

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique



جامعة الإخوة منتوري قسنطينة

UNIVERSITE DES FRERES
MENTOURI CONSTANTINE

معهد العلوم البيطرية



Institut des Sciences Vétérinaires

Département : Préclinique

Polycopié pédagogique

Embryologie Générale et Spéciale

Destiné aux étudiants de : 1 Année Docteur vétérinaire
Nouveau programme

Elaboré par : Djefal Samia

Maitre de conférences A – Aviculture et pathologie aviaire

Année universitaire : 2023-2024

PREAMBULE

Ce polycopié de cours d'embryologie générale et spéciale est le résultat de plus d'une dizaine d'années de travail pédagogique dans le module d'embryologie à l'institut des Sciences Vétérinaires, Université Mentouri Constantine 1.

Ce document est destiné aux étudiants de première année en médecine vétérinaire ; établi selon le nouveau programme du module d'embryologie défini par le comité pédagogique national vétérinaire (CPNV).

Il est divisé en deux grandes parties : embryologie générale et embryologie spéciale.

La première partie d'embryologie générale comporte deux grands chapitres, le premier traite des notions explicatives sur la gamétogenèse, le deuxième illustre les stades de développement embryonnaire passant par la fécondation jusqu'à l'organogenèse.

La deuxième partie d'embryologie spéciale comprend 4 chapitres qui traitent l'embryologie des différents appareils à savoir : l'appareil digestif, l'appareil respiratoire, l'appareil génital et l'appareil urinaire.

Ce manuscrit constitue un support pédagogique, sous forme de cours illustrés par des figures, des données descriptives et comparatives de base de développement embryonnaire chez les mammifères et les oiseaux. Ce travail vise à compléter et mettre à jour l'ancien polycopié d'embryologie par de nouvelles informations, organisation et illustration, que j'espère utile pour les étudiants.

Je profite de cette occasion pour présenter ma grande gratitude et mes vifs remerciements aux Professeurs :

- Andrés Moens qui n'a pas hésité à m'envoyer son polycopié d'embryologie destiné aux étudiants en Médecine vétérinaire LVETE1250 UCL Louvain Belgique.

-Jean François Bodart qui m'a envoyé une version électronique de son manuscrit mémento Sciences 1^{er} cycle PACES, Faculté des sciences et technologies - Université de Lille.

- Faiza Tekkouk Zemmouchi Professeur d'anatomie à l'institut des Sciences Vétérinaires d'Elkhroub Université Mentouri Constantine1, pour son aide.

Sommaire

Intitulés cours	Pages
Introduction générale	
Partie I : Embryologie générale	
Chapitre I. Gamétogenèse	4
I.1. Spermatogenèse	6
I.1.1 Lieu de déroulement	
I.1.2 Caractère continu et origine des cellules productrices de gamétocytes	
I.1.3 Composantes du gamétocyte mâle (spermatozoïde)	
I.1.4 Chronologie de l'évolution des spermatozoïdes (spermatogénèse)	
I.1.5 Lieu d'acquisition de la fonctionnalité du spermatozoïde (mobilité, maturation)	13
I.1.6 Origine et composition chimique du liquide séminal	
I.2. Ovogénèse	15
I.2.1 Lieu de déroulement et son évolution dans le temps	
I.2.2 Chronologie de l'évolution des follicules ovariens au cours de l'ovogénèse	
I.2.3 Ovulation	
I.2.4 Phases du cycle ovarien : phase folliculaire, ovulation et phase lutéale	
I.3. Principes d'organisation fonctionnelle (hormones ovariennes)	
Chapitre II. Etapes du développement embryonnaire	26
II.1. Première semaine du développement embryonnaire	26
II.1.1 Fécondation	30
II.1.2 Segmentation	
II.1.3 Migration de l'embryon le long des trompes et sa descente utérine	33
II.1.4 Pré-implantation (état libre de l'œuf fécondé)	34

II.2. Deuxième semaine du développement embryonnaire	35
II.2.1 lieu, les étapes et le mécanisme de l'implantation	35
II.2.2 Rôle de l'œuf dans l'implantation	
II.2.3. Rôle de l'utérus	
II.2.4. Contrôle endocrinien dans l'implantation	36
II .2.5. Anomalies de l'implantation	36
III.3. Troisième semaine du développement embryonnaire	37
III.3.1. Formation et évolution du disque embryonnaire	37
III.3.2 Principales étapes de la gastrulation	38
III.3.3 Gastrulation chez les oiseaux	42
II.4. Quatrième semaine du développement embryonnaire	42
II.4.1. Neurulation	42
A. Mécanisme de la neurulation	43
B. Différenciation des feuillet	44
II.4.2. Délimitation de l'embryon,	44
II.5. Formation des annexes embryonnaires	46
II.5.1 Définition et identification des annexes embryonnaires	46
II.5.2 Différentes phases de développement du placenta	49
II.5.3 Différents types de placenta	50
II.5.4. Parturition	
II.5.5 Rôles du placenta	
II.6. Circulation fœto-maternelle	53
II.6.1. Structure et développement des villosités placentaires	
II.6.2. Echanges fœto-maternels	55
II.7. Gestation gémellaire (faux et vrais jumeaux) et multiple	57

II.7.1 Facteurs étiologiques des gémellités	57
II.7.2 Mécanisme des gémellités	58
II.7.3 Conséquences de la gestation gémellaire	59
Partie II : Embryologie Spéciale	
CHAPITRE III : Formation de l'appareil digestif	60
III. 1.Etapes de formation de l'appareil digestif	
III. 1. 1. Formation du tube digestif primitif	
III.1.2.Formation des organes de l'appareil digestif	62
A. Cavité buccale	
B. Dents	
C. Glandes salivaires et hypophyse	
D. Langue	
E. Pharynx	
F. Développement de l'œsophage et de l'estomac	
G. Tractus intestinal	
H. Cloaque	
I. Rectum et canal anal	
J. Développement des glandes digestives	
K. Mésentères	
III.2.Anomalies du système digestif	72
Chapitre IV : Embryologie de l'appareil respiratoire	74
VI.1. Développement des voies aériennes	
VI.1.1.Narines et fosses nasales	
VI.1.2.Diverticule respiratoire	75
VI.1.2.1 Larynx, trachée et poumons	
A. Larynx	
B. Trachée et poumons	
IV.2.Formation du parenchyme pulmonaire	76

IV.2. 1. Période pseudo-glandulaire	
IV.2.2. Période canalaire	
IV.2.3.Période du «sac terminal »	
VI.2.4. Période alvéolaire	
IV.3. Anomalies du système respiratoire	78
CHAPITRE V : Embryologie de l'appareil urinaire	79
V.1.Formation de l'appareil urinaire	
V.1.2. Formation des reins	79
A. Pronéphros	
B. Mésonéphros	
C. Métanéphros	
V.1.3. Formation du Néphron	84
V.1.4. Développement de la vessie et de l'urètre	
V. 2. Anomalies du développement de l'appareil urinaire	85
CHAPITRE VI : Embryologie de l'appareil génital	87
VI.1. Développement des organes sexuels	
VI.1.1.Cellules germinales primordiales et stade indiffèrent du développement gonadique	
IV. 2. Conduits génitaux, glandes accessoires et ligaments	89
IV. 2.1. Conduits génitaux	
IV. 2.2.Sinus urogénital	
IV.3. Glandes : vésicule séminale, prostate et glandes bulbo-urétrales	91
IV.4.Organes génitaux externes	92

IV.5. Glandes mammaires	93
IV.6. Anomalies de l'appareil génital	94

Liste des figures

N°	TITRE	PAGE
1	Différentes vues externes d'un embryon	3
2	Différentes coupes de l'embryon	3
3	Appareil reproducteur d'un taureau	6
4	Histologie des testicules	7
5	Structure d'un spermatozoïde humain	10
6	Différentes cellules de la spermatogénèse	10
7	Etapas de la spermatogénèse	12
8	Vue sagittale situant l'appareil reproducteur de la jument	15
9	Phase d'ovogénèse	16
10	Schéma de l'évolution d'un follicule primordial en follicule de De Graaf	20
11	Ovocyte II	23
12	Transport des spermatozoïdes lors de la fécondation	28
13	Etapas de la fécondation	30
14	Segmentation	32
15	Stades de clivage chez l'embryon aviaire	33
16	Migration tubaire	34

17	Formation de la ligne primitive et le nœud de Hensen	38
18	Canal chordal	40
19	Canal neurentérique	40
20	Gouttière renversée	40
21	Plaque chordale	41
22	Notocorde	41
23	Début des mouvements de la gastrulation et formation de la ligne primitive	42
24	Neurulation	43
25	Coupe sagittale d'embryon de porc	46
26	Plis latéraux (bords latéraux basculent en direction ventrale)	46
27	Annexes embryonnaires	49
28	Structure du placenta	50
29	Types de placentations selon la disposition des villosités	51
30	Villosités choriales	55
31	Circulation foeto-maternelle	57
32	Feuillets de l'intestin primitif	60
33	Coupe longitudinale d'un embryon avec les trois parties du tube digestif primitif	61
34	Développement de l'estomac simple	65
35	Développement du rumen	66
36	Formation du tractus intestinal	68
37	Embryologie du foie	70
38	Formation de la vésicule biliaire	70
39	Embryologie du pancréas	71
40	Développement du diverticule respiratoire	76
41	Développement de la trachée et des poumons	77

42	Reins successives qui se forment au cours du développement embryonnaire des mammifères	80
43	Segmentation du mésoblaste	81
44	Section sagittale schématique d'un embryon d'environ 4 semaines (développement du Mésonéphros)	82
45	Formation du bourgeon urétéral	83
46	Evolution de la morphologie du métanéphros chez les animaux domestiques	84
47	Développement de l'appareil génital	94

Liste des tableaux

N°	Titre	Page
1	Nombre de chromosomes chez diverses espèces domestiques	5
2	Différents types d'œufs	22
3	Principaux dérivés des feuilletts embryonnaires	44

Liste des abréviations

A : Antrum

ABP : Androgen-binding protein

Ac : Anticorps

ACTH : Adrenocorticotropie Hormone

Ca : Calcium

CF : Cavité folliculaire

CG : Cellule de granulosa

CO₂ : Dioxyde de carbone

CP : Cumulproliger

CR : Corona radiata

D : Droit

G : Gauche

GnRH : Gonadotropin releasing hormone

HPL : Hormone lactogène placentaire

FSH : Follicle stimulating hormone

HCG : Human Chorionic Gonadotropin

IGF : Insuline Like Growth Factor

ISH : interstitielle stimulating hormone

J : Jour

K : Potassium

LB : Lame basale

LF : Liquide folliculaire

Na : Sodium

Nb : Nombre

OV : Ovocyte ;

O₂ : Oxygène

SNC : Système Nerveux Central

SNP : Système Nerveux périphérique

THE : Thèque externe

THI : Thèque interne

VS : Vaisseau sanguin

Vit : Vitamine

µm : Micromètre

ZP : Zone pellucide.

ZP3 : Zona pellucida sperm-binding protein 3

INTRODUCTION GENERALE

I. DEFINITIONS

L'embryologie est la science qui se consacre à l'étude du développement de l'embryon, c'est-à-dire à la période de la vie comprise entre la fécondation de l'œuf et la naissance. Aussi, c'est l'étude du développement de l'être vivant (Ontogenèse).

L'ontogenèse est divisée par la naissance (ou l'éclosion) en une période prénatale caractérisée par des changements rapides et très marqués et une période postnatale où les changements sont plus lents.

Au sens strict, 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. Elle se déroule durant le premier tiers de la gestation avec quelques variantes suivant l'espèce et peut être subdivisée comme suit :

2.1) 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.

2.2) La segmentation : cycles rapides de division cellulaire, formation d'une blastula **2.3) La gastrulation** : c'est la mise en place, par **différenciation cellulaire** de la masse cellulaire interne, des **trois feuilletts primordiaux** (ou germinatifs) : l'**ectoderme**, l'**endoderme** et le **mésoderme**.

La gastrulation est immédiatement suivie de la neurulation ou formation de l'ébauche du système nerveux central. La formation des organes extra-embryonnaires a lieu au même moment.

2.4) L'individualisation de l'embryon et la formation du corps

L'embryon s'individualise de ses organes extra-embryonnaires par la mise en place du cordon ombilical et son corps acquiert progressivement sa forme générale (tête, tronc, ébauche des membres). Il devient possible de reconnaître l'espèce.

3) La période fœtale

Les ébauches des principaux organes se mettent en place et évoluent vers leur forme définitive. C'est l'**organogenèse**. Le développement complet des **organes extra-embryonnaires** (membranes et **placenta**) a également lieu durant cette période. Lorsque la forme adulte de

l'espèce est reconnaissable dans l'embryon, on parle de **fœtus**. Son développement jusqu'à terme est la **foetogenèse**.

Les **mammifères** sont **vivipares** car les jeunes naissent au terme d'un développement embryonnaire intra-utérin complet (euthérien) ou partiel (métathériens ou marsupiaux) durant lequel l'organisme maternel assure la nutrition de l'embryon. Quelques espèces de mammifères (prothériens) sont **ovipares**. Ils pondent des œufs dans lesquels les jeunes se développent en dehors de l'organisme maternel et, de ce fait, ne mettent en place aucune structure placentaire. Le terme d'**ovovivipare** est réservé aux animaux qui produisent des œufs dont l'incubation se déroule au sein du tractus génital de la mère (de nombreuses espèces de serpents).

