

FORMATION DE L'APPAREIL DIGESTIF

INTRODUCTION

L'appareil digestif est un tube qui traverse le corps. Il commence par la bouche, passe par le pharynx, l'œsophage, l'estomac, l'intestin grêle, le gros intestin pour arriver au rectum et à l'anus ; ces organes assurent l'assimilation, la transformation et l'absorption des aliments.

Il est constitué de deux ensembles : le tube digestif et les glandes annexes. L'appareil digestif se développe à partir de l'intestin primitif.

I. ETAPES DE FORMATION DE L'APPAREIL DIGESTIF

I.1. Formation du tube digestif primitif

Le tube digestif est le premier organe dérivé de l'**endoblaste** qui est le feuillet ventral de l'embryon, il se transforme en un cylindre soit : **l'intestin primitif** après les plicatures à la **quatrième semaine**. Il commence à se former pendant l'étape de la gastrulation, lorsque l'embryon se plie et se courbe pour créer une forme en U (figure1).

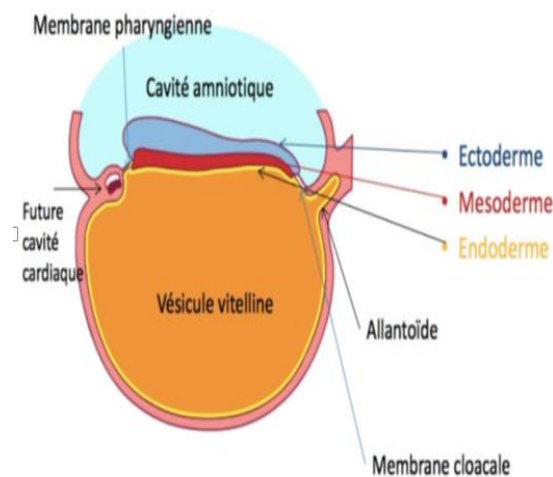


Figure1 : feuillets de l'intestin primitif (Marnissi, 2019)

Le développement des processus de la tête et de la queue et la fusion ventrale des plis latéraux du corps, transforment la splanchnopleure en : intestin antérieur, intestin postérieur et intestin moyen (ce dernier étant en continuité avec le sac vitellin). Donc le tube digestif primitif se

compose de trois parties : l'**intestin antérieur**, l'**intestin moyen** et l'**intestin postérieur** (figure2).

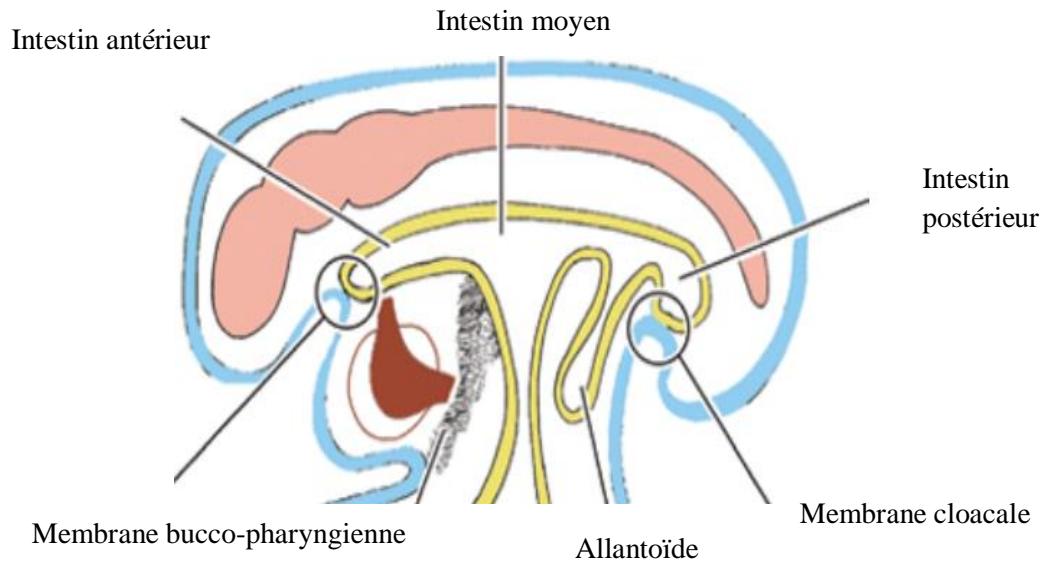


Figure 2 : Coupe longitudinale d'un embryon avec les trois parties du tube digestif primitif (Mc geady *et al.*, 2017)

L'intestin antérieur est subdivisé en intestin pharyngien et partie caudale de l'intestin antérieur donnera naissance à la partie supérieure du tube digestif, y compris la bouche, le pharynx et ses dérivés : parathyroïde, thymus et amygdales, œsophage, estomac et le début du duodénum, ainsi qu'au larynx, trachée, poumon, foie et pancréas.

