2.2 Rôle inhibiteur de l'utérus

Cette inhibition rendrait le blastocyste non agressif à l'égard de la muqueuse, la levée de cette inhibition se ferait grâce à la blastokynine qui est une glycoprotéine sécrétée par l'utérus quelques jours après l'ovulation.

II.1.3 Contrôle endocrinien dans l'implantation

II.1.3.1 Évolution du corps jaune

Le trophoblaste rudimentaire (précurseur du placenta) secrète l'hormone chorionique gonadotrophine HCG (c'est une hormone polypeptidique) qui provoque :

- le maintien du corps jaune, on peut voir cela grâce à la taille des cellules du corps jaune qui sont multipliées par deux
- elle assure l'interruption des cycles
- elle modifie la réaction immunitaire de l'utérus vis-à-vis de l'embryon, ainsi l'utérus maternel se comporte comme si l'embryon n'était pas un corps étranger.

II.1.3. 2 Rôle des œstrogènes et de la progestérone

- La teneur en progestérone du tissu lutéal augmente, elle passe de 19,5 µg / g à 54,1 µg / g.

La progestérone est l'hormone principale de l'implantation et de toute la gestation.

- Les œstrogènes agissent en synergie avec la progestérone, qu'ils permettent ainsi d'économiser.

II .2 Anomalies de l'implantation

➤ Implantation ectopique

L'œuf au stade de blastocyste peut s'arrêter en un point quelconque de son trajet. Il peut alors dégénérer ou s'implanter, déterminant ainsi une grossesse extra-utérine (le plus souvent dans l'ampoule, rarement dans le segment interstitiel).

L'anomalie de la migration peut avoir pour conséquence plus rarement, d'autres types de gestation ectopique : ovarienne ou abdominale (zone normale d'implantation)

➤ Implantation cervicale ou implantation basse

C'est à dire dans le segment inférieur de l'utérus, formation d'un placenta prævia, source d'hémorragies graves à la fin de la grossesse ou au moment de la naissance.

➤ Implantation en dehors de l'utérus

Donne lieu à une grossesse extra-utérine, rupture de la trompe : hémorragies internes.

III. Troisième semaine du développement embryonnaire

III.1 Formation et évolution du disque embryonnaire

Une étape intermédiaire entre la segmentation et la gastrulation caractérise les espèces qui développent des annexes embryonnaires, les Amniotes (oiseaux et mammifères), c'est la pré gastrulation.

La **pré gastrulation** permet la mise en place de **deux feuillets embryonnaires** : l'**ectoblaste** et l'**endoblaste** : le germe est **didermique**.

La **gastrulation** [**gastrula Gr. = petit estomac**]) débute au cours de l'implantation chez les rongeurs et les primates (espèces à implantation précoce) et durant la période préimplantatoire chez nos mammifères domestiques (espèces à implantation tardive).

Elle **met en place les trois feuillets fondamentaux de l'embryon** : l'**ectoblaste** (feuille externe qui recouvre l'embryon et dont dérive le tissu nerveux), le **mésoblaste** (feuille intermédiaire) et l'**endoblaste** (feuille interne dont dérivent l'appareil digestif et ses glandes annexes). Leur agencement préfigure l'organisation de l'embryon.

Ces feuillets se prolongent et se combinent pour former plusieurs annexes embryonnaires. Effectivement, Les cellules trophoblastiques recouvrant la masse cellulaire interne dégénèrent chez les mammifères domestiques, chez la souris et l'homme, les cellules trophoblastiques recouvrant la masse cellulaire interne se séparent et, au lieu de dégénérer, deviennent une paroi amnionique.)

Les mouvements morphogénétiques sont semblables à ceux observés chez le poulet. Les différences les plus marquantes sont liées à la nécessité, pour les mammifères, de former des annexes extra embryonnaires très tôt de manière à assurer la nutrition de l'embryon dépourvu de réserves vitellines.

III.2 Principales étapes de la gastrulation : mise en place des trois feuillets (ectoblaste, endoblaste et mésoblaste), mise en place du mésoblaste et son évolution

III.2.1 Première étape : apparition de la ligne primitive et du nœud de Hensen

Elle se caractérise par l'apparition de la ligne primitive et du nœud de Hensen (figure 6). D'abord circulaire, le disque embryonnaire devient bientôt ovalaire et s'allonge selon l'axe du futur embryon.

Puis apparaît à sa partie caudale une petite tâche qui résulte d'une prolifération des cellules de l'ectoblaste et qui s'invagine entre l'entoblaste et les cellules restantes de l'ectoblaste.

Cette tâche s'allonge jusque vers le milieu de l'ébauche embryonnaire, elle constitue ainsi la ligne primitive.

Vers le 17^{ème} jour, son extrémité crâniale s'épaissit alors et forme un centre très actif de multiplication cellulaire qui produit une sorte de nodosité : **le nœud de Hensen**

L'apparition de la ligne primitive et du nœud de Hensen détermine :

- L'orientation de l'axe embryonnaire
- Sa direction crânio-caudale
- Sa symétrie bilatérale.

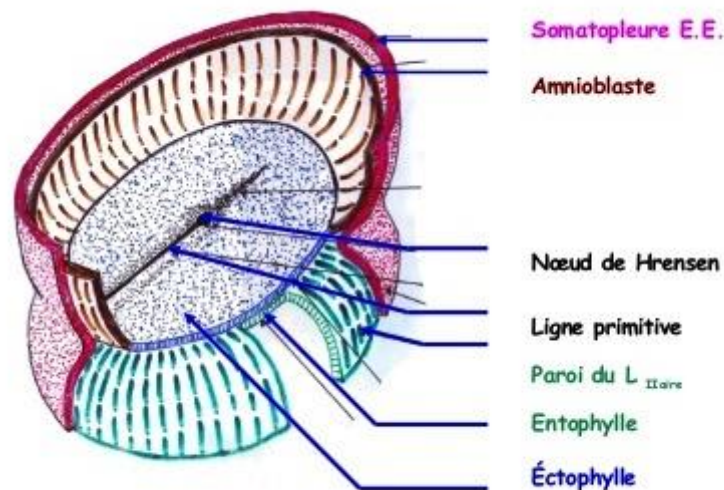


Figure 6 : Formation de la ligne primitive et le nœud de Hensen

III.2.2 Deuxième étape : formation du mésoblaste, du processus chordal et mise en place du diverticule allantoïde

Elle a lieu vers la 3^{ème} semaine et se caractérise par : une migration mésoblastique, par la formation du processus chordal et par la mise en place du diverticule allantoïde.

• Formation du mésoblaste

Sur le plan histologique, les cellules ectoblastiques développent des pseudopodes migrants au travers de la ligne primitive tout en perdant les connexions entre-elles ; ce phénomène d'invagination en profondeur caractérise la gastrulation et donne le 3^{ème} feuillet ou **mésoblaste**.

Le mésoblaste sépare l'ectoblaste et l'endoblaste sauf en deux endroits :

- En avant de l'extrémité antérieure de la corde, c'est la membrane bucco pharyngée ou **membrane pharyngienne**.

- En arrière de la ligne primitive, c'est **la membrane cloacale**. C'est deux membranes marquent l'emplacement des deux extrémités du futur tube digestif : la membrane buccale ou pharyngienne à l'origine du stomadéum, et la membrane anale ou cloacale à l'origine du proctodéum. Des cellules mésoblastiques vont également migrer au delà de chacune de ces 2 membranes :

- en arrière de la ligne primitive où elles se rendent dans le pédicule de fixation et constitueront l'ébauche de la circulation sanguine du futur cordon ombilical.