La femelle des grandes espèces domestiques (jument, vache, chamelle) et la Femme sont **unipares** ou monotoques (un conceptus par gestation) tandis que celle des petites (carnivores, truie, rongeurs) sont polytoques (plusieurs concepti par gestation). Le terme de primipare s'applique à la femelle (ou à la Femme) au cours et à l'issue de sa première gestation et le terme de **multipare** à partir de la seconde gestation.

II. SOUS-DIVISIONS DE L'EMBRYOLOGIE

EMBRYOLOGIE DESCRIPTIVE : a pour but l'étude de la genèse des formes, ou morphogénèse. Elle est basée sur l'anatomie et l'histologie.

II.1. EMBRYOLOGIE EXPERIMENTALE OU CAUSALE : étudie les mécanismes du développement, au niveau des structures et ultrastructure cellulaires au niveau moléculaire.

II.2. EMBRYOLOGIE PATHOLOGIQUE OU TERATOLOGIE (TERATOS=MONSTRE, LOGOS= ETUDE) : étudie les anomalies congénitales (malformations et monstruosité) dues à des perturbations du développement normal.

II.3. EMBRYOLOGIE COMPAREE : s'occupe des analogies et des différences du développement entre groupes proches.

II.4. EMBRYOLOGIE MOLECULAIRE : étudie l'expression des gènes en relation avec le développement

III. TERMINOLOGIE

- **Zygote** : œuf fécondé.
- **Germe** : correspond aux premiers stades du développement tant que la forme externe est plus ou moins sphérique.
- **Embryon** : correspond au stade à partir duquel apparaît une forme d'ensemble reconnaissable. Ce terme s'utilise pendant les 8 premières semaines de développement.
- **Fœtus** : correspond au stade à partir duquel l'embryon commence à ressembler à être vivant (à partir du 60^{ème} jour). Ce terme s'utilise après la 8^{ème} semaine à la fin de gestation.

IV. VUES ET COUPES EN EMBRYOLOGIE

Les différents stades de développement embryonnaire sont présentés par des figures et des coupes que nous avons jugées importantes à démontrer. Les vues et les coupes en embryologie sont indispensables pour bien comprendre les schémas.

Lorsque l'embryon est observé extérieurement, on parle de vues (figure1).

Il y a trois types de vues : **vue dorsale ou postérieure (dos)**, **vue ventrale ou antérieure (ventre)**, **vue latérale ou de profil**.

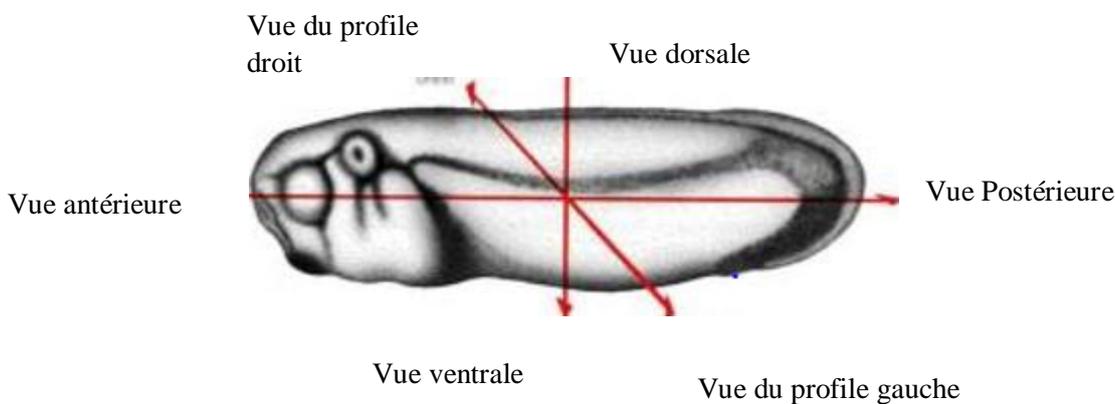


Figure1 : Différentes vues externes d'un embryon

Afin d'étudier l'embryon de l'intérieur on doit considérer les plans de coupes (figure 2), on décrit aussi 03 types de coupes : **coupe sagittale**, **coupe transversale**, **coupe frontale** (voir schéma).

- **Coupe sagittale** : coupe antéropostérieure qui passe par le plan symétrique bilatéral.
- **Coupes transversales** : elles sont perpendiculaires au plan de symétrie bilatérale et sont dorso-ventrales.
- **Coupes frontales** : sont perpendiculaires au plan symétrie bilatérale et parallèle au front chez les primates

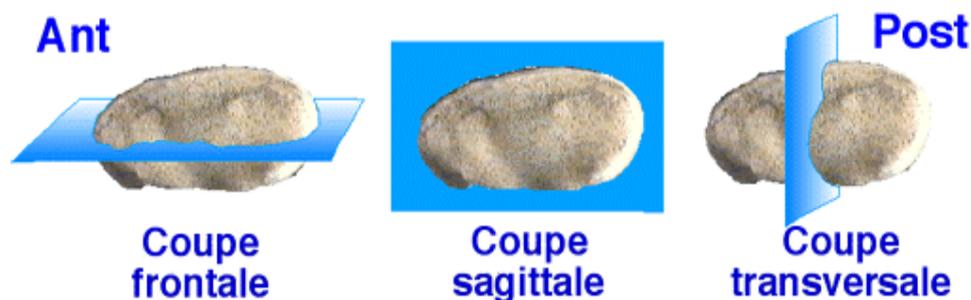


Figure 2 : Différentes coupes de l'embryon

CHAPITRE I : GAMETOGENESE

Dans le règne animal et spécialement chez les mammifères, la présence d'un appareil génital est liée à la reproduction sexuée. Pendant la vie embryonnaire et fœtale, se développent

- a) Les caractères sexuels primitifs : testicule et ovaire.
- b) Les caractères sexuels primaires : conduits génitaux et organes génitaux externes.

Dans la première période de développement embryonnaire, l'appareil génital est indifférencié et présente la même disposition dans les deux sexes. Par la suite, sous l'influence des substances produites par les gènes sexuels, puis par les gonades elles-mêmes, commence une évolution qui conduira l'appareil génital vers sa forme définitive.

La gamétogénèse ou élaboration des gamètes a lieu dans des organes reproducteurs : les glandes génitales ou gonades (mâles ou testicules et femelles ou ovaires).

Les gamètes proviennent de cellules souches, gonocytes ou cellules germinales primordiales, pendant le développement embryonnaire de l'individu. Ces gonocytes se séparent très tôt en trois feuilletts fondamentaux de l'embryon ; ils constituent :

- Le Germen : à l'origine des gamètes
- Le Soma : constitué par le reste des cellules embryonnaires, à l'origine de l'organisme ; elles sont appelées cellules somatiques

Chez les espèces diploïdes, les gamètes sont des cellules haploïdes spécialisées dans la fusion sexuée. Elles sont spécifiques de l'espèce. De plus, nos animaux domestiques sont qualifiés d'hétérogamétiques (par opposition aux espèces isogamétiques) car les deux sexes produisent des gamètes morphologiquement distincts :

- l'un est volumineux, immobile et rare : l'ovocyte provenant de la femelle.
- l'autre est petit, mobile et abondant : le spermatozoïde provenant du mâle.

Leur formation relève des mêmes mécanismes fondamentaux dont le principal est la réduction chromatique ou méiose par laquelle le nombre de chromosomes est réduit de moitié, passant ainsi de l'état diploïde à l'état haploïde.

Chez les deux sexes, la gamétogenèse passe par trois phases :

- Phase de multiplication

Les ovogonies et les spermatogonies se multiplient par mitoses successives, conservant donc leur caractère diploïde. Cette phase de multiplication, initiée durant la migration, se poursuit activement pendant une période plus ou moins étendue suivant l'espèce. Elle se termine par l'entrée en méiose des ovogonies chez la femelle et simultanément, par le ralentissement voire l'arrêt complet des mitoses des spermatogonies chez le mâle (phénomène de quiescence observé chez les rongeurs).

- Phase d'accroissement - prophase méiotique

Les gonies de dernière génération cessent de se diviser et augmentent de volume, se transformant en "cytes" de premier ordre ou "cytes I". L'augmentation de volume est très faible dans le cas du spermatocyte I mais considérable chez l'ovocyte I car elle correspond à l'accumulation des réserves cytoplasmiques nécessaires aux premières divisions de l'embryon.

A ce stade, les cytes I sont encore des cellules diploïdes. Leur ADN est constitué de deux compléments, un paternel et un maternel, eux-mêmes constitués d'une série identique de n chromosomes (n étant un nombre caractéristique de l'espèce (tableau 1)). Chaque chromosome est constitué d'un filament d'ADN. Une cellule diploïde possède donc $2n$ chromosomes répartis en $(n-1)$ paires de chromosomes homologues ou autosomes et une paire de chromosomes hétérologues ou sexuels.

Tableau n°1 : Nombre de chromosomes chez diverses espèces domestiques (Moens 1, 2021)

Espèce Nb ($2n =$)	Espèce Nb ($2n =$)
Humain 46	Rat 42
Chat 38	Porc 38
Bovin 60	Lapin 44
Chien 78	Cheval 64
Mouton 54	Ane 62
Souris 40	Poule 78
Chèvre 60	

-Phase de maturation

Au cours de cette phase, les cellules germinales subissent successivement deux divisions de maturation. En fin de maturation, chaque cellule contient n chromosomes et est donc authentiquement haploïde. La réduction chromatique est achevée.

I. GAMETOGENESE

I.1. SPERMATOGENESE

La spermatogénèse est le processus de la formation, de la croissance et de la maturation du gamète mâle. Ce processus débute à la puberté et se déroule au niveau de l'appareil génital mâle (testicules). Il est formé par l'ensemble des organes chargés de l'élaboration du sperme et du dépôt de celui-ci dans les voies génitales de la femelle.

L'appareil génital mâle est constitué de trois sections (figure3)

- Section glandulaire : les deux testicules.
- Section tubulaire : formée par les voies de stockage et de transport, elles sont composées par : l'épididyme ; le canal déférent et la glande vésiculaire.
- Section uro-génitale : l'urètre, la prostate et les glandes de Cowper.

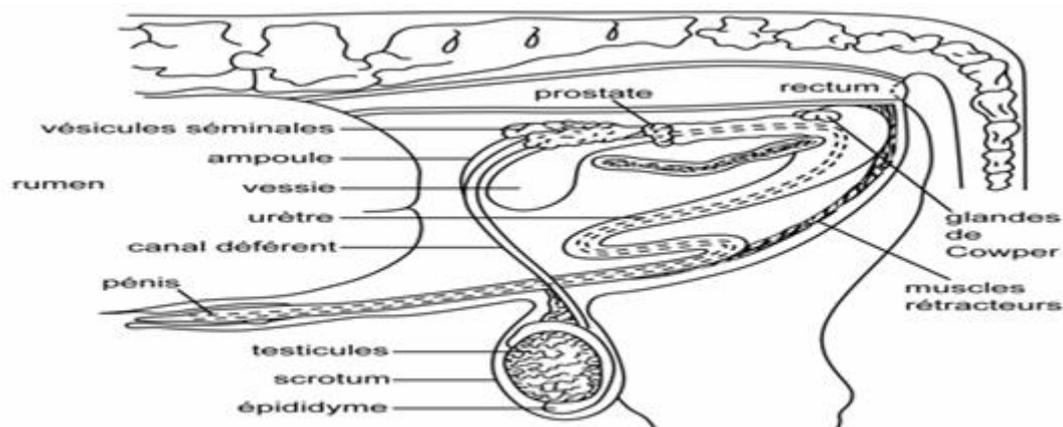


Figure 3 : Appareil reproducteur d'un taureau (Hamilton, 2006)

I.1.1. Lieu de déroulement : testicule

C'est une glande ovoïde, logée dans un sac cutané : le scrotum ; elle est recouverte par une enveloppe conjonctive, l'albuginée, d'où partent des cloisons conjonctives grêles qui divisent l'organe en

lobules (200 à 300 par testicule, sauf dans les très petites espèces), chaque lobule contient un à trois tubes séminifères qui sont le siège de la spermatogénèse. Entre les tubes séminifères est localisé le tissu interstitiel.

Les cloisons convergent et fusionnent au pôle supérieur, formant un massif conjonctif épais : le médiastinum testis (anciennement corps d'Highmore). Il est formé d'un tissu conjonctif beaucoup moins dense que celui de l'albuginée et mêlé de fibres élastiques souvent abondantes. Il loge, outre de nombreux vaisseaux, un réseau de conduits excréteurs anastomosés : le rete testis. Celui-ci collecte les tubes droits qui proviennent des tubes séminifères et émet d'autre part les canalicules efférents qui pénètrent dans l'épididyme (figure 4).