L'intestin moyen forme la partie inférieure du duodénum, le jéjunum, l'iléon et le côlon ascendant.

L'intestin postérieur est à l'origine du reste du côlon descendant, du rectum et de l'anus. Au cours du développement ultérieur, les différentes parties du tube digestif se différencient et se spécialisent pour former les différents organes du système digestif (figure3).

Chez les poly gastriques, les différentes parties de l'estomac se développent à partir de l'intestin antérieur.

Le développement du tube digestif primitif commence avec les repliements craniaux, caudaux et latéraux du disque embryonnaire et de l'incorporation de la partie dorsale du sac vitellin

primitif dans l'embryon. La partie craniale du tractus tapissée de l'endoderme, elle est formée dans le pli de la tête et appelée : intestin antérieur.

La partie formée à l'intérieur du pli caudal est appelée : intestin postérieur, tandis que le segment de l'endoderme embryonnaire situé entre l'intestin antérieur et l'intestin postérieur, qui est en continuité avec le sac vitellin, s'appelle : intestin moyen. Le repliement progressif de l'embryon resserre la large connexion entre l'intestin moyen et le sac vitellin jusqu'à ce qu'il n'y ait qu'une connexion étroite, le canal vitellin, lui, reste entre ces deux structures.

L'extrémité aveugle de l'intestin antérieur est accolée à une dépression ectodermique dans la région de la tête en développement : le **stomodeum**, qui plus tard forme la cavité buccale. Une dépression ectodermique similaire, en contact avec l'extrémité aveugle de l'intestin postérieur : le **proctodeum**, forme ultérieurement : l'anus. La membrane ecto-endodermique, qui sépare le stomodeum de l'intestin antérieur est appelé : **membrane oropharyngée** ;

La structure entre l'intestin postérieur et le proctodeum est appelée : **membrane cloacale**. À mesure que le développement progresse, les deux membranes régressent et la cavité buccale se continue avec l'intestin antérieur et l'intestin postérieur s'ouvrant vers l'extérieur.

Deux organes abdominaux majeurs, le foie et le pancréas, apparaissent comme excroissances de la région distale de l'intestin antérieur.

- L'endoderme devient l'épithélium qui tapisse le tube digestif ; Le mésoderme splanchnique forme du tissu conjonctif et des composants musculaires lisses (sauf l'ectoderme qui forme l'épithélium tapissant le proctodeum) (extrémité caudale du canal anal) et stomodeum (bouche et certaines glandes salivaires — parotide, zygomatique, labiale et buccale).

I.2. Formation des organes de l'appareil digestif

A. Cavité buccale

La **cavité buccale** est initialement formée par une **invagination de l'ectoderme**. Cette première invagination est nommée bouche primitive ou **stomodeum**. Elle se situe entre la saillie de la vésicule cérébrale et celle du cœur. Le stomodeum s'agrandit pour former progressivement la cavité buccale de l'adulte grâce à l'allongement des processus maxillaire et mandibulaire.

Le fond de cette dépression ectodermique est en contact avec l'extrémité crâniale de l'intestin primitif au niveau de la membrane pharyngienne. Cette **membrane pharyngienne** ou **bucco-pharyngienne** se rupture assez tôt établissant une communication entre la bouche et le pharynx.

L'épithélium buccal (et les glandes associées) sont **d'origine ectodermique** et **l'épithélium pharyngien** (et ses glandes associées), **d'origine endodermique**.

B. Dents

Chaque dent se développe à partir d'une ébauche binaire, ectodermique et mésodermique. La partie ectodermique qui dérive de l'épithélium buccal produit l'émail et contrôle la forme de la dent tandis que l'ébauche mésodermique fournit la dentine, la pulpe et le ciment.