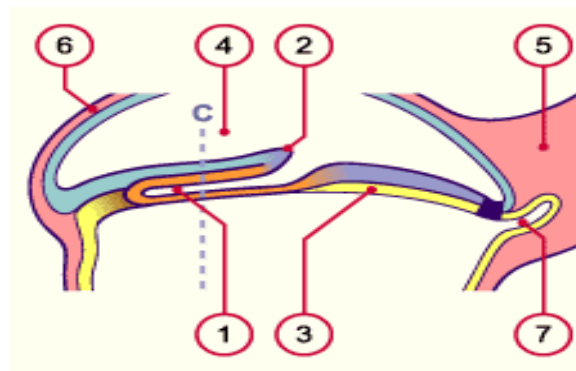
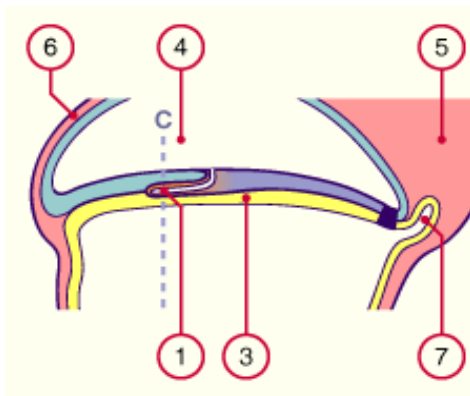
-en avant de la membrane pharyngienne et constituent l'ébauche cardiaque primitive

• Formation du diverticule allantoïde

Le diverticule allantoïde n'est autre qu'une invagination en doigt de gant, en arrière de la membrane cloacale et qui s'engage dans le pédicule de fixation. Chez l'être humain, il est impliqué dans la formation précoce du sang et participe au développement de la vessie.

• Formation du processus chordal

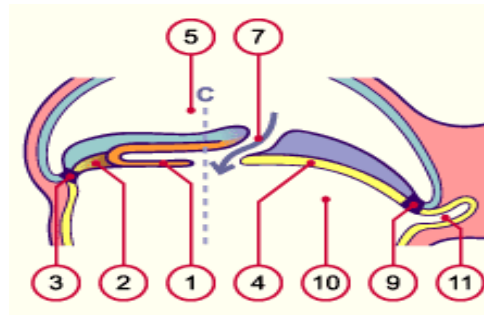
En avant de la ligne primitive, au niveau du nœud de Hensen, le mésoblaste élabore un canal dont l'extrémité aveugle progresse crânialement le long de l'axe longitudinal : **c'est le processus chordal** (figure 7), celui-ci est un cordon cellulaire plein qui se creuse ensuite en **canal chordal** (figure 8) dont le bord inférieur ou plancher se soude au toit du lécithocèle. Au niveau de cette soudure, le plancher du canal chordal disparaît alors et un petit passage : le **canal neurentérique** (figure 9) met temporairement en communication le lécithocèle et la cavité amniotique.



1:processusnotochordal ; 2 :nœudprimitif ; 3:entoblaste ; 4: cavité amniotique ; 5: pédicule embryonnaire ; MEE(mésoblaste extra emmryonnaire) ; 7: allantoïde

Figure 7 : Processus chordal

Figure 8 : Canal chordal

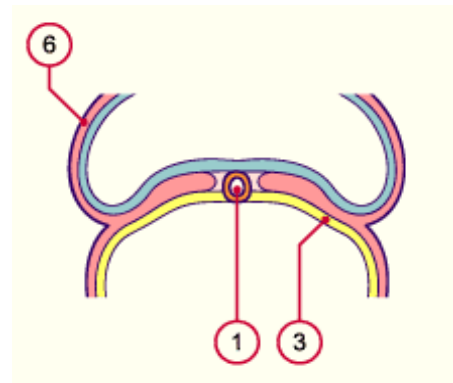
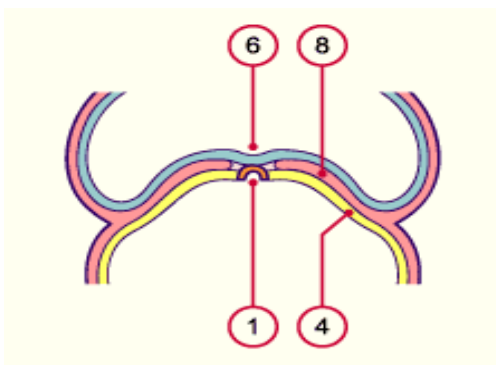


1 ; processus notochordal ; 2 : nœud primitif ; 3 : entoblaste embryonnaire ; 4 : cavité amniotique ; 5 : pédicule embryonnaire ; 7 : allantoïde ; 9 : membrane cloacale ; 10 : aortes ; 11 : veines ombilicales.

Figure 9 : Canal neurentérique

III.2.3 Troisième étape : effondrement du canal primitif et formation de la plaque chordale.

La fissuration est totale, c'est à dire qu'elle s'est étendue sur toute la longueur du canal qui prend la forme d'une **gouttière renversée** (figure 10), puis cette dernière s'étale sous forme de **plaque chordale** (figure 11).

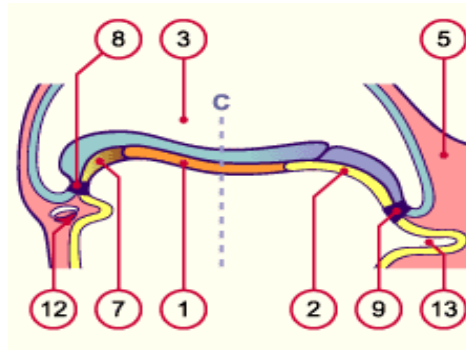


1: notochorde;4 :entoblaste ;6 : gouttière neurale ;

8 :mésoblaste intra-embryonnaire

1 : nœud primitive ; 3: entoblaste embryonnaire ; 6 : MEE.

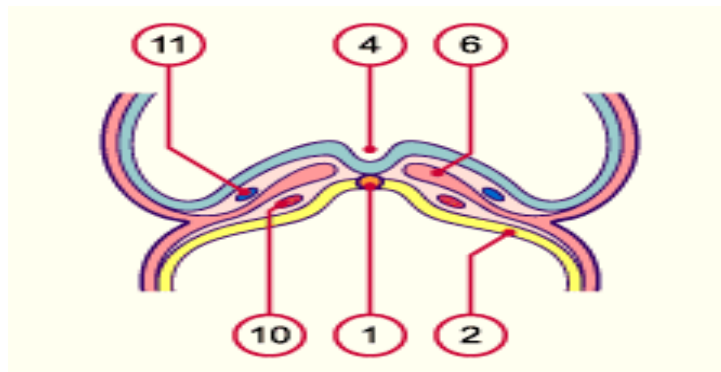
Figure 10 : Gouttière renversée



1 : processus notochordal ; 2 : entoblaste embryonnaire ; 3 : cavité amniotique ; 5 : pédicule embryonnaire ; 6 : gouttière neurale ; 7 : plaque préchordale ; 8 : mésoblaste intra-embryonnaire ; 9 : membrane cloacale ; 12 : ébauche cardiaque ; 13 : allantoïde.

Figure 11 : Plaque chordale

Par la suite cette plaque se détache de l'entoblaste qui retrouve sa continuité et formera un cordon cellulaire plein, médian et axial appelé : **notocorde** (figure 12) et c'est le squelette primitif de l'embryon tri dermique (ou le squelette de base).



1 : notochorde ; 2 : entoblaste embryonnaire ; 4 : tube neurale ; 6 : mésoblaste intraembryonnaire ; 10 : aortes ; 11 : veines ombilicales

Figure 12 : **Notocorde**

REMARQUE : La notocorde définit l'axe longitudinal primordial de l'embryon en indiquant l'emplacement des futurs corps vertébraux et joue le rôle d'inducteur de l'ectoblaste dans la différenciation de la plaque neurale.

L'embryon qui s'est allongé, a commencé à s'incurver de telle sorte que sa face dorsale est devenue convexe ; Le noeud de Hensen et la ligne primitive régressent et finissent par disparaître.

Pendant cette période, il y a apparition des îlots vasculaires sanguins primitifs, qui vont donner naissance aux premiers capillaires et à la première cellule sanguine, ceci apparaît dans le chorion, dans la splanchnopleure et dans le pédicule de fixation.