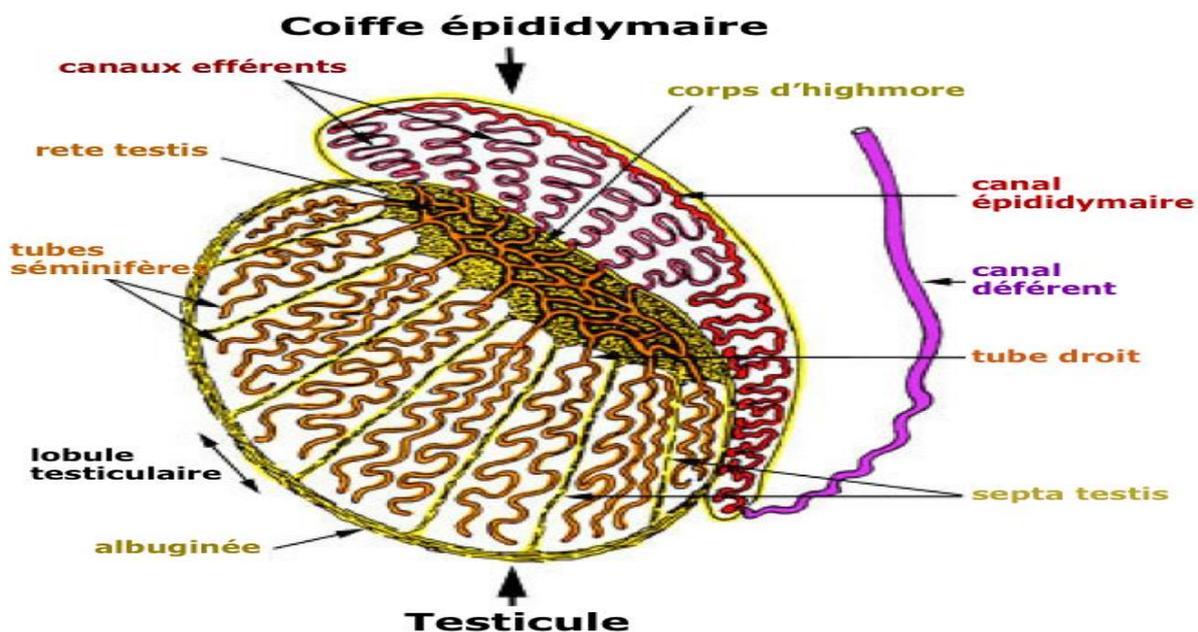


Figure 4 : Histologie des testicules (VLC Research OPHYS, 2015)

I.1.2. Caractère continu et origine des cellules productrices de gamétocytes

Parenchyme testiculaire

Le parenchyme interne des lobules testiculaires est constitué par deux éléments :

- Les tubes séminifères occupent 60% à 80% du volume testiculaire selon les espèces, ils sont très contournés et assurent la fonction exocrine. Dans ces tubes, on trouve les différentes couches de cellules germinales représentant les phases de la spermatogénèse qui s'effectuent depuis la spermatogonie située contre la membrane basale jusqu'aux spermatozoïdes libérés dans la lumière.

A l'intérieur des tubes séminifères (figure 5), se trouvent des cellules somatiques, cellules de Sertoli qui assurent :

- la cohésion de l'épithélium séminifère
- un rôle nourricier
- le contrôle du déroulement de la spermatogénèse
- un rôle endocrinien (ABP et l'inhibine)
- possèdent des récepteurs membranaires à la FSH et cytoplasmique à la testostérone. -

Tissu interstitiel : sécrète les hormones mâles (testostérone), c'est la fonction endocrine.

Un tissu interstitiel (l'interstitium) est disséminé entre les tubes séminifères, sécrétant les hormones mâles. Il est constitué d'un stroma conjonctif grêle dans lequel on observe de petits amas de cellules interstitielles : cellules de Leydig qui sont de grande taille et polygonales, souvent regroupées en petites colonies dans le tissu conjonctif lâche entourant les tubes séminifères à l'intérieur des lobules. Elles sont en rapport avec de nombreux capillaires sanguins dans lesquels se trouvent leurs produits de sécrétions. Elles sécrètent les androgènes, en particulier la testostérone et possèdent des récepteurs membranaires à l'ISH (interstitielle stimulating hormone).

I.1.3. Composantes du gamétoocyte male (spermatozoïde)

Le gamète mâle ou spermatozoïde est une cellule mono flagellée de 50 à 70 μ de longueur, de forme très allongée, pauvre en cytoplasme comportant plusieurs segments (figure 5) :

A) Tête : elle est de forme et de taille variables suivant l'espèce. Elliptique chez l'étalon et les carnivores, en forme de raquette chez les ruminants et le porc. Elle mesure 8 à 9 μ de longueur et 4 à 5 μ de large. Son volume est presque entièrement occupé par un **noyau haploïde** contenant le complément paternel et elle est coiffée par **l'acrosome**, qui est limité par une **membrane acrosomiale interne** accolée au noyau et une **membrane acrosomiale externe** accolée à la membrane plasmique. Dans son tiers inférieur, au niveau de l'équateur de la tête, l'acrosome est plus mince et plus dense (col de l'acrosome). Dans sa partie postérieure, en dessous de l'acrosome, le noyau est séparé de la membrane plasmique par une fine couche de cytoplasme contenant un matériel fibrillaire (cape post-acrosomiale). C'est au niveau de cette cape post-acrosomiale que le spermatozoïde s'attache à l'ovocyte.

B) col ou collet : c'est la partie rétrécie qui fait suite à la tête. Il est fragile et contient deux centrioles : un proximal dont l'axe est perpendiculaire à l'axe du spermatozoïde et un distal dont l'axe se confond avec celui du spermatozoïde. On y observe également un appareil de connexion formé d'une plaque basale appliquée contre le pôle inférieur du noyau et une colonne striée entourant les deux centrioles.

C) Queue ou flagelle : elle est parcourue sur toute sa longueur par les filaments caractéristiques des structures flagellaires (2 microtubules centraux entourés de 9 paires de microtubules périphériques).

La queue se divise en trois parties :

- **Pièce intermédiaire** : les filaments axiaux sont entourés par 9 grosses fibres qui prolongent la colonne striée, elles-mêmes entourées d'un manchon de mitochondries disposées de façon hélicoïdale. Elles ne se rencontrent qu'à ce niveau et sont chargées de fournir l'énergie nécessaire à la mobilité de la cellule.

- **Pièce principale** : elle fait suite à la pièce intermédiaire et contient la matérielle micro tubulaire renforcée par deux des grosses fibres longitudinales de la pièce intermédiaire.

- **Pièce terminale** : les microtubules perdent leur disposition symétrique et sont entourés par la seule membrane plasmique.

Particularité spécifique : la structure générale du spermatozoïde chez le coq est similaire à celle des mammifères. Ces principales caractéristiques sont les suivantes :

- Le noyau est souvent filiforme ($0,5 \times 12,5 \mu$) et légèrement hélicoïdal.

- L'acrosome est plus réduit et situé au sommet du noyau.

- Il possède un perforatorium. C'est une structure située au sommet du noyau, à la base de l'acrosome. De nature inconnue, il est électron-dense et dérive de la membrane nucléaire.

- Une organisation simplifiée de la pièce intermédiaire et du flagelle. Une gaine de matériel amorphe remplace les colonnes striées et les grosses fibres associées aux 9 doublets de microtubules. Le nombre de mitochondries est plus réduit.

- La longueur totale est plus grande (90μ).

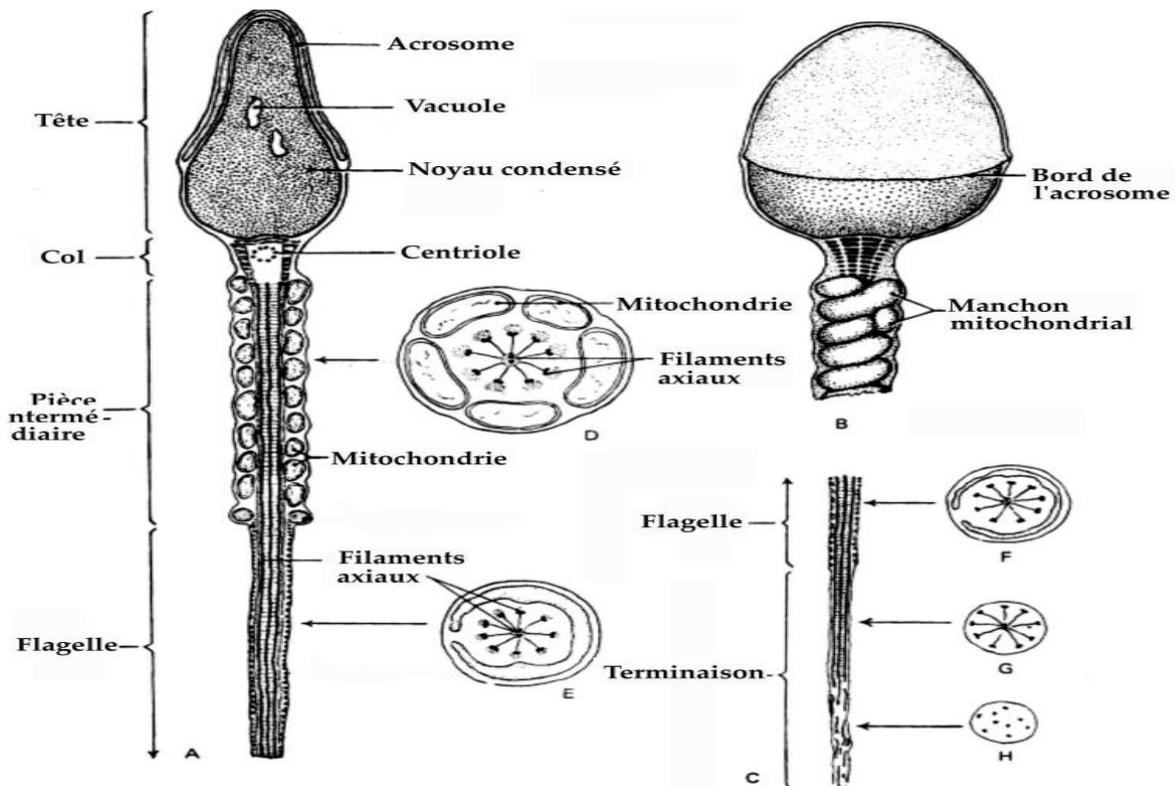


Figure 5 : Structure d'un spermatozoïde humain (Moens, 2020)

I.1.4. Chronologie de l'évolution des spermatozoïdes (spermatogénèse)

A. Définition de la spermatogénèse

La spermatogénèse est un processus biologique dont le but est de produire les gamètes mâles : les spermatozoïdes. Ce processus est continu au cours de la vie sexuelle. Aussi, c'est l'ensemble des phénomènes de division et de différenciation aboutissant à la formation du spermatozoïde, cellule germinale mature (figure 6).

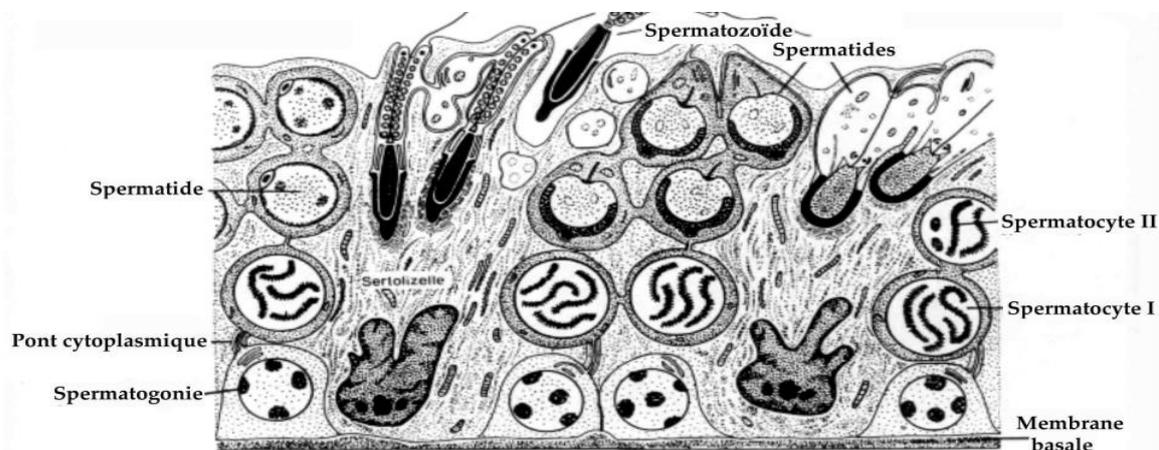


Figure 6 : Différentes cellules de la spermatogénèse (Anonyme 9, 2020)

B. Déroulement de la spermatogénèse

La spermatogénèse se déroule dans l'appareil génital mâle et au niveau des tubes séminifères du testicule. Elle comprend quatre étapes : la multiplication, l'accroissement, la maturation et la différenciation. La succession de ces étapes constitue le cycle spermatogénétique (figure 7).

a. Phase de multiplication

C'est un processus continu qui débute pendant la vie embryonnaire et ne s'arrête, avant la mort de l'individu, qu'avec le vieillissement ou l'atrophie du testicule. Après avoir colonisé les crêtes génitales et s'être installées au sein des cordons séminifères (futurs tubes séminifères), les spermatogonies continuent de se multiplier activement par mitose au sein du testicule en formation.

Ces **spermatogonies** sont des cellules souches diploïdes localisées à la périphérie du tube, contre la membrane propre. Ces cellules subissent une succession de mitoses (maintien du pool de spermatogonies), dont la dernière aboutit à la formation de spermatocytes primaires, également diploïdes (une spermatogonie donne 4 spermatocytes primaires). Le nombre de spermatocytes produit par spermatogonie (souche initiale), varie d'une espèce à une autre.

b. Phase d'accroissement

Les spermatocytes I à $2N$ chromosomes subissent une phase de croissance cytoplasmique qui les tc.

c. Phase de maturation

Elle correspond à la **méiose** et concerne les deux générations de spermatocytes (primaires I ou secondaires II).

Un spermatocyte I à $2N$ chromosomes subit la première division de méiose et donne ainsi 2 spermatocytes II à N chromosomes. Chaque spermatocyte II subit la deuxième division de méiose (division équationnelle) et donne 2 spermatides à N chromosomes. Un spermatocyte I a donc donné 4 spermatides à la fin de la méiose.

D. Phase de différenciation

Appelée aussi **spermiogénèse**, cette phase ne comporte pas de division mais une **différenciation des spermatides en spermatozoïdes** (mise en place de l'acrosome et du flagelle), qui seront libérés dans la lumière du tube séminifère.