C. Glandes salivaires et hypophyse

Les glandes salivaires prennent naissance de l'épithélium ectodermique de la cavité buccale. Elles débutent par une invagination en doigt de gant au sein du mésoderme sous-jacent. Ce premier cordon plein se ramifie ensuite et les extrémités des ramifications ultimes se transforment en acinus pendant que les divisions du cordon se creusent d'un canal. L'acinus est donc un cul-de-sac bordé de cellules glandulaires et relié à la cavité buccale par les canaux excréteurs de diamètre croissant. L'endroit où le canal excréteur débouche indique l'endroit où la glande a pris naissance. Le fait que la glande sublinguale possède plusieurs canaux excréteurs montre qu'elle est constituée de plusieurs cordons épithéliaux. Le mésoderme fournit le tissu de soutien de la glande qui comprend également la vascularisation et l'innervation sympathique.

En règle générale, ces glandes n'entrent en fonction qu'après la naissance.

L'hypophyse est une structure ectodermique à double origine, en ce sens qu'elle provient de deux ébauches embryonnaires distinctes mais toutes deux ectodermiques : l'ectoderme de la cavité buccale pour l'adénohypophyse et le diencéphale pour la neurohypophyse.

D. Langue

Embryologiquement la langue est une **structure pharyngienne** bien qu'elle se situe dans la cavité buccale chez l'adulte. Elle provient de plusieurs **bourgeons mésodermiques** qui apparaissent sur la plancher du pharynx. Ces bourgeons croissent rostralement dans la cavité buccale et fusionnent ensemble. Ces bourgeons primordiaux comprennent une paire d'élargissements de l'arc mandibulaire appelés les gonflements linguaux ou bourgeons linguaux distaux et un renflement médian appelé le bourgeon lingual médial.

E. Pharynx

Le pharynx adulte est une chambre respiratoire digestive commune

- Initialement, le pharynx est fermé crânialement par une membrane oropharyngée qui doit

dégénérer pour permettre :

- Au pharynx de communiquer avec les voies orale et nasale, excroissances de cavités ;
- La migration du muscle de la langue et du pharynx vers la cavité buccale.
- Des poches pharyngées apparaissent au cours du développement et donnent naissance à plusieurs structures adultes, dont deux conservent une continuité avec la cavité pharyngée: le tube auditif et la fosse de l'amygdale palatine.
- Une évagination médiane du plancher pharyngé (laryngo trachéale rainure), donne naissance au larynx, à la trachée et aux poumons.

F. Développement de l'œsophage et de l'estomac

L'œsophage se développe depuis l'intestin antérieur caudal jusqu'au pharynx. Son principal développement morphogénique est l'élongation.

Le muscle squelettique associé à l'œsophage et au pharynx provient de somites qui migrent vers les arcs pharyngés IV et VI (l'innervation provient du nerf vague).

Remarque : L'œsophage peut être recouvert de muscles squelettiques : sur toute sa longueur (chien, ruminants), jusqu'au niveau du diaphragme (porc), jusqu'au milieu du thorax (chat, cheval, humain), ou pas du tout (volailles).

-Estomac : La plupart des mammifères domestiques ont un estomac simple ; en revanche, les ruminants ont un estomac complexe avec plusieurs compartiments.

Dès la fin de la quatrième semaine, apparaît une dilatation fusiforme de la partie moyenne de l'intestin primitif antérieur. Cette dilatation va évoluer pour donner l'estomac. Donc, l'estomac simple se développe à partir d'un segment tubulaire de l'intestin antérieur.

L'estomac des monogastriques subit une double rotation autour des axes longitudinal et antéro-postérieur.

-Un bord s'accroît plus vite que l'autre définissant une **grande et une petite courbure** gastrique

L'extrémité céphalique(le cardia) se déplace vers l'arrière et vers la gauche ; l'extrémité caudale (le pylore) se déplace vers l'avant et vers la droite.