III.3 Gastrulation chez les oiseaux

Dès le moment où la cavité de segmentation est apparente, à la surface du blastoderme, après environ 4 heures d'incubation, les cellules du blastoderme subissent des mouvements coordonnés qui marquent le début de la gastrulation. Deux zones se distinguent par leur texture : l'aire opaque (transparente), l'aire périphérique (assise de blastomère périphérique) qui entoure l'aire pellucide, centrale.

Sur la surface interne de l'amas de cellules, se détachent des cellules du disque embryonnaire de l'œuf de poule composé de deux couches : épiblaste ou ectoderme, hypoblaste ou endoderme.

A l'un des pôles de l'aire pellucide, un épaississement, appelé croissant de Koller, annonce la formation de la ligne primitive. Le blastoderme montre alors une polarité antéropostérieure, sachant que le croissant de Koller marque la région postérieure de l'embryon. La ligne primitive s'allonge le long de l'axe antéropostérieur et se termine antérieurement par un renflement appelé : le noeud de Hensen, bien visible à 16 heures d'incubation (figure 13).

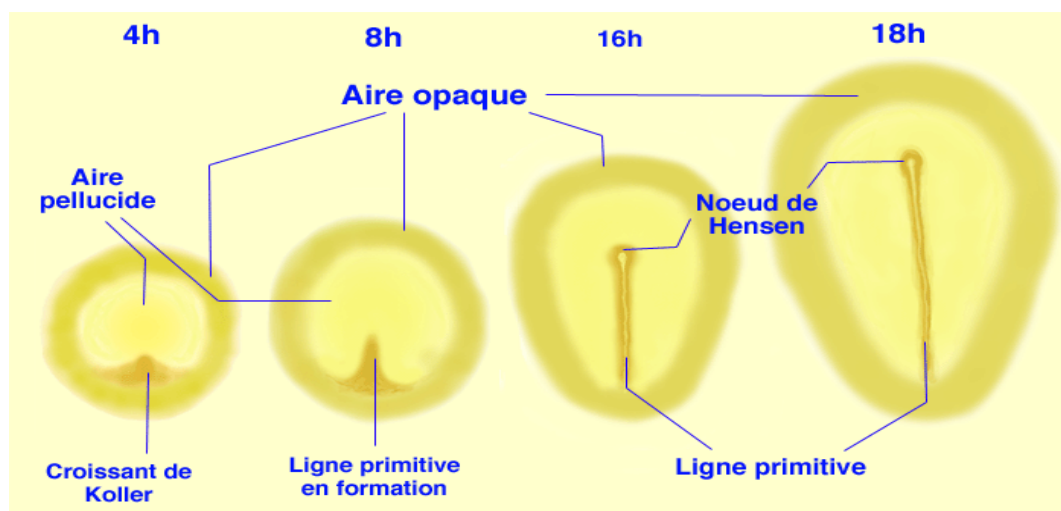


Figure 13 : Début des mouvements de la gastrulation et formation de la ligne primitive (B media,

IV. Quatrième semaine du développement embryonnaire

IV. 1 Neurulation

La neurulation est un processus morphogénétique durant lequel la plaque neurale forme le tube neural, donnant ainsi au système nerveux sa forme et sa position finale dans l'axe dorsal de l'embryon.

La neurulation est la transformation de l'ectoderme médian en un tube neural (à l'origine du Système Nerveux Central SNC), flanqué de crêtes neurales (à l'origine de l'essentiel du Système Nerveux Périphérique SNP).

La neurulation se déroule vers la 4^{ème} semaine et comporte 3 stades :

- Formation de la plaque neurale
- Formation de la gouttière neurale
- Formation du tube neural

IV.1.1 Mécanisme de la neurulation

Le disque embryonnaire vu par sa face supérieure ou dorsale est ovoïde, l'extrémité large représente la région céphalique et l'étroite, la région caudale.

L'ectoblaste secondaire s'épaissit et forme une plaque neurale sous l'action de la notocorde et du mésoblaste para axial, puis ses bords se soulèvent et constituent : la gouttière neurale.

Au 25 j, les bords de la gouttière se rapprochent l'un de l'autre et se soudent (formant plus tard la nuque). Au moment de la fermeture de la gouttière neurale, deux bandelettes longitudinales se détachent de ses bords et forment les crêtes neurales, ces crêtes neurales se segmentent en petits morceaux que l'on appelle : ganglions.

Vers la fin, il y a la formation d'un tube neural qui est ouvert aux extrémités par deux pores :

-Neuropore antérieur ou céphalique qui se fermera en premier

-Neuropore postérieur ou caudal qui se fermera par la suite (figure 14).

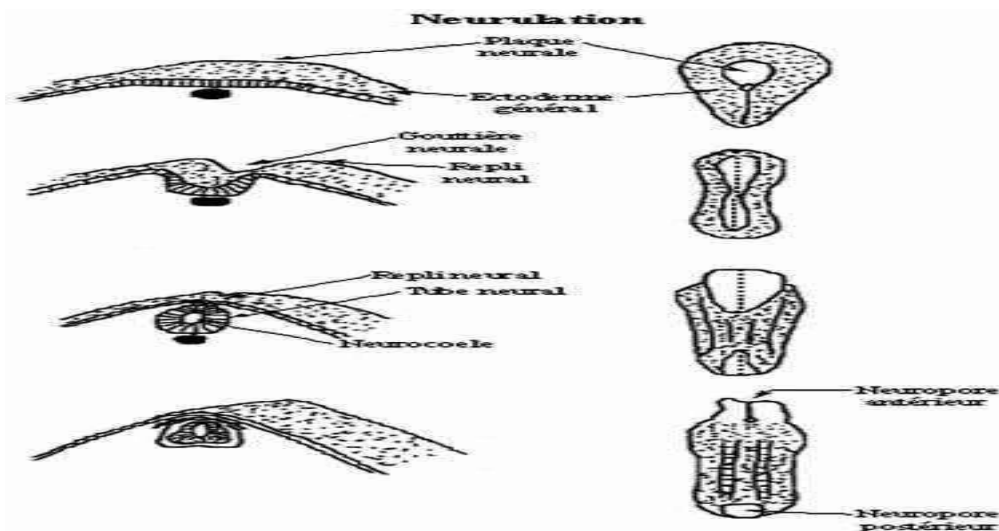


Figure 14 : Neurulation

Après la neurulation, les territoires se fragmentent en ébauche d'organes durant un processus appelé : **morphochorèse**. Ce processus implique des phénomènes de différenciation cellulaire et la spécialisation de tissus en organes bien définis. La **morphochorèse constitue l'ensemble des mouvements et réarrangements coordonnés des groupes cellulaires, qui mettent en place un ensemble de champs morphogénétiques**. Un **champ morphogénétique** est un territoire cellulaire qui détermine le développement d'un organe précis. La croissance embryonnaire qui s'en suit est différentielle : certaines parties de l'embryon s'accroissent plus vite que d'autres.

IV1.2 Différenciation des feuillets

Le début de l'organogenèse est marqué par l'apparition, à partir de chacun des trois feuillets embryonnaires, des ébauches des organes (Voir tableau ci-dessous). Par la suite, la période embryonnaire s'étalera jusqu'à la 8ème semaine. Ainsi, à la fin du deuxième mois, les principales formes extérieures sont reconnaissables.