La spermatide se transforme en spermatozoïdes à la suite d'une modification morphologique. Ces transformations vont intéresser à la fois le noyau et le cytoplasme de la spermatide et consistent-en :

➤ Formation de l'acrosome

L'appareil de Golgi fournit de nombreuses vésicules qui confluent pour donner une vésicule unique dans laquelle apparaît peu à peu une masse granuleuse, dense : la vésicule proacrosomique. Cette dernière, d'abord proche des centrioles, rejoint le noyau (au niveau du pôle antérieur du futur spermatozoïde) et s'étale en une cape acrosomique. Son contenu devient par la suite homogène, on parle alors d'acrosome.

➤ Formation du flagelle

L'appareil centriolaire de la spermatide se met en place aux pôles opposés du noyau formant des microtubules ancrés qui commencent à former le flagelle.

➤ Formation de la pièce intermédiaire

Les mitochondries, regroupées derrière le noyau, se disposent les unes derrière les autres et forment une chaîne enroulée autour de la base du flagelle, dans la pièce intermédiaire ; c'est l'hélice mitochondriale.

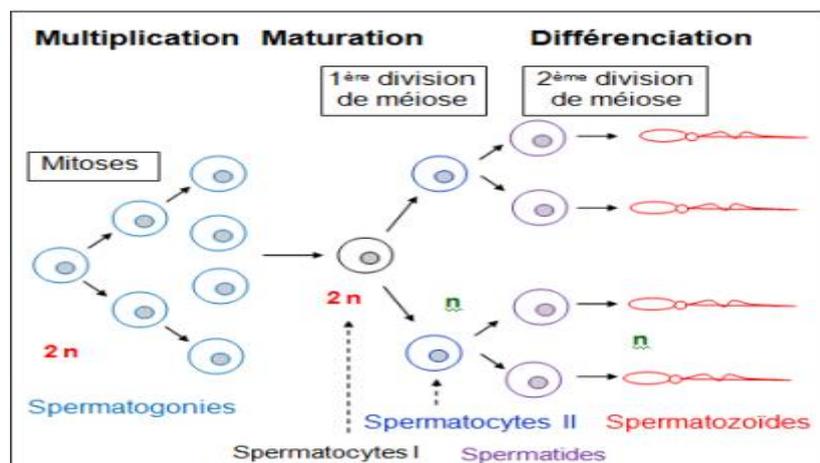


Figure 7 : Etapes de la spermatogénèse (Anonyme 9, 2020)

I.1.5. Lieu d'acquisition de la fonctionnalité du spermatozoïde

Les spermatozoïdes sont produits et formés dans les testicules, puis libérés dans l'épididyme. Ils passent d'abord du rete testis vers la tête de l'épididyme, puis dans les cônes efférents qui se poursuivent par le canal de l'épididyme. Les gamètes sont modifiés tout au long de leur trajet dans les voies génitales.

- Dans l'épididyme, sous l'action des androgènes (en particulier de la testostérone) sécrétés par les cellules de Leydig, les spermatozoïdes acquièrent leur mobilité (les spermatozoïdes produits au

niveau des testicules sont très peu ou pas du tout mobiles). Aussi, les protéines responsables de la fixation à l'ovocyte deviennent fonctionnelles : les spermatozoïdes acquièrent leur aptitude à se fixer sur la zone pellucide de l'ovocyte, étape nécessaire à la fécondation.

- C'est également dans l'épididyme que les spermatozoïdes sont décapités (inaptes à la fécondation), grâce au facteur de décapitation sécrété par les cellules épидидymaires, les spermatozoïdes s'accumulent dans les ampoules différentielles. Lors de l'éjaculation, ils sont en suspension dans le liquide séminal sécrété par les vésicules séminales, la prostate et les glandes de Cowper.

Donc, pendant leur séjour dans les voies génitales mâles, les spermatozoïdes restent immobiles. Leur métabolisme est activé et leur motilité est déclenchée au moment de l'éjaculation, lorsqu'ils sont mis en présence des sécrétions des glandes annexes (vésicule séminale, prostate).

Ces sécrétions, qui constituent l'essentiel du volume de l'éjaculat, leur apportent les substrats énergétiques et l'oxygène indispensables à leur activité motrice. Leur inertie métabolique permet aux spermatozoïdes de survivre assez longtemps dans le tractus génital mâle. En l'absence d'éjaculation, ils perdent progressivement leur pouvoir fécondant et leur motilité pour être finalement éliminés par phagocytose.

L'examen des spermatozoïdes éjaculés permet de repérer plusieurs types d'anomalies :

- Anomalie de concentration (hyospermie, azospermie)
- Degré de maturité insuffisant (position de la gouttelette cytoplasmique).
- Anomalies morphologiques : spermatozoïdes géants, nains, flagelle trop court, cassé ou double, spermatozoïde à deux têtes ...
- Anomalie de motilité : spermatozoïdes peu ou non mobiles.

De plus, des aberrations chromosomiques peuvent se produire durant la méiose (polyploïdie, aneuploïdie ...). Ces aberrations entraînent de graves troubles du développement embryonnaire et sont la plupart du temps létales.

I.1.6. Origine et composition chimique du liquide séminal

Les glandes accessoires de l'appareil génital mâle, régies par les hormones testiculaires et lors de l'éjaculation, par le système nerveux, ont pour fonction de sécréter les substances nécessaires (plasma séminal) à la vie des spermatozoïdes dans les voies excrétrices et de jouer un rôle dans la physiologie de l'acte sexuel.

Les glandes accessoires comprennent :

➤ *Vésicules séminales*

Ce sont deux glandes lobulées, situées au-dessus de la vessie, d'aspect grisâtre en surface, jaune et de consistance ferme à la coupe. Elles sécrètent un liquide gélatineux, visqueux de pH acide, riche en protéines, en potassium, en acide citrique et en fructose, ce liquide constitue 50% du volume d'un éjaculat normal d'un taureau.

Les vésicules séminales, absentes chez les carnivores (chats et chiens), sont grandes, arquées avec une surface lobulée chez le rat et la souris.

➤ *Prostate*

Elle existe chez tous les mammifères. Elle est peu développée chez les ruminants, elle entoure complètement l'urètre chez le taureau, le liquide prostatique est riche en enzymes (dont les phosphatases) et en prostaglandines.

➤ *Glande de Cowper*

Glandes muqueuses, de la grosseur d'une noisette chez le taureau, elles sont plus apparentes chez le bélier et absentes chez le chien.

Les produits de sécrétion des glandes de Cowper présentent de grandes variations selon les espèces, chez le taureau elles donnent une sécrétion visqueuse, chez le rat les sécrétions comportent du galactose, de l'acide galacturonique et de l'acide sialique, chez le lapin elles sécrètent une grande quantité d'acide citrique. En général, elles sont responsables de la synthèse de diverses enzymes et protéines aux rôles mal connus.

Elles sont aussi impliquées dans diverses fonctions, dont la coagulation du sperme et la défense immunitaire des voies génitales basses.

Les produits de sécrétion de la prostate et des glandes de Cowper sont clairs sans spermatozoïdes. Au cours d'une éjaculation, sa sécrétion précède souvent le sperme proprement dit afin de nettoyer l'urètre et lubrifier le vagin. Ces glandes annexes sont des glandes exocrines, elles fournissent la quasi-totalité du plasma séminal.

I.2.OVOGENESE

L'ovogenèse est le processus de la formation, de la croissance et de la maturation du gamète femelle.

Contrairement à l'appareil génital du mâle, l'appareil génital de la femelle n'est pas simplement limité à l'élaboration des gamètes et des hormones sexuelles, il est également le siège de la fécondation, de la gestation, de la parturition et de la lactation.

Chez les mammifères, l'appareil génital femelle est constitué de trois sections

- Section glandulaire : comportant deux gonades : les ovaires.
- Section tubulaire ou voies génitales, constituée par : les oviductes qui captent l'ovule et s'il y'a fécondation, conduisent l'ovule fécondé ou œuf à l'utérus.
- Section copulatrice : comprenant le vagin et la vulve (sinus uro-génital), organe impair recevant l'organe mâle pendant l'accouplement ou coït et donnant passage au nouveau-né lors de la parturition (figure 8).

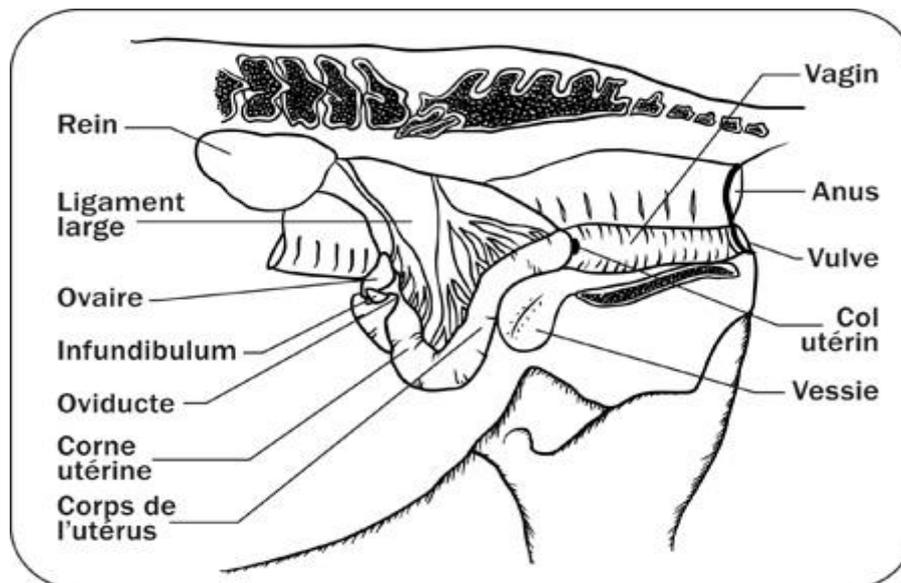


Figure 8 : Vue sagittale situant l'appareil reproducteur de la jument (Anonyme 2, 2022)

I.2.1. Lieu de déroulement de l'ovogenèse et son évolution dans le temps

La formation des gamètes femelles se déroule dans les ovaires, c'est l'ovogenèse. Elle correspond à l'ensemble des étapes qui aboutissent à la formation des ovules ou ovotides à partir de cellules germinales souches appelées ovogonies formées par différenciation des gonocytes primordiaux au cours de la vie embryonnaire. La formation des gamètes présente une certaine uniformité dans le règne animal.

Ce processus débute pendant la vie embryonnaire, se continue après la naissance avec une accélération au moment de la puberté et atteint son apogée au moment de l'ovulation. Il ne peut

être distingué de l'évolution du follicule ovarien au sein duquel il se déroule en grande partie. L'évolution du follicule, à son tour, est indissociable de l'activité cyclique de l'ovaire (ou cycle ovarien) à laquelle elle contribue par sa participation à un contrôle endocrinien particulièrement perfectionné.

L'ovogenèse comporte 3 phases (figure 9)

- Phase de multiplication
- Phase de croissance
- Phase de maturation

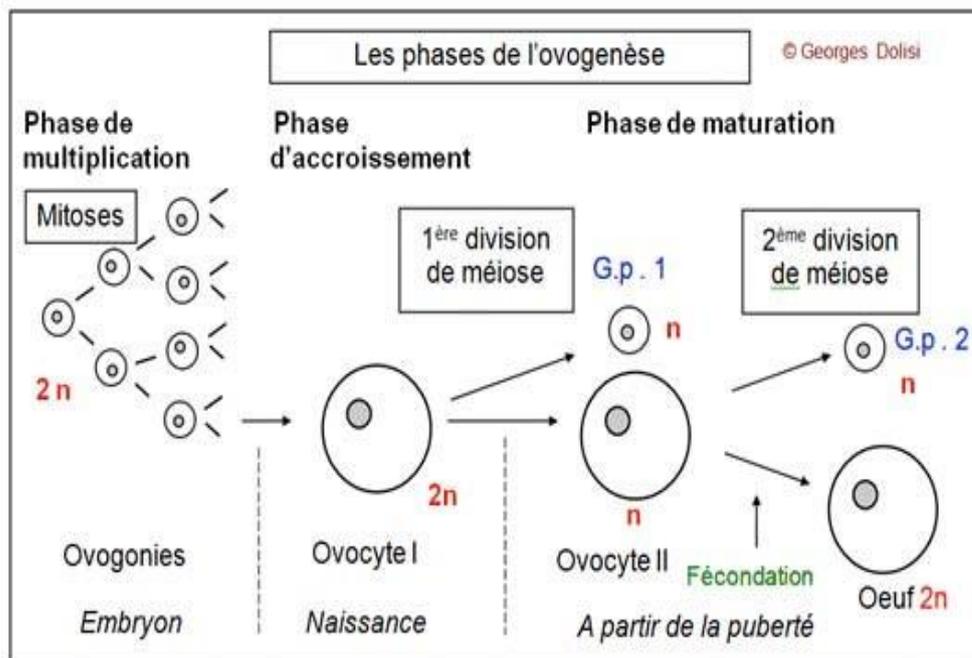


Figure 9 : Phase d'ovogénèse (Anonyme 3, 2022)

a) Phase de multiplication

Elle concerne les ovogonies, cellules souches diploïdes, et est caractérisée par une succession de mitoses, les ovogonies se multiplient pendant la vie embryonnaire, leur activité est limitée dans le temps chez de nombreuses espèces.