-Le tube tourne de 90° vers la gauche (face dorsale à gauche et face ventrale à droite) ;

-Le grand axe devient transversal à mesure que la croissance du foie pousse l'extrémité crâniale de l'estomac vers le côté gauche (la plus grande courbure fait face caudalement et descend ventralement lorsque l'estomac est rempli)

-La croissance est accrue le long de la marge crâniale gauche due à la future grande courbure d'où produit une région du fond d'œil

-L'endoderme forme l'épithélium tapissant l'estomac et se différencie en différents types de cellules qui varient selon les régions selon les espèces.

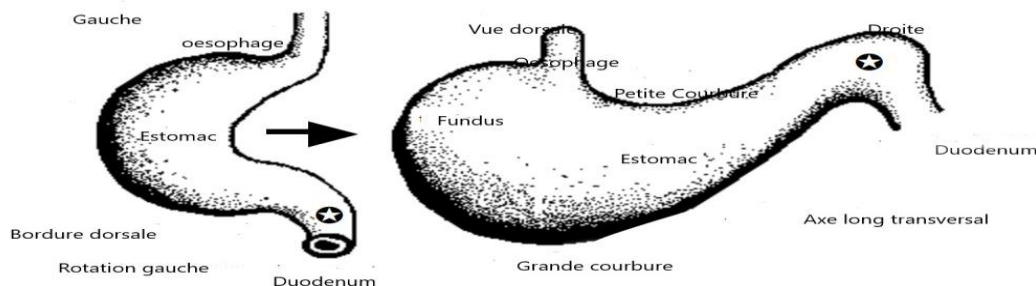


Figure 3: Développement de l'estomac simple (Fletcher et Weber, 2013)

-Estomac des ruminants

L'estomac du ruminant adulte est constitué de trois compartiments bordés par un épithélium pavimenteux stratifié (rumen, réticulum et omasum) et un compartiment glandulaire (caillette).

Le développement précoce de l'estomac du ruminant est le même que l'estomac simple (figure 4), il se fait comme suit :

- Le rumen se développe comme une expansion du fond d'œil ;
- Le réticulum apparaît comme une poche caudo-ventrale du rumen en développement ;
- L'omasum se développe comme un renflement le long de la petite courbure ;
- la caillette (abomasum) se développe à partir du reste de l'estomac ; Plus tard dans le développement, le rumen «bascule » caudalement de sorte qu'il pose sur le dessus de la caillette et le réticulum est crânial.

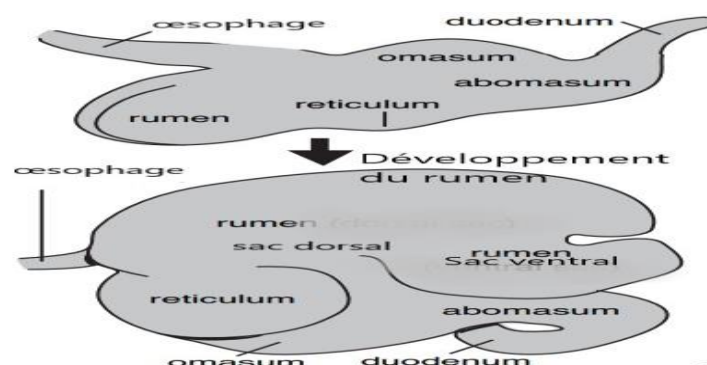


Figure 4 : Développement du rumen (Fletcher et Weber, 2013)

-Estomac aviaire

Un diverticule sacculaire qui se développe dans la paroi ventrale de la région cervicale de l'œsophage chez la plupart des espèces aviaires est appelé : le jabot. Ce diverticule sert de canal à court terme de réservoir de nourriture, en particulier de céréales. L'estomac aviaire est issu d'une simple ébauche gastrique, dont la partie crâniale devient le proventricule glandulaire, avec la région musculaire caudale formant le gésier.

G. Tractus intestinal

Les différents segments du tractus intestinal se forment à partir de **l'anse intestinale primitive**. Celle-ci est située derrière l'estomac et présente une convexité ventrale. On distingue tout d'abord une courte partie rectiligne ou futur **duodénum**, une partie descendante ou futur **jéjunum**, un coude au niveau duquel vient s'aboucher le canal vitellin, une première **partie ascendante** ou **futur iléon**, un renflement cæcal ou **futur cæcum**, une seconde partie ascendante ou futurs côlons ascendant et transverse et enfin une partie terminale ou **futur côlon** descendant. Le **cloaque** qui ferme caudalement le tractus digestif donnera le rectum.