Tableau1 : Principaux dérivés des feuillets embryonnaires

Feuillets	Organes
Ectoblaste	Système nerveux central - Système nerveux périphérique - Epithélium sensoriel - Hypophyse- Epiderme, phanères - Glandes sous-cutanées - Glande mammaire - Email des dents - Médullo-surrénale
Mésoblaste	Squelette (os, cartilage) - Tissu conjonctif - Muscles (striés, lisses) - Systèmes cardio-vasculaire et lymphatique, cellules sanguines- Reins, voies urinaires hautes - Appareil génital (gonades, voies génitales) - Péricarde, plèvre, péritoine - Rate - Cortico-surrénale
Endoblaste	Tube digestif (épithélium) - Foie, pancréas - Appareil respiratoire (épithélium) - Oreille moyenne, trompe d'Eustache - Thyroïde, parathyroïdes (parenchyme) - Thymus, amygdales (parenchyme) - Vessie, urètre (épithélium)

IV.1.3 Délimitation de l'embryon

Jusqu'au stade trilaminaire, l'ébauche embryonnaire reste plate, étalée à la surface du blastocyste. Sa face ventrale forme le plafond de la cavité vitelline et sa face dorsale répond à la cavité amniotique chez les espèces à implantation précoce (primates, rongeurs ...) ou baigne dans le milieu intra-utérin, chez les espèces à implantation différée (ruminants, équins, carnivores ...).

La délimitation correspond à des phénomènes d'enroulement de l'embryon sur lui-même autour d'un axe transversal et céphalo-caudal.

Les bords des différents feuillets se rejoignent à la base du disque, fusionnent et ferment le corps de l'embryon qui devient tridimensionnel. Ce phénomène permet l'individualisation de l'embryon par rapport à ses annexes extra embryonnaires. L'embryon devient donc un cylindre clos.

La délimitation est la résultante de deux phénomènes opposés :

- Le développement très rapide de la cavité amniotique couplé à la stagnation du lécithocèle secondaire.

- Le développement lent de la sphère choriale obligeant l'ensemble de l'embryon et de ses annexes qui se développent activement (cavité amniotique +++), à se replier sur eux-mêmes.

L'embryon s'individualise en refermant sa face ventrale pour ne plus communiquer avec ses annexes que par son cordon ombilical.

Cette fermeture ventrale est la conséquence de la mise en place de 4 sillons marginaux au niveau desquels l'ectoderme se rabat vers la face ventrale de l'embryon en refoulant devant lui les feuilletts sous-jacents. Ces sillons marginaux deviennent de véritables replis qui se rejoignent en région ombilicale. L'embryon «se replie » autour de son cordon et se "recouvre de son amnios".

Pli céphalique

Il procède d'une croissance plus rapide du feuillet ectodermique en région céphalique. Ce pli adopte la forme générale d'un fer à cheval au centre duquel s'individualise le futur SNC. En vue longitudinale, le pli céphalique délimite la future cavité buccale au niveau de la poche pharyngienne et se prolonge vers le pôle caudal en repoussant le massif mésodermique où se forme le cœur.

Il forme de fait la partie antérieure du tube digestif ou proentéron.

Chez les espèces dont l'amnios se forme par plissement, le bord supérieur du pli recouvre progressivement l'embryon pour rejoindre le bord correspondant des deux plis latéraux et du pli caudal. Il porte le nom de : pli amniotique crânial. Ce type d'amniogenèse ou pleuramnios est caractéristique des ruminants, des porcins, des équins et des carnivores. Les primates et les rongeurs présentent une amniogenèse différente ou schizamnios.

Pli caudal

Il est moins accusé que le pli céphalique. Il correspond également à une croissance différentielle de l'ectoderme par rapport aux tissus sous-jacents. Il repousse vers le pôle crânial la membrane cloacale et forme la partie postérieure du tube digestif ou métentéron. Le bord supérieur de ce pli, ou pli amniotique caudal, rejoint ses correspondants crânial et latéraux (figure n°15).

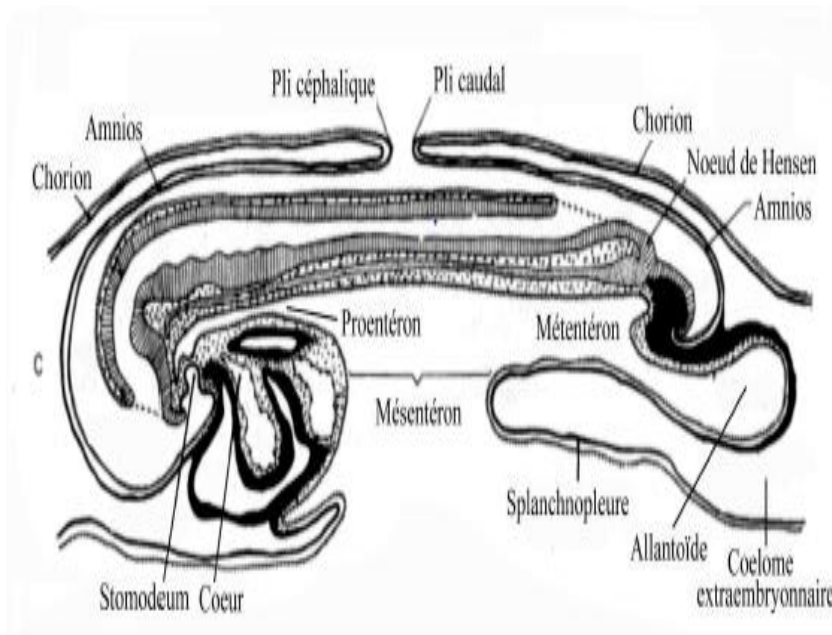


Figure N°15 : Coupe sagittale d'embryon de porc (Moens, 2021)

2-Pli latéraux

- Ils délimitent latéralement l'embryon de ses annexes en reliant les plis céphalique et caudal
- Leur bord supérieur, ou plis amniotiques latéraux, rejoignent les plis céphalique et caudal pour refermer la cavité amniotique "au dessus" de l'embryon (figure n°16).

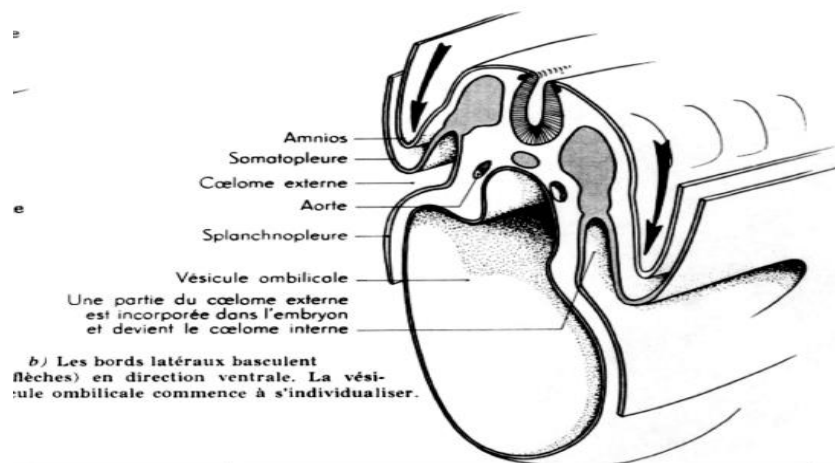


Figure N°16 : Plis latéraux (bords latéraux basculent en direction ventrale) (Moens, 2021)

IV.2 Formation des annexes embryonnaires

Lors de sa délimitation, l'embryon s'individualise de l'ensemble des structures destinées à jouer le rôle d'annexes embryonnaires.

- Ces annexes sont des structures extra-embryonnaires sauf pour la partie intra embryonnaire de l'allantoïde à l'origine de la vessie.

IV.2.1 Définition et identification des annexes embryonnaires

Ce sont des formations d'origines ectodermique, mésodermique et endodermique extra-embryonnaires mais qui sont en continuité avec les feuillets de l'embryon proprement dit.

Ces annexes ont un rôle dans la protection (mécanique pour l'amnios, contre les agents infectieux pour le placenta), dans la nutrition et croissance, respiration et élimination des déchets métaboliques de l'embryon et du fœtus.

Ce sont des structures ou organes complexes annexés à l'embryon durant sa vie intra-utérine. Elles disparaissent à la naissance sauf pour la partie intra embryonnaire de l'allantoïde. Elles dérivent toutes en partie de l'ovocyte fécondé, la seule structure d'origine maternelle qui intervient dans les annexes sont les caduques basales (participant à l'élaboration du placenta).