Chez les amphibiens, l'activité mitotique des ovogonies est saisonnières, les mitoses surviennent après chaque ponte et reconstituent un lot d'ovogonies qui, après une croissance, fourniront une ponte ultérieure. Chez les autres vertébrés, les mitoses cessent avant la fin de la vie 4 à 8 jours après la naissance. Chez l'homme, les ovogonies cessent de se diviser à la 15ème semaine de la vie utérine ; elles sont au nombre de 4 à 6 millions environ.

b) Phase d'accroissement

Au cours de cette phase, les ovogonies cessent de se diviser par mitose, leur volume augmente par accroissement du cytoplasme et deviennent des ovocytes de premier ordre ou **ovocyte I**, cellules diploïdes à 2 N chromosomes. L'ovocyte I des mammifères accroit son diamètre de 30µm à 140 µm, soit d'un facteur d'environ 4,5 ; celui de la grenouille d'un facteur de 27000. La phase d'accroissement se caractérise par des activités de synthèses intenses, des ARN, de protéines et par l'accumulation de différents matériaux exogènes, en vue du développement de l'embryon. L'accumulation de réserves ou de vitellus (lécithé) se produit pendant cette phase et son importance varie selon les espèces. Chez le gamète femelle, cette phase d'accroissement est considérable et de longue durée. En effet, chez l'humain, la phase d'accroissement s'étend de la vie fœtale à la puberté. Aussi, durant cette phase les granules corticaux sont formés à partir de l'appareil de Golgi et disposés au niveau du cytoplasme cortical de l'œuf.

c) Phase des maturations nucléaire et cytoplasmique

Elle concerne les ovocytes, qui subissent deux divisions méiotiques : la 1ère division, réductionnelle, devrait en principe fournir à partir des ovocytes primaires diploïdes, des ovocytes secondaires haploïdes (**ovocyte II**) ; la 2ème, équationnelle, devrait fournir des **ovotides**, haploïdes également. Mais cette méiose d'ovogenèse présente 3 particularités

-Blocage en prophase I

L'ovocyte primaire entame sa 1ère division dès qu'il apparaît pendant la vie fœtale, mais il reste bloqué en prophase. Cette phase de blocage dure pendant une très longue période, puisque cette 1ère division ne reprendra et ne se terminera qu'à l'ovulation.

-Arrêt en métaphase II

La 2ème division, qui ne débute qu'à l'ovulation, reste à son tour bloquée en métaphase, dans l'ovocyte secondaire, qui sera émis tel quel hors de l'ovaire et elle ne reprendra qu'avec la fécondation.

-Inégalité des divisions

Lors de la division de l'ovocyte primaire, si la répartition des chromosomes est équitable, celle du cytoplasme ne l'est pas ; l'une des cellules filles, qui sera **l'ovocyte secondaire**, conserve la quasi-totalité du cytoplasme, tandis que l'autre cellule fille, appelée **1er globule polaire**, en est pratiquement dépourvue et sera une cellule abortive. La 2ème division, affectant l'ovocyte secondaire lors de la fécondation, se déroulera de la même façon, en fournissant un **2ème globule polaire**. Au terme de cette phase de maturation nucléaire, un ovocyte primaire a donc fourni une seule gamète, qui est un ovocyte secondaire.

La maturation cytoplasmique comporte un stade de synthèse d'ARN et un stade de traduction de ces ARN en protéines.

La synthèse des 3 types d'ARN dans l'ovocyte primaire s'effectue pendant la prophase de la 1ère division bloquée au stade diplotène.

La maturation ovocytaire est caractérisée par la synthèse d'un certain nombre de protéines qui rendront l'ovocyte compétent pour reprendre la méiose à 2 reprises (lors de l'ovulation et lors de la fécondation) et pour devenir fécondable.

II.2. CHRONOLOGIE DE L'EVOLUTION DES FOLLICULES OVARIENS AU COURS DE L'OVOGENESE

La croissance folliculaire est un processus continu. Elle débute durant la vie fœtale, voire peu après la naissance (lapine) mais dépasse rarement le stade de follicule primaire. En effet, tous les follicules qui ont entamé leur croissance au-delà de ce stade avant la puberté sont voués à l'atrésie (dégénérescence par apoptose) avant d'atteindre le stade antral. Il y a donc une perte très importante de cellules germinales qui réduit considérablement le stock non renouvelable de cellules germinales disponibles au début de la puberté pour assurer la reproduction de l'espèce.

Au cours de la phase de maturation, l'ovocyte est étroitement associé à des cellules satellites venant du stroma ovarien, qui s'organisent progressivement en une structure complexe appelée : follicule. Ces cellules exercent des fonctions à la fois trophiques et endocrines intervenant dans la maturation ovocytaire et dans l'ovulation. On ne peut pas dissocier maturation et folliculogénèse.

Le follicule passe par 5 stades successifs, qui recouvre en fait 2 périodes de signification distincte : une période pré-antrale d'abord, dite de croissance basale et une période antrale ensuite, où le follicule devient sensible au contrôle neuroendocrinien. Pendant ce temps, l'ovocyte primaire est toujours bloqué en prophase I (figure 10).

Depuis le 7ème mois de la vie fœtale à la puberté, les ovocytes entrent en atrésie folliculaire. A la puberté, les ovaires contiennent environ 400.000 follicules primordiaux constitués d'un ovocyte de premier ordre, très petits, ils se trouvent à la périphérie de l'ovaire, entourés d'une couche de cellule folliculeuse fusiforme et discontinue.

L'ovocyte grandit, l'épithélium folliculaire devient cubique et il y'a début de la formation de la zone pellucide ; c'est le follicule primaire ; Puis se forme plusieurs couches cellulaires (granulosa, thèque interne) : c'est le follicule secondaire, les cellules folliculeuses commencent à sécréter le liquide folliculaire pour former la cavité folliculaire et constitution de la thèque externe : c'est le follicule tertiaire.

- Tous les follicules tertiaires sont d'abord stimulés et contribuent ainsi à la formation d'hormones, ils dégèrent tous entre le 7^{ème} et le 14^{ème} jour du cycle à l'exception du follicule ovarien qui subira une maturation et deviendra follicule de De Graff (follicule pré-ovulatoire), sa cavité est remplie d'un liquide opalescent, à un de ses pôles, les cellules folliculeuses restent plus nombreuses et forment une sorte d'avancée dans la cavité appelé cumulus oophorus, à l'intérieur duquel se trouve l'ovocyte. L'ovocyte est entouré de la zone pellucide, elle-même entourée d'une assise cellulaire : la corona radiata qui se situe au centre du cumulus oophorus. Le follicule se dilate et forme un renflement très visible à la surface de l'ovaire.

La dégénérescence des follicules tertiaires entraîne une production accrue par les cellules de la granulosa d'œstrogènes, ce pic déclenche dans l'hypophyse une sécrétion de LH qui provoque l'ovulation.

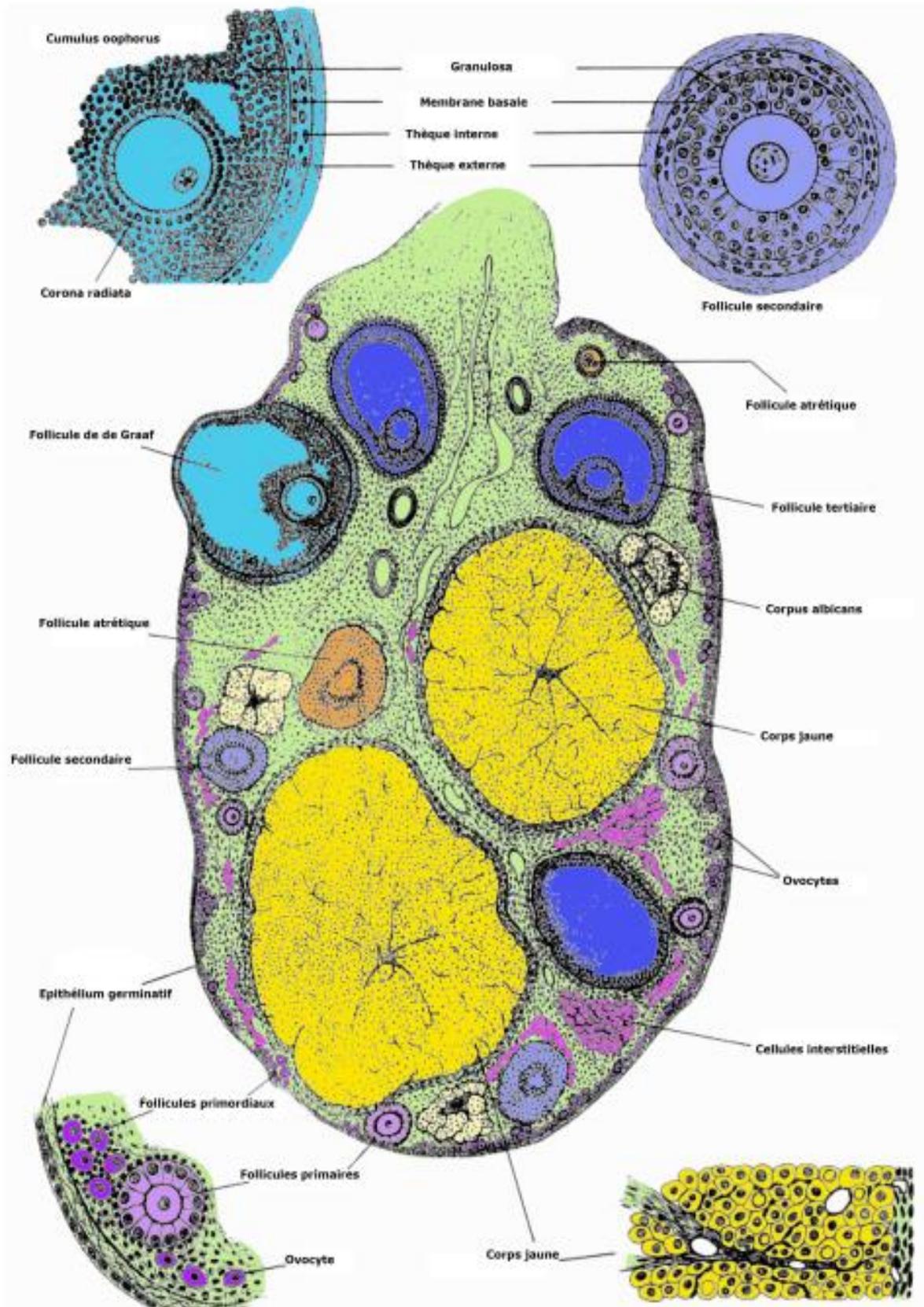


Figure 10 : Schéma de l'évolution d'un follicule primordial en follicule de De Graaf (Moens1, 2021)

I.2.3. Ovulation

- A l'ovulation : sous l'influence du pic LH et sous la pression du liquide folliculaire, le follicule de De Graff s'ouvre en un point : le stigma.
- L'expulsion de l'ovocyte est suivie d'une reprise de la méiose. Aussitôt que le globule polaire est émis, l'ovulation a lieu. L'ovocyte haploïde est retrouvé dans le tiers supérieur de l'oviducte. La deuxième division a lieu si l'ovocyte est fécondé. En l'absence de fécondation, il dégénère.
- Après l'ovulation
 - En cas de fécondation, la rencontre de l'ovocyte II en métaphase avec un spermatozoïde provoque la reprise de la 2ème division de l'ovocyte.
 - S'il n'y a pas de fécondation l'ovocyte II en métaphase dégénère et il est expulsé à l'extérieur : ce sont les menstruations. Chaque cycle sexuel correspond à la maturation d'un ovocyte. En règle générale, seul l'un des deux ovaires ovule.

A. Emission des gamètes

Les gamètes ne sont pas émis directement par l'ovaire dans le tractus génital, mais il y a rupture de la paroi ovarienne et libération des gamètes à la surface de l'ovaire, où ils seront ensuite récupérés par le pavillon de la trompe.

Le trajet des gamètes est très court et ils ne seront pas expulsés hors de l'organisme, car ils rencontreront les spermatozoïdes dans la trompe, au niveau de l'ampoule.

B. Morphologie du gamète femelle : Ovocyte

Les gamètes femelles ou ovocytes (ou œufs) sont classés suivant leur taille. Celle-ci est en rapport avec la quantité du vitellus et sa distribution lors des premières divisions. Le tableau n°2 résume les différentes catégories.

Tableau 2 : Différents types d'œufs (Collectif des enseignants de biologie L1-SNV de l'USTHB, 2017 ; Moens 1, 2021)

Types d'œufs	Caractéristiques	Espèces
Alécithes	Totalement dépourvus de vitellus	Mammifères placentaires
Oligolécithes	Peu de vitellus	Echinodermes (oursin), mollusques et mammifères
Mésolécithes, hétérolécithes	Charge moyenne de vitellus disposé d'une manière hétérogène selon un gradient vitellin	Amphibiens, céphalopodes (mollusques : seiche, calamar)
Mégalécithes, Télolécithes	Vitellus très important réparti dans presque tout le cytoplasme	Reptiles, oiseaux et poissons
Mégalécithes, centrolécithes	Vitellus important occupe le centre autour du noyau alors que le cytoplasme formatif est périphérique	Insectes

En général, le gamète femelle est une cellule de grande de taille. Son diamètre varie entre 100 microns à quelques centimètres chez les oiseaux. Sa surface membranaire dite plasmalemme se soulève et forme de fines et nombreuses microvillosités dont la densité augmente au cours de la folliculogénèse.

Le cytoplasme des ovocytes est abondant et se distingue par :

- Un cytoplasme formatif : qui comporte le noyau et les organites cellulaires et qui est presque ou totalement dépourvu de vitellus. Ce dernier est exclusif et important chez les mammifères alors que, chez les oiseaux, il est réduit à une zone corticale périphérique et à une autre discoïdale, formant le disque germinatif.
- Un cytoplasme nutritif : qui correspond au vitellus qui peut être quantitativement plus ou moins important et sa répartition différente selon l'espèce animale.