La branche céphalique de l'anse intestinale primitive s'allonge très rapidement. La cavité abdominale devient trop petite, et les anses intestinales sont repoussées dans le cœlome extra-embryonnaire, formant une hernie ombilicale physiologique.

L'anse intestinale primitive est initialement placée dans le **plan médian**. Elle est suspendue par le mésentère dorsal. Au sein de ce mésentère, l'artère mésentérique crâniale se forme entre la partie descendante et la partie ascendante de l'anse. Cette artère agit comme un pivot de rotation. Simultanément à l'allongement général des tubes, des événements morphogéniques se produisent :

-L'intestin moyen est initialement en connexion ouverte avec le sac vitellin. Cependant, le corps se plie progressivement, rétrécit cette connexion jusqu'au canal vitellin, qui est ensuite oblitéré sous forme de sac vitellin régressé. L'intestin moyen se développe plus rapidement que l'ensemble du corps et forme bientôt une **boucle** suspendue dans un mésentère dorsal constitué

d'un membre cranial descendant et d'un membre caudal ascendant (Figure5); comme l'embryon grandit, l'anse retourne dans le cœlome embryonnaire (cavité abdominale).

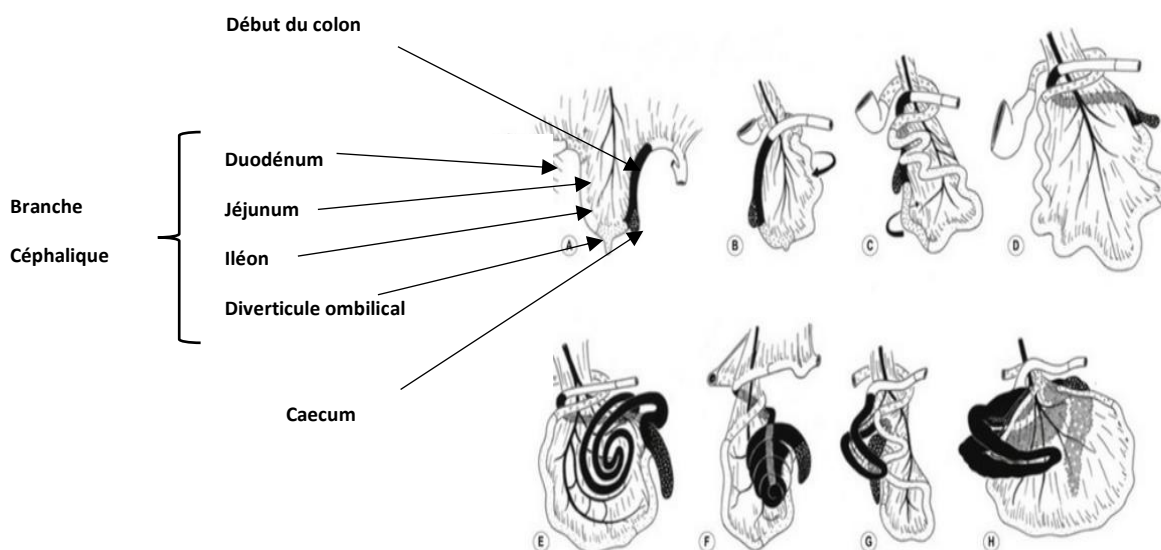
-La boucle qui s'allonge tourne de 360° autour de l'artère mésentérique supérieure dans le sens anti-horlogique (la liberté de la rotation est le résultat de la réduction du sac vitellin). Ces rotations se terminent quand la hernie ombilicale se résout.

- La fixation et l'allongement de la branche céphalique de l'anse intestinale moyenne.

- Le **membre caudal** de l'anse développe un diverticule : le **futur cæcum**.

-Autres événements intestinaux chez les ongulés

- une boucle du côlon se forme juste à l'opposé du cæcum (boucle du côlon ascendant adulte)
- chez le porc et le ruminant : les serpentins (formant une spirale ou un côlon enroulé) ;
- chez le cheval, la boucle s'agrandit et se plie sur elle-même ; aussi, le cæcum s'agrandit de sorte que le côlon proximal est incorporé dans le cæcum.