Elles ont le même caryotype, même phénotype que l'embryon/ fœtus, ce qui permet de les utiliser à des fins diagnostiques pour déterminer le génotypes et caryotype de l'embryon.

Elles sont au nombre de 6 : cavité amniotique, vésicule vitelline, diverticule allantoïde, cordon ombilical, chorion et placenta (figure N°17) à savoir :

- **L'amnios**

Se développe considérablement à partir de la 3ème semaine. La présence de l'amnios distingue les amniotes et les anamniotes. Cette paroi délimite une cavité, la cavité amniotique, qui se forme principalement par progression de repli ou par phénomène de cavitation. Elle est remplie de liquide et joue un rôle protecteur { protection contre les chocs mécaniques et la dessiccation}.

- **Léithocèle ou sac vitellin** (quatrième semaine)

-Sa partie antérieure est incorporée dans l'embryon et forme l'intestin primitif et elle donnera naissance à l'épithélium de la trachée, des bronches, des poumons et du tube digestif.

-Sa partie postérieure se réduit de plus en plus et disparaît au 4ème mois, c'est une annexe embryonnaire transitoire, dérivée de l'endoblaste extra embryonnaire ; Il est chargé d'assurer par son réseau sanguin, les premiers échanges entre l'embryon et le milieu utérin.

- **Diverticule allantoïde** (troisième semaine)

C'est un diverticule se formant par évagination de l'endoderme en arrière de la membrane cloacale. La délimitation de l'embryon entraîne l'allantoïde dans la position ventrale, où il s'ouvre dans l'intestin primitif. Il apparaît chez tous les amniotes, mais se développe plus ou moins en fonction de l'espèce ; Son feuillet mésodermique est le lieu d'apparition du système vasculaire allantoïdien : son importance vient des vaisseaux sanguins qui le composent et qui deviennent les artères et la veine ombilicale, ainsi il constitue en quelque sorte le guide des vaisseaux ombilicaux lors de leur développement.

Il sert de réservoir d'eau et déchets urinaires, surtout chez les oiseaux et les reptiles où les petits éclosent presque secs.

- **Cordon ombilical**

Il ne s'observe que chez les animaux placentaires. C'est une structure qui relie l'embryon puis le fœtus au placenta, Il résulte de la fusion du pédicule de fixation de l'embryon (pédicule allantoïdien) avec le canal vitellin.

Le cordon ombilical mesure 50 cm de long et 2 cm de diamètre et il est parcouru par 2 artères et une veine.

La veine assure le transport de l'O₂ du placenta vers l'embryon, les artères amenant les déchets vers le placenta.

- **Chorion**

Le chorion est la membrane la plus externe, c'est une enveloppe entourant l'ensemble des formations précédentes et elle est formée par le syncytiotrophoblaste, le cytotrophoblaste, et le mésenchyme extra embryonnaire. Chez les mammifères, le chorion participe à la formation du placenta.

- **Placenta**

C'est un organe qui ne se développe que chez les mammifères dits placentaires. C'est la formation fœtale accessoire la plus importante, c'est par son intermédiaire que le fœtus emprunte à l'organisme les matériaux dont il a besoin.

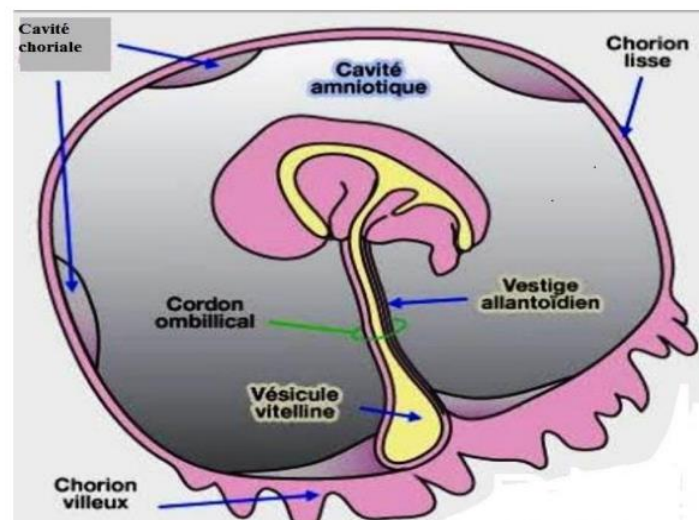


Figure N°17 : Annexes embryonnaires

IV.2.2 Différentes phases de développement du placenta

Le placenta, morphologiquement est en partie d'origine fœtale (trophoblaste) et en partie d'origine maternelle (par transformation de la muqueuse utérine) (figure N°18). Le placenta est également une glande endocrine capable d'élaborer des hormones diverses. L'embryon possède des villosités fortement vascularisées qui s'imbriquent dans des cryptes utérines également très vascularisées d'où une grande surface d'échange.

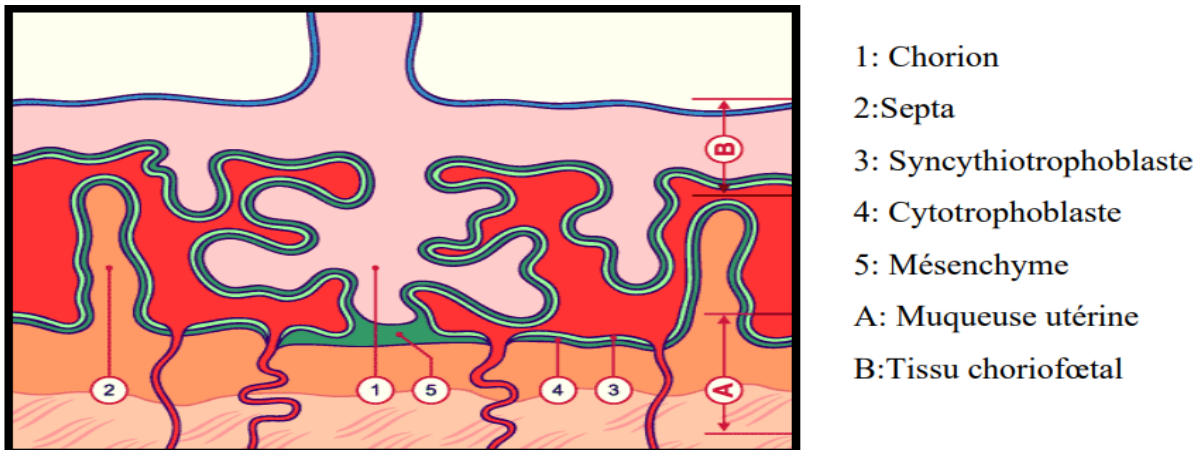


Figure N°18 : Structure du placenta

IV.2.3 Différents types de placenta

IV.2.3.1 Appellation selon la disposition des villosités

- **Placentation diffuse**

Les villosités sont réparties sur toute la surface du placenta sans localisation particulière à l'exception du col de l'utérus, d'où le terme de diffus, ce placenta s'observe chez la jument.

- **Placentation discoïdale**

Les villosités se localisent dans une région en disque, le placenta sera discoïdal, cas des rongeurs et des primates.

- **Placentation cotylédonnaire**

Le chorion forme des villosités qui pénètrent dans les caroncules ou cryptes de l'utérus et qui sont groupées en amas ou cotylédons, séparés par des cloisons incomplètes, cas des ruminants.

- **Placentation zonaire**

Les villosités chorioniques forment une large ceinture entourant le milieu du sac chorionique, les extrémités du sac restent lisses et sans villosités, cas des carnivores (figure 19).