L'ovocyte est une cellule qui n'a pas terminé sa maturation nucléaire et qui reste entourée de ses enveloppes. Très différente du gamète mâle, elle est entourée d'une couche de glycoprotéines : la zone pellucide et de cellules granuleuses (des cellules folliculaires), qui constituent : la corona radiata (figure 11).

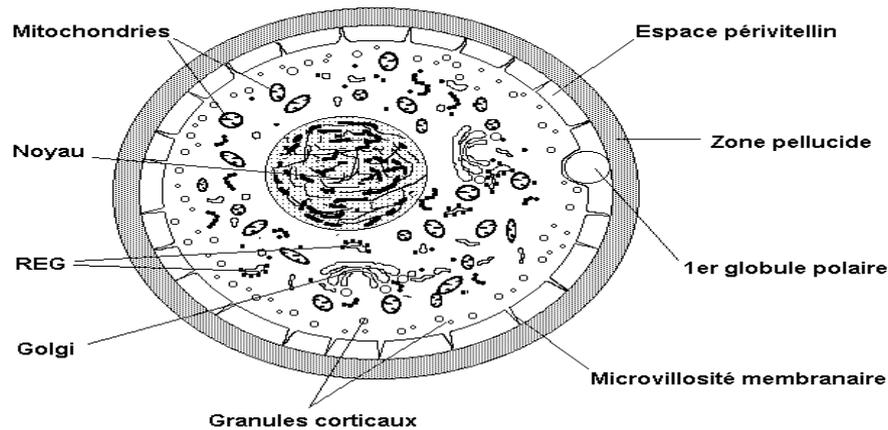


Figure 11 : Ovocyte II (Anonyme 4, 2022)

II.4 PHASES DU CYCLE OVARIEN : PHASE FOLLICULAIRE, OVULATION ET PHASE LUTEALE

Le cycle est le résultat de variation hormonale qui influence les tissus sensibles aux œstrogènes et à la progestérone.

Chez la femelle, le cycle sexuel est interrompu pendant la gestation et la lactation ; il se compose de 2 phases :

-**Phase folliculaire** : au début du cycle, le taux d'hormones circulantes (œstrogènes-progestérone) est faible ; la production de FSH et LH est alors stimulée. La FSH agit sur l'ovogenèse, donc sur la sécrétion d'œstrogènes dont l'augmentation dans le sang provoque une libération massive de LH qui entraîne la rupture du follicule et la ponte.

-**Phase lutéale** : la LH stimule la transformation du follicule déhiscent en corps jaune. La thèque pénètre dans la granulosa dont les cellules se chargent en lipides, l'ensemble présente alors les caractères d'une glande endocrine en produisant beaucoup de progestérone ainsi que d'œstrogènes.

- **Ovulation** : chez la plupart des mammifères, l'ovulation est spontanée : elle a lieu en l'absence de mâle à des intervalles de temps réguliers caractéristiques de l'espèce. Deux types de cycles sont distingués : le cycle œstral et le cycle menstruel.

- **Cycle œstral** est caractérisé par l'apparition périodique d'un comportement d'œstrus ou d'acceptation du mâle pendant la période qui précède l'ovulation (chez tous les mammifères sauf les primates), le cycle exprime l'intervalle qui sépare deux œstrus donc deux ovulations.

- **Cycle menstruel** : chez les primates et l'espèce humaine, les femelles acceptent de s'accoupler en dehors du moment de l'ovulation, il n'y a pas d'œstrus caractérisé. Au cours de ce cycle, l'activité cyclique des ovaires se manifeste par l'apparition périodique d'un saignement utérin ou menstruation. L'œstrus et la menstruation caractérisent respectivement le début du cycle œstral et le début du cycle menstruel. L'ovulation a lieu au début du cycle œstral et au milieu du cycle menstruel.

II.4.1. Différentes phases du cycle

Au niveau de l'ovaire : il y a 4 phases successives

- **Pré-œstrus** : période de croissance du follicule (phase folliculinique) FHS+++ et LH+, se traduisant par sécrétion croissante d'œstrogènes.
- **œstrus** : œstrogène +++, la femelle accepte le mâle, fin de l'œstrus, rupture du follicule de De Graaf, FSH +, LH ++++.
- **Post œstrus** : épanouissement du corps jaune qui secrète la progestérone avec installation d'un état pré gravidique de l'utérus.
- **Diaœstrus** : phase la plus longue caractérisée par le repos sexuel et la régression du corps jaune.

I.3. PRINCIPES D'ORGANISATION FONCTIONNELLE (HORMONES OVARIENNES)

Après l'ovulation, les parois du follicule et les thèques s'effondrent et se plient, ils se transforment en corps jaune, structure glandulaire qui secrète surtout la progestérone et un peu d'œstrogènes.

- Si l'ovocyte est fécondé, le corps jaune ne dégénère pas et sous l'effet des HCG dont l'effet est analogue à celui de la LH, il augmente de taille pour former le corps jaune gravidique ou le corps jaune gestatif et accroît sa production hormonale (surtout la progestérone).

- Si l'ovocyte n'est pas fécondé, le corps jaune dégénère à la fin du cycle (lutéolyse); ce corps jaune de menstruation ou corps jaune cyclique laisse une cicatrice tissulaire dans l'ovaire : c'est le corpus albicans ou corps blanc.

- **Progestérone**

C'est un produit synthétisé en grande partie par le corps jaune (par les cellules de la granulosa) ; la progestérone a la propriété de provoquer la dentelle utérine et le maintien de la gestation, la synthèse des progestagènes peut également avoir lieu par le placenta et les corticosurrénales.

- Œstrogènes

Les œstrogènes sont un groupe de substance à constitution chimique variée possédant tous la propriété commune de faire apparaître les signes de l'œstrus (chaleurs chez les animaux). Ceux sont des hormones sécrétées par les cellules de la thèque interne. Les œstrogènes stimulent la prolifération des cellules de la granulosa et la maturation ovocytaire et leur concentration élevée dans le sang provoque l'apparition du pic de LH.

- Inhibine

Elle est sécrétée par les cellules folliculaires durant la phase folliculaire et par le corps jaune en phase lutéale. Elle inhibe la sécrétion de FSH.

- Androgènes

Elles sont sécrétées en infimes parties par la thèque interne des follicules.

CHAPITRE II : ETAPES DU DEVELOPPEMENT 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.

II.1. PREMIERE SEMAINE DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

II.1.1. 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.

A. 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).

B. 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 12). 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.

- 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.

- 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 à 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.

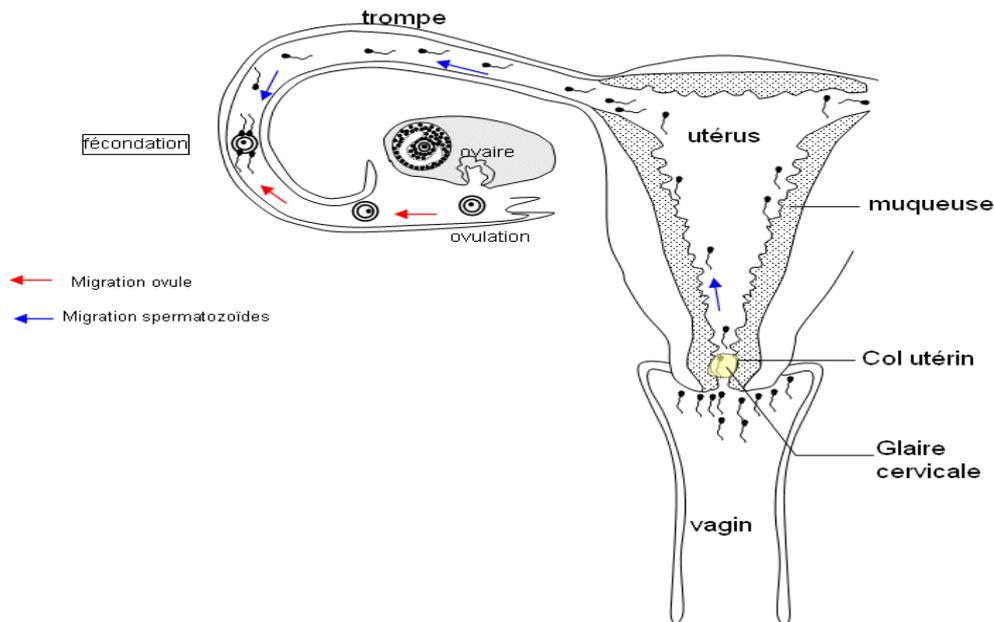


Figure 12 : Transport des spermatozoïdes lors de la fécondation (Gallien, 2005)

C. 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.

D. Stades de la fécondation

- 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.

- 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°13).

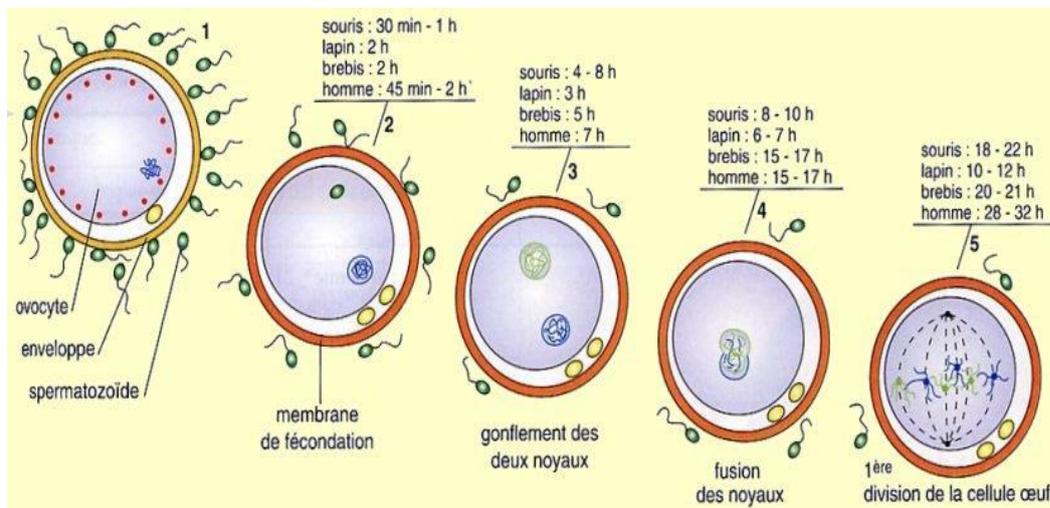


Figure 13 : Etapes de la fécondation (Anonyme 6, 2022)

II.1.2. 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.

A. 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.

- 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**.

- *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-télocécithes et mégalécithes-centrolécithes.

- *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.

- *Mammifères*

Les œufs des mammifères sont alcécithes. 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 (Figure 14).

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 (Figure14).

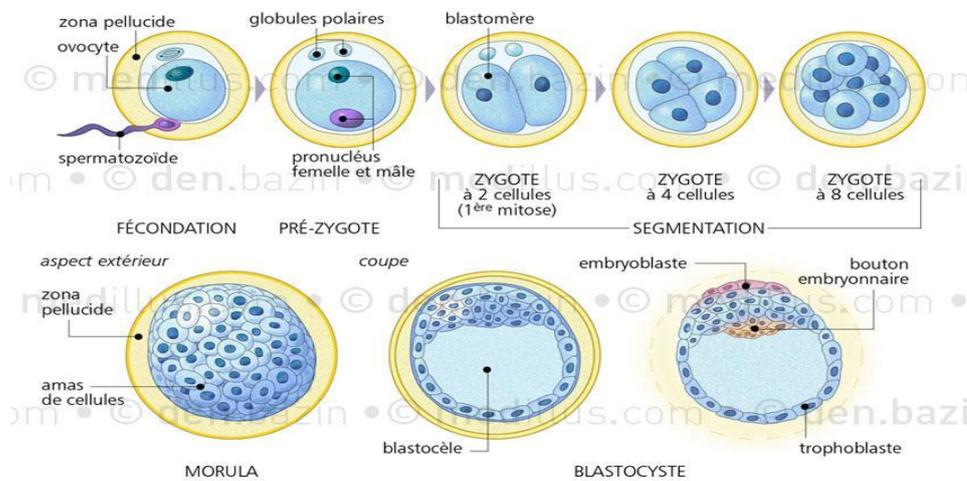


Figure 14 : Segmentation (Medillus, 2013)

- 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 32cellules 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 15)

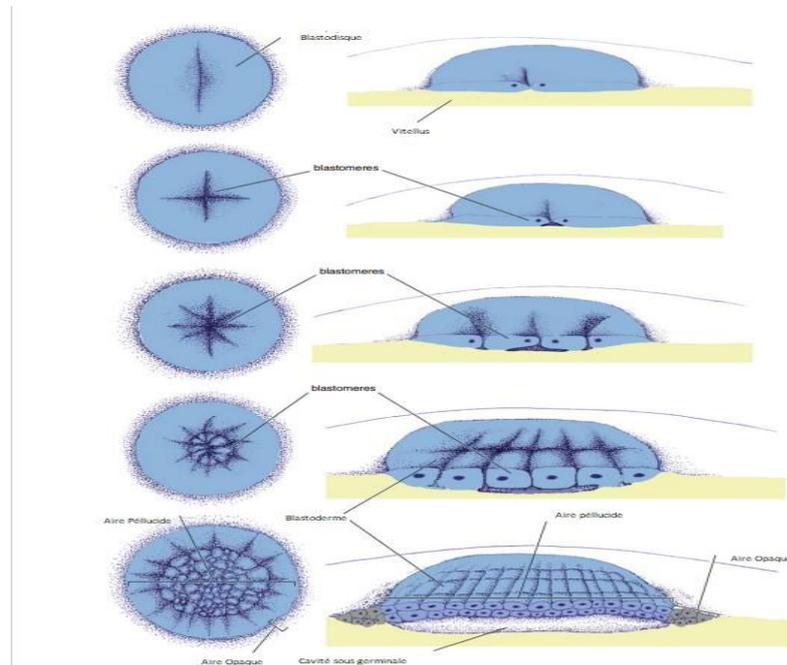


Figure 15 : Stades de clivage chez l'embryon aviaire depuis la première division de clivage jusqu'à la formation d'un blastoderme. Blastodisque vu du dessus (à gauche) et en coupe transversale (à droite) (Mcgeady *et al.*, 2017)