A : Boucle intestinale primitive, B : Rotation de 180° autour d'un axe dorso-ventral dans le sens horaire, C : Rotation de 270° dans le sens des aiguilles d'une montre, D : Localisation définitive des intestins chez le chien après une rotation de 360° dans le sens des aiguilles d'une montre, E : Localisation définitive des intestins chez les ruminants, F : Localisation définitive des intestins chez le porc, G : Localisation des intestins après une rotation de 270° chez le cheval, H : Localisation définitive des intestins chez le cheval après une rotation de 360°.

Figure 5 : Formation du tractus intestinal (Hyttel *et al.*, 2010)

H. Cloaque

L'**intestin postérieur** se termine par un cloaque (chambre qui communique avec les voies digestive, urinaire et systèmes génitaux).

-La paroi caudale du cloaque (membrane cloacale) est l'endoderme apposé à l'ectoderme de surface

-L'allantoïde s'invagine de l'intestin postérieur à l'extrémité crâniale du cloaque

-Le cloaque persiste chez les oiseaux adultes, les reptiles et les amphibiens.

I. Rectum et canal anal

Le rectum est formé lorsqu'une partition mésenchymateuse (septum uro rectal) divise le cloaque en chambres dorsale et ventrale

- La chambre dorsale, qui est continue avec l'intestin postérieur devient le rectum et la majeure partie du canal anal, y compris une membrane anale temporaire.

- La chambre ventrale : le sinus urogénital, est continu avec l'allantoïde.

La vessie urinaire et l'urètre se développent de l'allantoïde proximale et du sinus urogénital.

- La partie crâniale du canal anal (la majeure partie du canal) est formée par le rectum ; cette partie du canal anal est tapissée d'un épithélium muqueux dérivé de l'endoderme.

La partie caudale du canal anal est bordée de couches stratifiées d'épithélium squameux. Il se forme ainsi :

-Le tissu externe entourant la membrane anale qui se développe caudalement, créant un ectoderme tapissé par une dépression appelée : proctodeum

-Le proctodeum s'incorpore au canal anal lorsque la membrane anale dégénère (l'atrésie de l'anus ou la membrane anale intacte est une anomalie congénitale)

-Chez les carnivores, les diverticules latéraux de l'ectoderme du proctodeum deviennent des sacs anaux.

J. Développement des glandes digestives

Les glandes digestives annexées au tube digestif (foie et vésicule biliaire, pancréas) dérivent de l'endoderme du tube digestif primitif par bourgeonnement dans les mésos (formation péritonéale constituée de deux feuillets reliant le péritoine viscéral du péritoine pariétal).

Les cellules sécrétrices et les canaux excréteurs de ces organes se différencient à partir de l'endoderme alors que le mésenchyme environnant donnera naissance au reste des parois et au tissu de soutien.

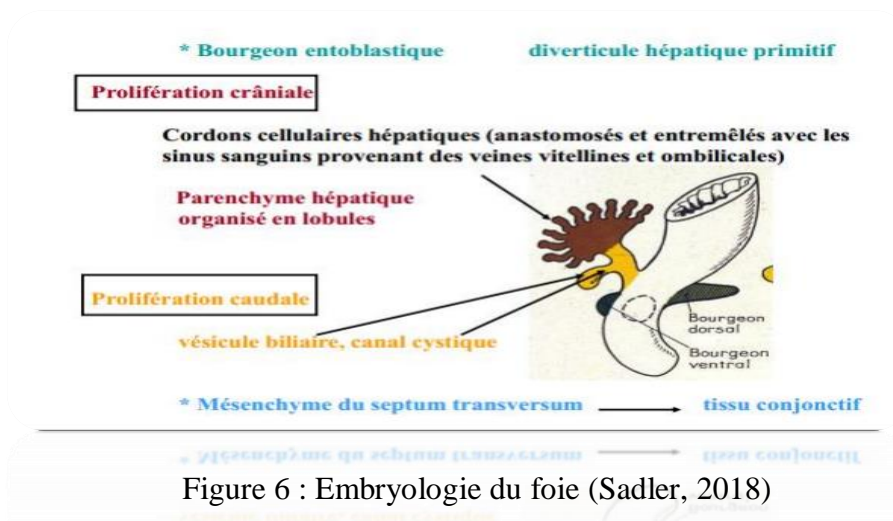
-Foie

Provient de l'endoderme sous forme de diverticule hépatique qui dérive de la région de l'**intestin antérieur** qui deviendra duodénum descendant adulte (figure 6)

- Le diverticule donne naissance à de multiples branches qui, chez l'adulte, deviennent :

Les canaux hépatiques, le canal cystique (absent chez le cheval) et le canal pancréatique.