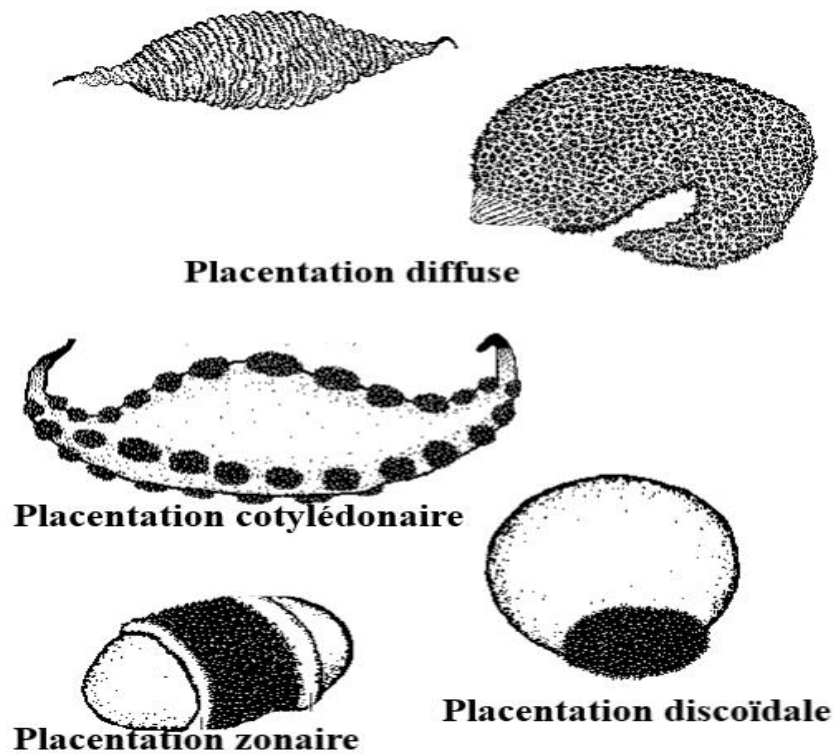


Figure 19 : Types de placentations selon la disposition des villosités (Fletcher T.F., Weber AF, 2013)

IV.2.3.2 Appellation selon la pénétration dans le tissu maternel

Le chorion conserve son intégrité, présente avec l'endomètre des rapports qui vont du simple accollement à l'érosion plus ou moins profonde des tissus utérins. On distingue quatre types de placentas, selon la pénétration du trophoblaste dans la muqueuse utérine :

- **Placentation épithélio-choriale (équidés)**

Le chorion est appliqué contre l'épithélium de la muqueuse utérine.

Les échanges qui se font entre la mère et l'embryon traversent successivement :

- L'endomètre vasculaire maternel
- Le conjonctif utérin
- L'épithélium utérin

- Le chorion

Ce sont généralement les espèces à implantation tardive chez lesquels le chorion se révèle généralement peu invasif.

- **Placentation conjunctivo-choriale (ruminants)**

Le trophoblaste provoque localement l'érosion de l'épithélium utérin et se met donc en contact avec le conjonctif de la muqueuse utérine.

Le type conjunctivo-chorial est abandonné par les auteurs récents qui considèrent que le placenta de tous les ruminants est de type épithélio-chorial.

- **Placentation hémochoriale (rongeurs et primates)**

Le trophoblaste est en contact direct avec le sang maternel, il pénètre dans la muqueuse utérine jusqu'à l'érosion de l'endothélium des vaisseaux maternels et entre en contact avec le sang maternel.

IV.2.3.2 Parturition

Il existe trois types d'animaux :

- **Mammifères adéridés**

La mise-bas se réalise par une simple séparation des tissus maternels et fœtaux qui étaient simplement collés, sans évacuation de tissu utérin et sans perte importante de sang, c'est la placentation épithélio-choriale et c'est le cas des suidés et des équidés et du placenta conjunctivo-chorial des ruminants.

- **Mammifères décidés**

Une partie de la muqueuse utérine est expulsée en même temps que le placenta car la pénétration du trophoblaste est profonde, c'est le cas du placenta endothélio-chorial et de l'hémochorial.

- **Mammifères contracidés**

Après la parturition, le placenta reste en place et il est résorbé par l'utérus, c'est le cas des marsupiaux.

IV.2.4 Rôles du placenta

Par ses activités polyvalentes, il est à la fois poumon, intestin, foie, rein mais aussi glande endocrine productrice des hormones nécessaires au développement normal de la grossesse. La

structure du placenta est telle que les circulations sanguines maternelles et fœtales sont en contact sur la plus grande surface possible.

- Fixation du fœtus

La fixation est en général assez solide pour éviter les avortements. A la mise-bas, l'adhérence diminue du fait de la réduction du volume des villosités, les vaisseaux se décongestionnent.

- Perméabilité placentaire

Le sang fœtal puise dans le sang maternel à travers la paroi de la villosité, les éléments dont il a besoin et y rejette ses déchets.

-Dans le sens fœtus-mère, il ya passage de CO₂ et de déchet.

-Dans le sens mère-fœtus, il y'a passage d'O₂ et de nutriment.

A son niveau, s'effectuent en permanence des échanges très nombreux et très complexes qui lui permettent de cumuler au bénéfice du fœtus, les fonctions d'un poumon, d'un intestin et d'un rein.

- Fonction de protection

Le placenta constitue dans une certaine mesure, une protection contre la pénétration des bactéries, virus et toxines. Le placenta demeure un obstacle protégeant l'embryon puis le fœtus contre de multiples infections et intoxications maternelles.

Suivant le type de placenta, les agents nuisibles traverseront plus ou moins facilement la barrière placentaire exp: acquisition de l'immunité chez les hémochoriales par le passage des Ac, très peu chez les endothéliochoriales et pas du tout chez les conjonctivo et les épithéliochoriales.

- Placenta, glande endocrine

Véritable glande endocrine polyvalente, le placenta élabore et secrète des hormones nécessaires au maintien de la gestation et au développement fœtal dont :

Les hormones stéroïdes : grâce au cholestérol présent dans la circulation maternelle, le placenta synthétise de la progestérone qui a pour effet de relâcher les muscles viscéraux maternels. Ensuite, elle est transformée au niveau hépatique et surrénalien pour donner les précurseurs des œstrogènes qui seront transformés en œstrogènes au niveau du placenta.

Les œstrogènes servent au :

-Développement de l'endomètre autour de l'œuf

-Développement de la glande mammaire.

Les hormones protéiques :

- l'HCG, elle maintient le corps jaune le 1er trimestre de gestation, permet à l'œuf de s'implanter en bloquant le cycle de l'ovaire, stimule la sécrétion placentaire d'hormones stéroïdes et permet le diagnostic de la gestation.

- l'HPL, hormone lactogène placentaire, prépare la lactation et favorise le développement du fœtus.

Les hormones protéiques placentaires non spécifiques tels que les GnRH., l'ACTH.

IV.2.5 La circulation fœto-maternelle

La circulation fœtale est transitoirement adaptée à la vie in utero. Les échanges gazeux et des nutriments s'effectuent via le système placentaire, ce qui nécessite un certain nombre de modifications de son système circulatoire dans l'attente de la mise en route d'une ventilation pulmonaire.

IV.2.5 .1 Structure et développement des villosités placentaires

On distingue la muqueuse utérine et le placenta proprement dit, avec la plaque basale, la plaque chorale et entre les deux, la chambre intervillieuse et les villosités choriales.

Les villosités choriales partent de la plaque chorale. A partir du 13^{ème} jour, le cytotrophoblaste s'enfonce dans le syncytiotrophoblaste constituant ainsi la villosité primaire. Les lacunes syncytiales confluent en une cavité unique limitée par le syncytiotrophoblaste et se remplissent de sang : la chambre inter-villieuse.

Vers le 18 jour, du tissu mésenchymateux provenant du mésenchyme extra-embryonnaire s'enfonce dans le cytotrophoblaste, formant ainsi les villosités secondaires.

Les îlots sanguins apparaissent au centre du mésenchyme, ils sont à l'origine de la mise en place de villosités tertiaires (figure20).

Vers le 2^{ème} mois de développement, les villosités deviennent arboriformes et sont diffuses autour de l'embryon, elles sont formées :

- De villosités libres car leurs extrémités flottent librement dans la chambre intervillieuse, elles sont appelées : branches.
- Des villosités crampons qui prennent contact avec le tissu maternel : elles sont appelées : troncs.
- Chaque tronc et son branchage occupent un espace cloisonné par des septa déciduaux apparaissant au 4 mois et provenant de la muqueuse utérine mais n'atteignant pas la plaque chorale.
- Chaque cotylédon est fait de 2 ou plusieurs villosités crampons et de leurs branches.