II.1.3. Migration de l'embryon le long des trompes et sa descente utérine

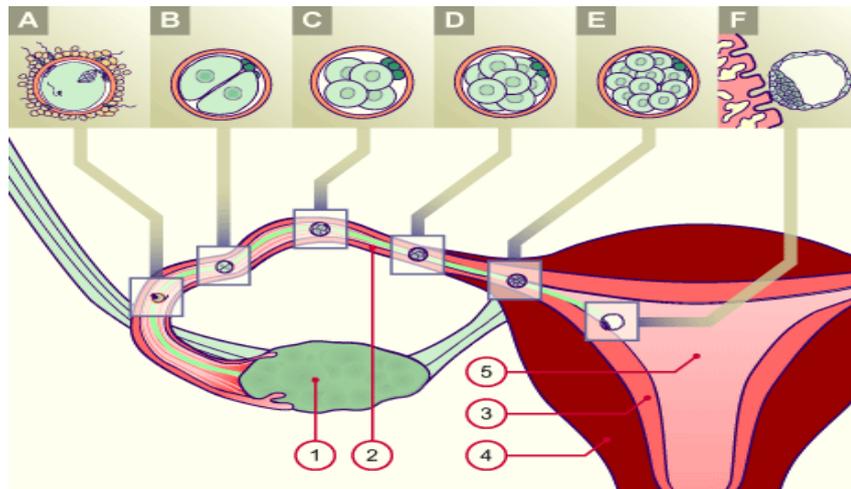
En même temps qu'il se segmente, l'œuf migre dans la trompe vers la cavité utérine du fait des contractions des cellules musculaires lisses de la paroi tubaire. Ce phénomène est facilité par la sécrétion des cellules de la muqueuse (le flux du liquide péritonéal), par les mouvements des cils en surface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

La migration se déroule selon une chronologie précise (figure 16)

- 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, du 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 16 : Migration tubaire (Anonyme 7, 2022)

II.1.4. 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.2. DEUXIEME SEMAINE DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

II.2.1 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.2.2 Rôle de l'œuf dans l'implantation

- *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.

- *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.2.3. Rôle de l'utérus

- 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.

- 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.2.4. Contrôle endocrinien dans l'implantation

- *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.

- *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 .2.5. 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.

II.2.6. pré gastrulation

Une étape intermédiaire entre la segmentation et la gastrulation caractérise les espèces qui développent des annexes embryonnaires, les Amniotes (oiseaux et mammifères), elle permet la mise en place de deux feuillets embryonnaires : l'ectoblaste et l'endoblaste : le germe est didermique. Se déroule dans l'espèce humaine du 7ème au 14ème jour. En même temps qu'intervient la nidation du fait de l'évolution du trophoblaste, le reste du blastocyste, en dedans du cytotrophoblaste, va progressivement se modifier au cours de la 2ème semaine :

- transformation du bouton embryonnaire en disque embryonnaire ;
- formation de la cavité amniotique ;
- formation du mésenchyme extra-embryonnaire, et du lécithocèle primaire ;
- évolution du mésenchyme extra-embryonnaire (apparition du coelome externe) et constitution du lécithocèle secondaire.

II.3. TROISIEME SEMAINE DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

III.3.1. Formation et évolution du disque embryonnaire

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 les 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.3.2. Principales étapes de la gastrulation : mise en place des trois feuilletts (ectoblaste, endoblaste et mésoblaste), mise en place du mésoblaste et son évolution

A- 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 17). 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.

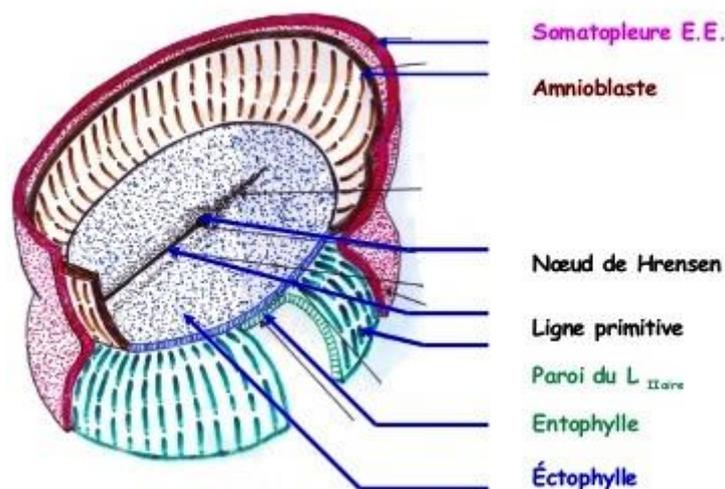


Figure 17 : Formation de la ligne primitive et le nœud de Hensen (Sissoko, 2022)

B- 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 3ème feuillet ou **mésoblaste**.

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

- En avant de l'extrémité antérieure de la chorde, 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 stomodéum, 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.

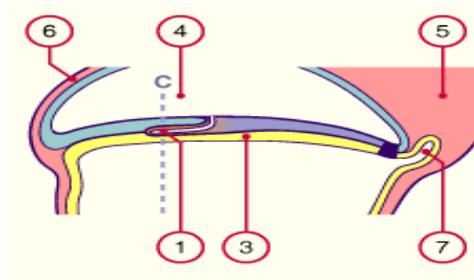
-en avant de la membrane pharyngienne et constituent l'ébauche cardiaque primitive

• **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 18), celui-ci est un cordon cellulaire plein qui se creuse ensuite en **canal chordal** (figure 19) 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 20) met temporairement en communication le lécithocèle et la cavité amniotique.



1:processus notochordal ; 2 :nœud primitif ; 3:entoblaste ; 4: cavité amniotique ; 5: pédicule embryonnaire ; MEE (mésoblaste extra embryonnaire) ; 7: allantoïde

Figure 17 : Processus chordal

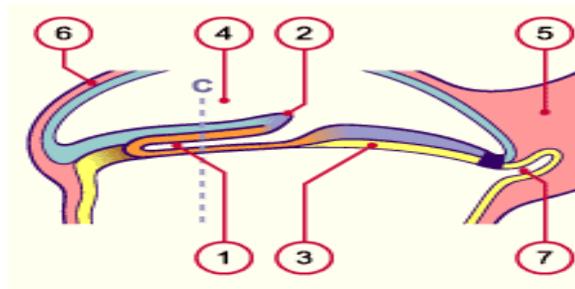
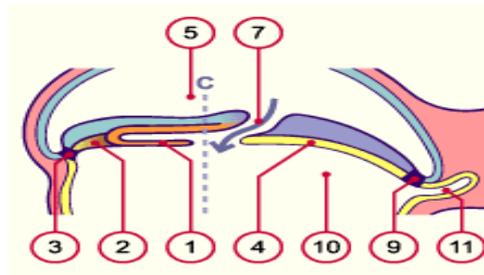


Figure 18 : Canal chordal

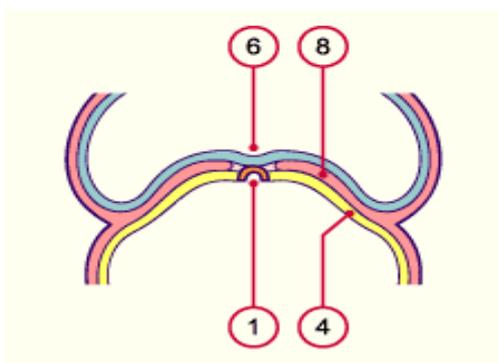


1 ; processus notochordal ; 2 : plaque préchordale ; 3 : membrane bucco-pharyngienne ; 4 : entoblaste ; 5 : cavité amniotique ; 7 : canal neurentérique ; 9 : membrane cloacale ; 10 : vésicule vitelline ; 11 : allantoïde.

Figure 19 : Canal neurentérique (Anonyme 8, 2022)

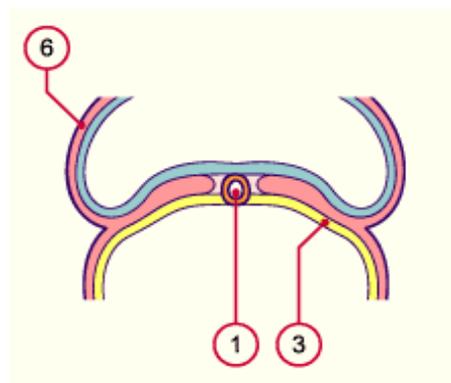
C- Troisième étape : effondrement du canal primitif et formation de la plaque chordale.

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 20), puis cette dernière s'étale sous forme de **plaque chordale** (figure 21).



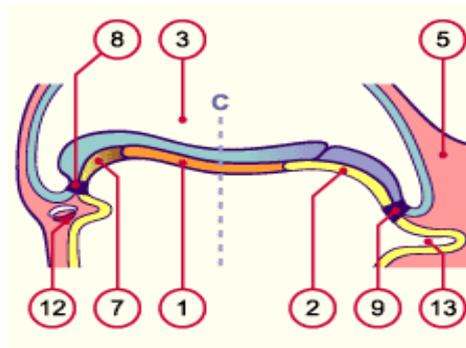
1: notochorde; 4 :entoblaste ; 6 : gouttière neurale ;

8 :mésoblaste intra-embryonnaire extra-embryonnaire MEE.



1 : nœud primitif ; 3: entoblaste embryonnaire ; 6 : mésenchyme

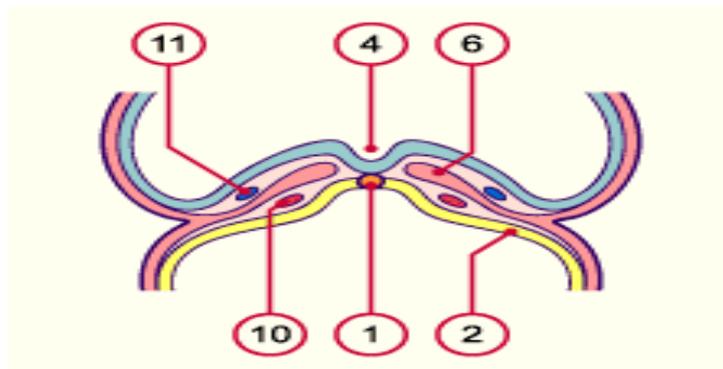
Figure 20 : Gouttière renversée (Anonyme 8, 2022)



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 21 : Plaque chordale (Anonyme 8, 2022)

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 22) et c'est le squelette primitif de l'embryon tri dermique (ou le squelette de base).



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

Figure 22 : **Notocorde** (Anonyme 8, 2022)

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.3.3. 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 nœud de Hensen, bien visible à 16 heures d'incubation (figure 23).

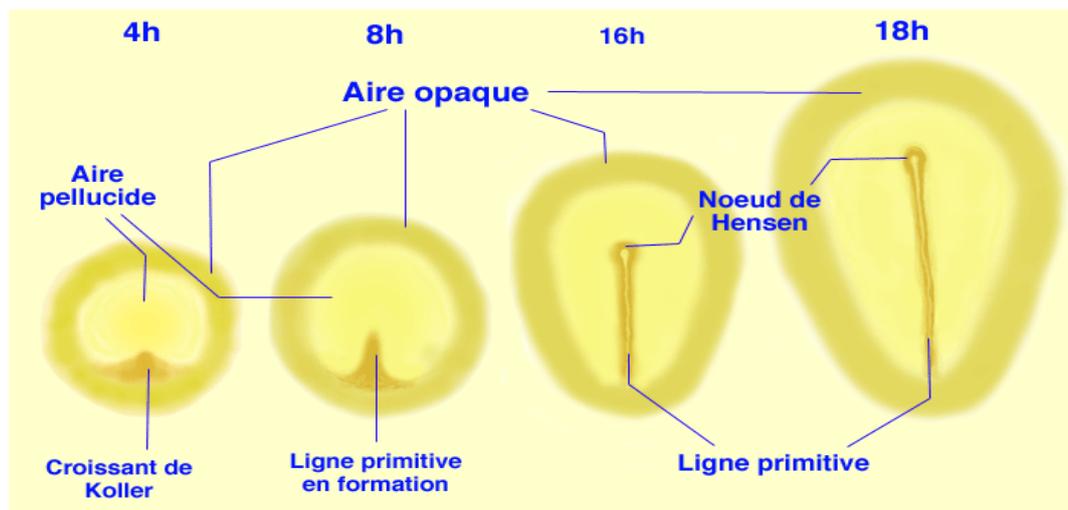


Figure 23 : Début des mouvements de la gastrulation et formation de la ligne primitive (B media,

2004)

II.4. QUATRIEME SEMAINE DU DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

II. 4.1. 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

A- 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 24).