- Les lobes du foie se forment pendant la croissance continue et la ramification du primordial du canal hépatique



- Un bourgeonnement apparaît à la face inférieure du conduit cholédoque. Ce bourgeon s'allonge et se dilate pour donner la **vésicule biliaire**, sa partie proximale s'amincit pour former le conduit cystique qui relie la vésicule biliaire au conduit cholédoque (figure 6).

- La voie biliaire dérive de la partie initiale du diverticule hépatique, ce dernier prend naissance dans la partie ventrale mais la croissance différentielle de la paroi duodénale lui déplace dorsalement dans le duodénum, avec le canal pancréatique sur la papille duodénale majeure.

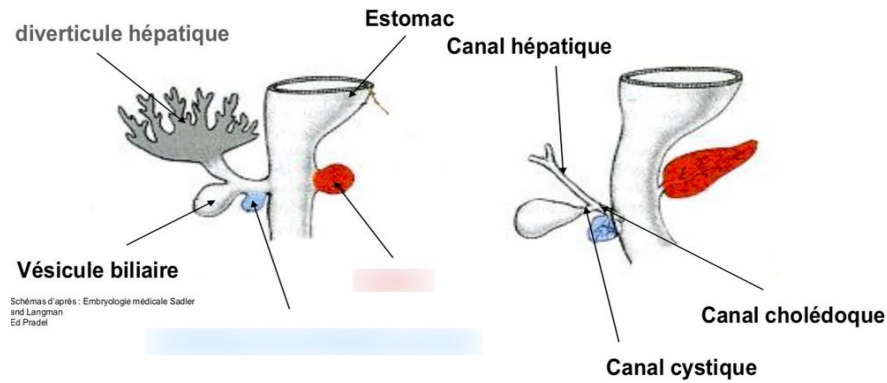


Figure 7 : Formation de la vésicule biliaire (Sadler, 2018)

- Des cellules sanguines souches issues de la vésicule ombilicale prolifèrent et donnent les globules rouges et blancs. Le foie devient ainsi un organe hématopoïétique.

-Pancréas

Le pancréas dérive du développement de deux bourgeons initiaux, provenant d'une prolifération de l'endoderme de l'extrémité distale de l'intestin antérieur, chacun s'allonge en branches, puis forme des acini de manière glandulaire typique :

- Un bourgeon naît ventralement comme un bourgeon du diverticule hépatique, il forme le canal pancréatique et lobe droit du pancréas

- L'autre bourgeon naît dorsalement du duodénum (papille duodénale mineure) et forme le canal pancréatique accessoire et le lobe gauche du pancréas (figure 6).

- Lorsque les lobes droit et gauche se croisent au cours du développement, ils fusionnent pour former le corps du pancréas ; de plus, les systèmes de conduits s'anastomosent pour former un système de drainage commun.

- Les cellules endocrines (îlots) du pancréas se développent également à partir de l'endoderme du diverticule