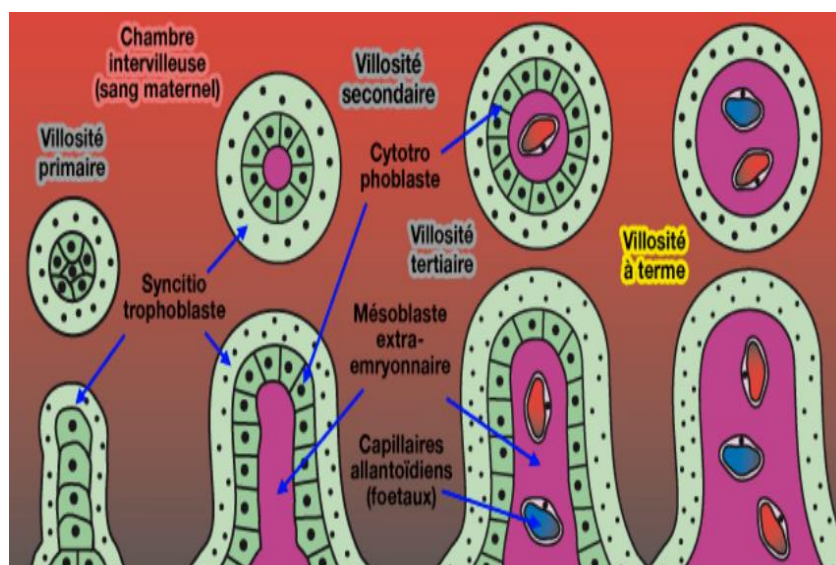


Figure 20 : Villosités choriales (Anonyme 3, 2018)

IV.2.5.2 Les échanges foëto-maternels

Le sang contenu dans l'artère utérine est projeté dans la chambre intervillieuse où il est en contact avec les villosités qui baignent dans ces chambres, puis ce sang retourne vers la circulation maternelle grâce aux veines utérines. Ce contact villosités- sang maternel permet les échanges respiratoires et le passage des nutriments.

Ces passages sont équivalents à des transferts transmembranaires, de 3 types :

Simple diffusion : c'est le passage sans consommation d'énergie, il se fait selon le gradient de concentration, affecte les petites molécules : eau, sels minéraux, urée et gaz du sang (échanges respiratoires par diffusion simple)

Transfert facilité : ce passage se fait toujours grâce au gradient de concentration, mais une molécule porteuse intervient pour faciliter le transport, c'est le cas du glucose, dans les deux sens avec équilibre de la glycémie fœtale et de la glycémie maternelle (la glycémie fœtale est égale aux 2/3 de la glycémie maternelle). Le placenta est capable de synthétiser et de stocker du glycogène au niveau du trophoblaste afin d'assurer les besoins locaux en glucose par glycogénolyse.

Transport actif : il se fait contre un gradient de concentration avec consommation d'énergie, c'est le cas du complexe Na^+/K^+ ou Ca^{++} .

- Les protéines ne passent pas par la barrière placentaire, elles sont trop grosses. Les peptides et les acides aminés, en revanche, passent par transport actif et permettent ainsi au fœtus d'assurer sa propre synthèse protéique.

- Les acides aminés, précurseurs de la synthèse protéique fœtale, proviennent de la dégradation des protéines maternelles.

- Les lipides, dégradés en acides gras

- Les vitamines hydrosolubles, mais la vitamine K passe mal

Les transferts placentaires concernent également l'élimination des déchets du métabolisme fœtal qui sont rejetés dans le sang maternel puis éliminés (urée, acide urique, créatinine) (figure 21).



Figure 21 : Physiologie placentaire

IV.2.5.3 Circulation fœtale

La circulation embryo-maternelle s'établit dès le 21^{ème} j de développement embryonnaire, date à partir de laquelle le placenta, le cordon ombilical et la circulation intra embryonnaire sont opérationnelles. En raison du développement très tardif des poumons, de la faible

capacité des vaisseaux pulmonaires et de la résistance vasculaire consécutive très élevée, la circulation pulmonaire ne peut pas absorber la totalité du débit sanguin, alors le placenta constitue le poumon du fœtus.

Pour permettre à la circulation d'être tout de même équilibrée, deux shunts sont mis en place, déviant la plus grande partie du sang de la circulation pulmonaire.

- Communication des oreillettes droite et gauche à travers le foramen ovale
- Communication du tronc pulmonaire et l'aorte à travers le canal artériel

Le sang oxygéné provenant du placenta est amené au foie par la veine ombilicale, puis se rend à la veine cave inférieure par le canal veineux d'Arantius, pour pénétrer dans l'oreillette droite, la plus grande partie traverse le foramen ovale vers l'oreillette et le ventricule gauches, il est alors éjecté dans l'arc aortique. L'autre petite partie du sang reste dans l'oreillette droite où il est mélangé avec le sang désaturé en oxygène (riche en CO₂) en provenance des membres supérieurs et de la tête par l'intermédiaire de la veine cave supérieure. Depuis l'oreillette gauche, le sang va au ventricule gauche puis à l'aorte ascendante.

Le sang riche en CO₂, en provenance du corps du fœtus, est rassemblé dans la veine cave supérieure et passe par l'oreillette droite dans le ventricule droit, puis dans le tronc de l'artère pulmonaire. Du fait de la résistance périphérique élevée dans la petite circulation (pulmonaire) au cours de la vie fœtale, la majeure partie du sang passe directement dans l'aorte descendante par l'intermédiaire du canal artériel, puis il est renvoyé au placenta par les artères ombilicales (figure 22).

Après la naissance, le canal artériel et le trou de Botal (foramen ovale) se referment totalement.

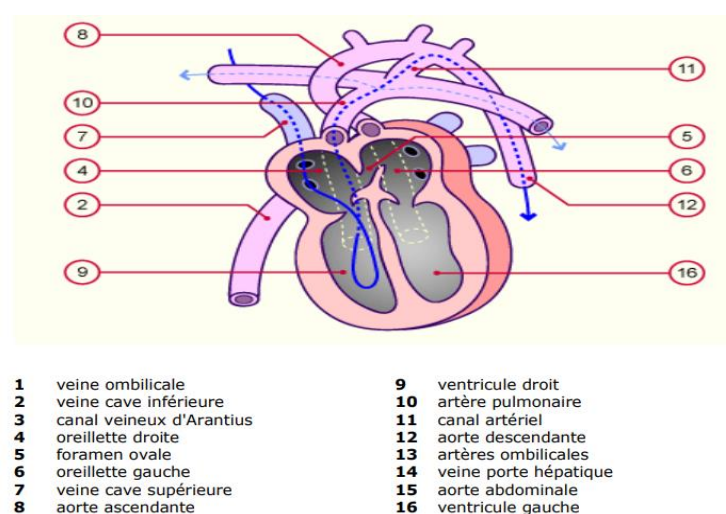


Figure 22 : Circulation fœto-maternelle

IV.3 La gestation gémellaire

Chez de nombreuses espèces de mammifères, plusieurs œufs se développent simultanément dans l'utérus. La gestation gémellaire est la plus fréquente des gestations multiples, elle est définie comme le développement simultané de 2 fœtus dans la cavité utérine. Les fœtus issus de cette gestation peuvent avoir le même patrimoine héréditaire (œuf homozygote) ou des patrimoines héréditaires différents (œuf dizygote) selon l'origine embryologique.

L'intérêt de l'étude des jumeaux se porte sur leurs ressemblances et l'opportunité que cela offre de mettre en évidence l'influence de l'environnement sur l'être vivant. Plus encore que les clones, les greffes d'organes, aussi dans le domaine de la biologie, du développement et de la génétique appliquée aux comportements.

Il y a 2 types de jumeaux

- Les vrais jumeaux
- Les faux jumeaux

IV.3.1 Facteurs étiologiques des gémellités

Les deux facteurs étiologiques les plus évidents sont :

- **Facteurs héréditaires**

La fréquence des jumeaux varie selon : la race, la région, l'âge.

- **Facteurs hormonaux**

L'hyperactivité gonadotrope (FSH et LH) entraîne une stimulation ovarienne excessive qui se traduit par la ponte simultanée de 2 ou plusieurs ovocytes.

- **Facteurs nutritionnels**

Les produits laitiers augmentent la concentration d'une hormone de croissance appelée IGF (Insuline Like Growth Factor), laquelle joue un rôle dans l'ovulation.

- **Luminosité**

En théorie, il se pourrait que la lumière ait une influence sur une glande hormonale située dans le cerveau, laquelle entraînerait des ovulations multiples.

IV.3.2 Mécanisme des gémellités

- **Faux jumeaux**

Les faux jumeaux ou jumeaux dizygotes ou bi-ovulaires représentent environ $2/3$ des jumeaux. Ils sont issus de deux ovules fécondés par deux spermatozoïdes. Cela suppose une double ovulation : deux follicules différents au niveau d'un ovaire ou de deux ovaires pouvant entrer en croissance en même temps. Ces faux jumeaux :

- Peuvent être ou non de sexe différent
- Ils ne se ressemblent pas nécessairement
- Leurs groupes sanguins peuvent être différents ou identiques
- Il n'existe pas de tolérance aux greffes croisées

Anatomiquement, il s'agit de 2 œufs indépendants qui s'implantent séparément et développent des membranes indépendantes ; Ils ne contractent que des rapports de juxtaposition, mais avec une séparation entre eux, chaque œuf a son propre chorion et son propre amnios, on parlera de jumeaux di choriaux di amniotiques.

➤ **Vrais Jumeaux**

Les vrais jumeaux ou jumeaux monozygotes ou uniovulaires représentent environ les $1/3$ des jumeaux. Ils proviennent de la division d'un œuf unique et selon le stade de développement auquel se fait cette division, nous aurons soit :

- Une séparation au stade 2 blastomères
- Une séparation au stade de bouton embryonnaire
- Une séparation au stade de disque embryonnaire

Les vrais jumeaux résultent d'un phénomène de régulation. Ils peuvent être soit bichoriaux, soit mono choriaux, ils

- Ont toujours le même sexe
- Ont le même groupe sanguin
- Se ressemblent parfaitement
- Présentent une tolérance aux greffes d'organe
- Ont des génomes identiques.

➤ **Séparation au stade 2 blastomères**

Elle aboutit à des jumeaux dichoriaux diamniotiques, les deux premiers blastomères se séparent l'un de l'autre et chacun d'eux évolue pour son propre compte, chacun se segmente, forme une morula, puis un blastocyste, chaque jumeau aura donc un placenta, un chorion et un amnios séparés.

➤ **Séparation au stade de bouton embryonnaire**

Elle aboutit à des jumeaux monochoriaux diamniotiques, il y'a un seul blastocyste avec une coque trophoblastique commune aux boutons embryonnaires donc un seul placenta, un seul chorion, mais deux amnios séparés jumeaux monochoriaux diamniotiques.

➤ **Séparation au stade de disque embryonnaire**

La duplicité de la ligne primitive, après que la cavité amniotique se soit formée, aboutit à des jumeaux monochoriaux mono-amniotiques.

Cette variété est à la limite de la tératologie car il s'en faut de peu, pour que les 2 embryons au lieu d'être complètement séparés, fusionnent plus ou moins.

IV.3.3 Conséquences de la gémellarité

- La connexion des systèmes vasculaires extra-embryonnaires peut être à l'origine de mélange des sangs et de troubles de la vascularisation entre les jumeaux
- Le déficit vasculaire peut se traduire par un retard de développement
- La prématurité est plus fréquente dans les grossesses gémellaires

Références Bibliographiques

- Anonyme 1, 2012. Licence 1&2. Bio du Développement – TP4 : Développement des oiseaux.
<http://www.biodeug.com/licence-12-bio-du-developpement-tp4-developpement-des-oiseaux/>
- Anonyme 2, 2018. Chapitre 7 : La quatrième semaine du développement embryonnaire.
<http://www.poly-prepas.com/images/files/La%204eme%20semaine%20de%20developpement.pdf>
- Anonyme 3, 2018. Gestation chez les mammifères : annexes embryonnaires Formation du placenta chez l'homme (1) <http://www.vetopsy.fr/reproduction/gestation/placenta.php>
- Anonyme 4, 2018. Embryologie humaine ; chapitre Circulation embryonnaire et foetale adaptation à la naissance
<http://www.embryology.ch/francais/pcardio/umstellung01.html>
- Anonyme 5, 2014. Chapitre 7 : les jumeaux. http://campus.cerimes.fr/histologie-et-embryologie-medicales/enseignement/embryo_7/site/html/cours.pdf
- Barone R, 2001. Anatomie Comparée des mammifères domestiques (Tome 4 Splanchnologie II), appareil uro-génital, fœtus et ses annexes, péritoine et topographie abdominale, éditions Vigot.
- Banque de schémas de SVT, académie de Dijon accessible sur :
http://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/article.php3?id_article=566), consulté février 2020
- Bmedia, 2004. De l'œuf à la poule, développement embryonnaire du poulet Gallus Domesticus.
- Bodart J. F., 2015. Embryologie expérimentale : comprendre les principes fondamentaux de l'embryogénèse, mémento Sciences 1^{er} cycle PACES, de boeck, Belgique. pp5-21.
- Bonnin p, 2002. L'embryon chez l'homme et l'animal INRA édition, RD 10-78026 Versailles Cedex, France ; 223-247PP.
- Bouaziz A, 2018. Circulation embryonnaire ; Cours Embryologie, université de médecine et chirurgie dentaire de Dergana, Alger.
- Collectif d'enseignants de biologie L1-SNV de l'USTHB., 2017. Cours illustré biologie animale, tome 1 : embryologie générale. Edition P/n° 5744 Office des Publications Universitaires.

- Dollander A., Fenart R, 1979. Eléments d'Embryologie (embryologie générale), Flammarion médecine-sciences, 4 rues casimir Delavigne 75006 Paris.
- Fletcher. Thomas F., and Weber. Alvin F, 2013. Veterinary Developmental Anatomy (Veterinary Embryology).
- Mameri Sabrina Benzaid Abderrahmane, 2017. La grossesse gémellaire. Mémoire En vue de l'obtention du diplôme Docteur en médecine. Faculté de médecine de Bejaia. <http://www.univ-bejaia.dz/dspace/bitstream/handle/123456789/11366/grossesses%20gemellaire.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Maxicours ,2022 : la fécondation. <https://www.maxicours.com/se/fiche/2/4/410642.html/ts#>)
- Medillus, 2017. Embryologie Edition Atlas 2013-2017. <http://www.medillus.com/portfolio/embryologie/>)
- Messala N., Dr Seddiki-Bougrassa D, 2017. La quatrième semaine du développement embryonnaire. Cours d'embryologie 1 ère année de médecine, Faculté de Médecine, Université d'Oran. http://www.facmed-univ-oran.dz/ressources/fichiers_produits/fichier_produit_1119.pdf
- Moens A., 2021. Embryologie des animaux domestiques. Deuxième bloc annuel du programme de Bachelier en Médecine vétérinaireLVETE1250, Première partie : L'EMBRYOGENESE, UCL Louvain Belgique
- Serakta A, 2016. Cours Embryologie première année médecine vétérinaire, Institut des sciences Vétérinaires, Université Mentouri, Constantine1.
- Tahliti, 2018, les annexes embryonnaires, cours d'embryologie, Université de Mostaganem Faculté de Médecine.
- Zoubir H., Hazi R., Rahal D., Hamoum F, 2016. Annexes embryonnaires, cours d'embryologie, Université de médecine, université d'Alger.