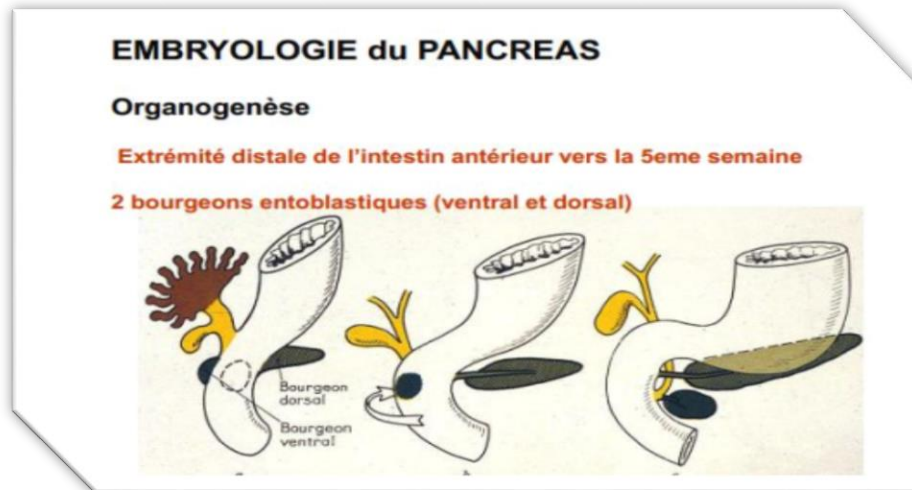


Figure 8 : Embryologie du pancréas (Sadler, 2018)

-Mésentères

Le coelome embryonnaire sépare le mésoderme splanchnique du mésoderme somatique.

La muqueuse du coelome se transforme en membrane séreuse, faisant du coelome une cavité séreuse.

Cette fine cloison prend le nom générique de **méso**, avec cependant des dénominations spécifiques en fonction des étages (mésogastre au niveau de l'estomac, mésentère au niveau de l'intestin grêle, mésocôlon au niveau du côlon...).

Le méso dorsal, présent tout le long du tube digestif, relie l'intestin primitif à la face dorsale de l'embryon ; le méso ventral, uniquement présent au niveau du segment abdominal de l'intestin primitif antérieur relie ce segment à la face ventrale de l'embryon.

Ces mésos vont évoluer pour suivre les transformations et les changements de position du tube digestif dont une partie reste intra péritonéale alors que d'autres segments deviendront rétro péritonéaux.

II. ANOMALIES DU SYSTEME DIGESTIF

A l'exception de celles de l'œsophage et du canal anal, les anomalies des segments du tractus digestif sont rares chez nos animaux domestiques.

II.1. Mégaoesophage congénital

Il consiste en une dilatation primaire de l'œsophage décrite chez le veau, le chaton, le chiot

Le péristaltisme œsophagien fait défaut et l'animal est incapable d'avaler. Il régurgite sa nourriture aussitôt après le repas. Ce trouble se manifeste parfois au cours des premiers repas solides de l'animal.

II.2. Achalasia œsophagienne

Il s'agit d'une constriction due à l'impossibilité de sa musculature de se relâcher. La région la plus souvent atteinte est le segment terminal de l'œsophage. Le pronostic est mauvais.

II.3. Fistule trachéo-œsophagienne

Communication entre l'œsophage et la trachée en arrière du pharynx.

II.4. Sténose du cardia et du pylore

Constriction de la musculature gastrique occasionnée habituellement par un défaut d'innervation.

II.5. Atrésie intestinale

Il s'agit d'une absence de développement d'une partie de l'intestin, probablement par défaut d'irrigation de la zone. Elle peut s'observer au niveau de tous les segments (du duodénum au rectum). Se rencontre chez le veau, le porcelet, le chiot, l'agneau.

II.6. Atrésie anale

Résulte de la persistance de la membrane anale ou de la non-disparition du bouchon épithélial du canal anal, ou à une absence d'anus (pas de sphincter), le pronostic est réservé et si elle est associée à une atrésie rectale.

RÉFÉRENCES

Fletcher,T.F., Weber, A.F.2013.Digestive System In Veterinary Development al Anatomy.pp.32-37.

Hyttel, P.,Sinowatz, F., Vejlsted,M., 2010.Chapter 14: Development of the gastro-pulmonary system. In Essentials of Domestic Animal Embryology.PP.198-226.

Marnissi, P. 2019. Embryologie UM6SS. Université Hassan II de Casablanca Disponible sur:
<https://fliphtml5.com/dtwiz/rlwx/basi>

Mcgeady,T.A.,Quinn,P.G., Fitzpatrick, E.S.,Ryan, M.T., Kilroy, D., Lonergan, P., 2017. Chapter 18: Digestive system .InVeterinary Embryology, 2nd Ed.214-222pp.

Sadler,T.W., 2018.In Langman's Medical Embryology,14th Ed Intl Ed. 456pp.

Moens, A., 2021. Embryologie des animaux domestiques. Deuxième bloc annuel du programme de Bachelier en Médecine vétérinaireLVETE1250, Deuxième partie : L'ORGANOGENESE, UCL Louvain Belgique