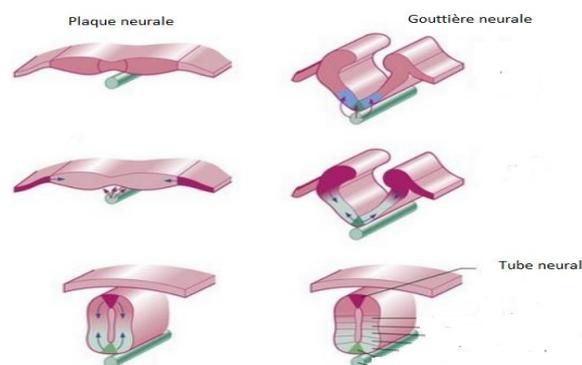


Figure 24 : Neurulation (Hyttel *et al.*, 2010)

B- Différenciation des feuilletts

Le début de l'organogenèse est marqué par l'apparition, à partir de chacun des trois feuilletts 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.

Tableau3 : Principaux dérivés des feuilletts embryonnaires (Messala *et al.*, 2020)

Feuilletts	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)

II.4.2. 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 chorale 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 feuillets 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".

A-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.

B-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°25).

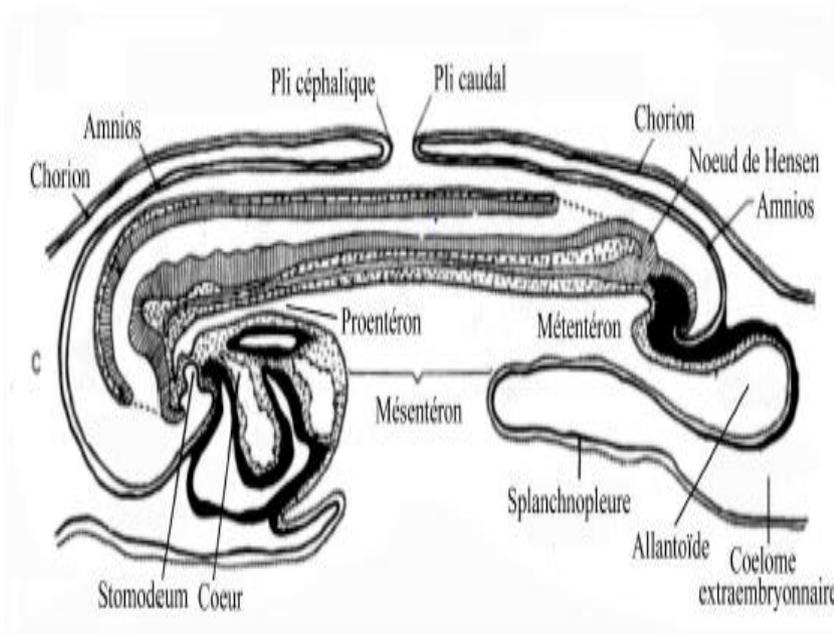


Figure N°25 : Coupe sagittale d'embryon de porc (Moens1, 2021)

C-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°26).

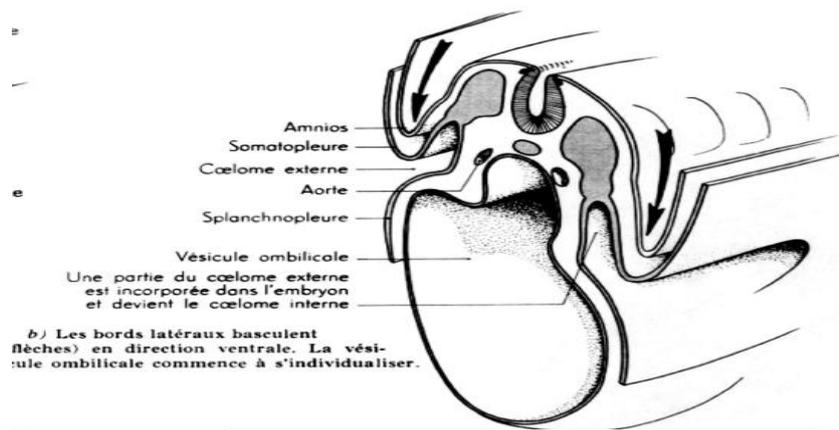


Figure N°26 : Plis latéraux (bords latéraux basculent en direction ventrale) (Moens1, 2021)

II.5 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.

II.5.1 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°27) 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).

Ce liquide peut être sécrété initialement par les cellules amniotiques mais l'essentiel provient du sang maternel, à ceux-ci s'ajoutent les urines du fœtus.

L'eau du liquide amniotique est renouvelée toutes les 3 heures.

La quantité de liquide dans l'amnios varie avec l'âge gestationnel :

- A terme : 1 litre (entre 0.5L et 2L variation normale)
- >2L : poly hydramnios (jusqu'à 10 L)
- < 0.5 L/ oligohydramnios

La vascularisation de l'amnios est assurée par les vaisseaux allantoïdiens.

L'aminogène étant la formation de la cavité amniotique, elle peut se faire soit par :

- Plissement

Cette, aminogènes se rencontre chez le lapin, chez les ongulés et chez tous les carnivores.

- Cavitation

On trouve cette amniogénèse chez la plupart des insectivores et des primates.

- Enfoncement

Chez la plupart des rongeurs : rat, souris, hamster, cobaye ;

- ***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, ou 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 ou 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.

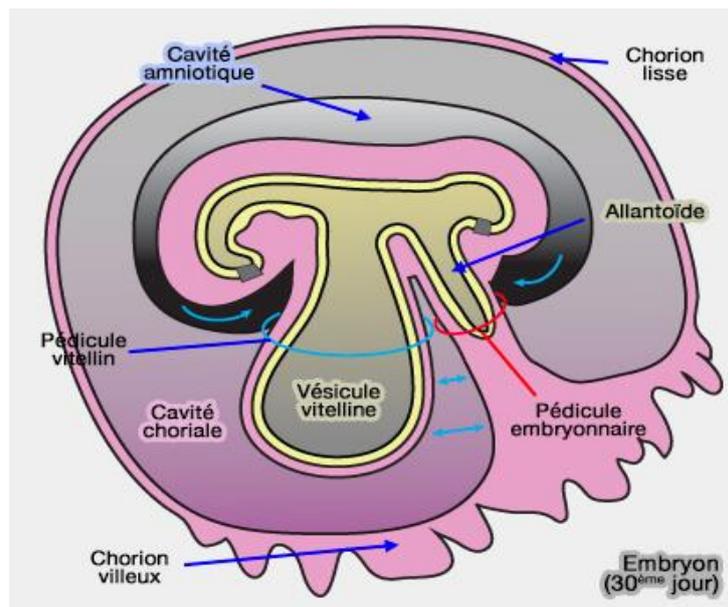


Figure N°27 : Annexes embryonnaires (Anonyme 10 , 2018)

II.5.2. 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°28). 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.

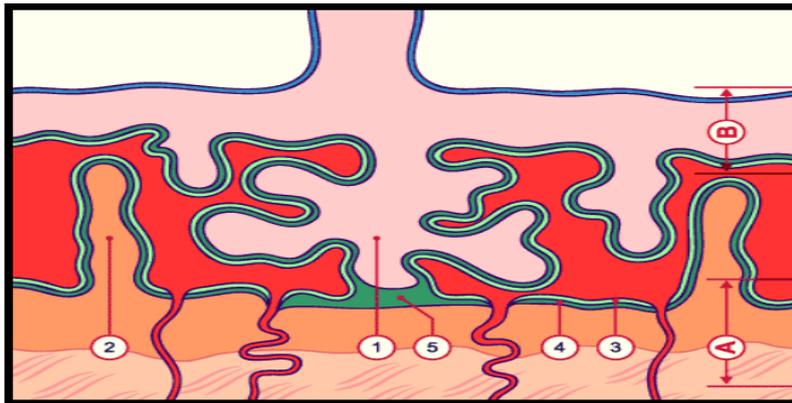


Figure N°28 : Structure du placenta (Anonyme 11, 2022)

II.5. 3 Différents types de placenta

A. 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 cotylédonaire***

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 29).

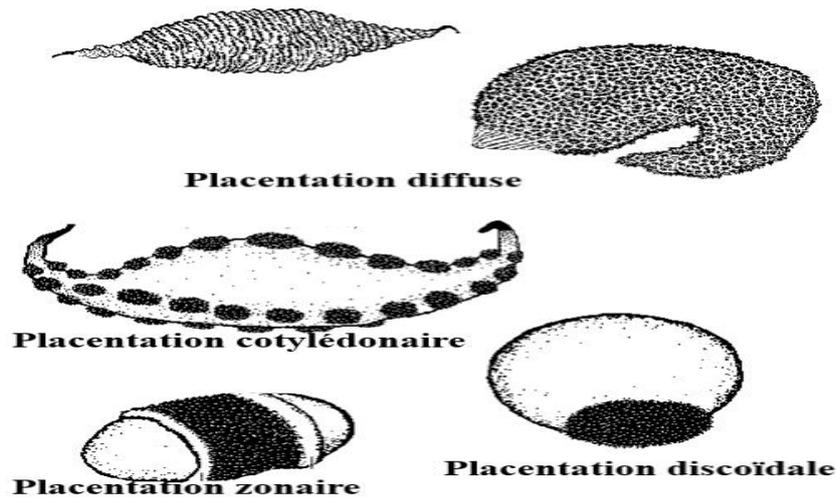


Figure 29 : Types de placentations selon la disposition des villosités (Fletcher T.F., Weber AF, 2013)

B. 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 hémo-choriale (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.

II.5.4. 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 conjonctivo-chorial des ruminants.

- ***Mammifères déridés***

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'hémo-chorial.

- ***Mammifères contridés***

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

II.5.5 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 y'a 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.

II.6. CIRCULATION FŒTO-MATERNELLE

La circulation fœtale est transitoirement adaptée à la vie in utéro. 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.

II.6.1. 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 chorales.

Les villosités chorales 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 (figure30).

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.

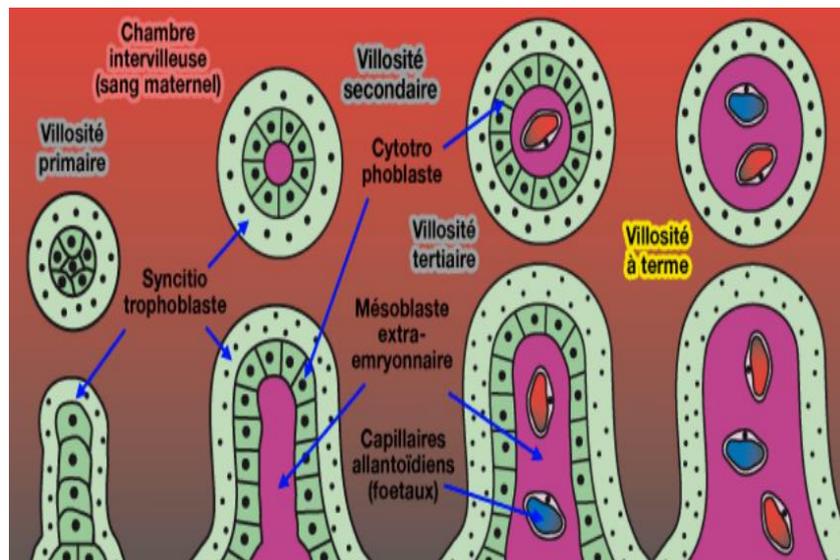


Figure 30 : Villosités chorales (Anonyme 10, 2018)

II.6.2. Echanges foeto-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).

II.6.3. 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 gauche, 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 32).

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

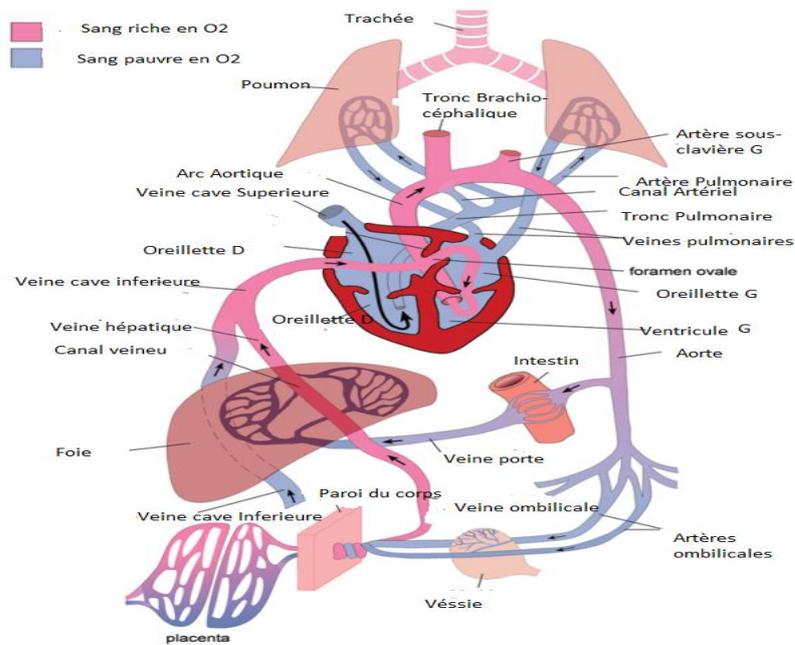


Figure 31 : Circulation fœto-maternelle (Mcgeady *et al.*, 2017)

II.7. GESTATION GEMELLAIRE

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

II.7.1 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.

II.7.2 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 monochoriaux, 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.

II.7.3 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 gestations gémellaires.

CHAPITRE III : FORMATION DE L'APPAREIL DIGESTIF

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.

III. 1. ETAPES DE FORMATION DE L'APPAREIL DIGESTIF

III. 1. 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 (figure 32).

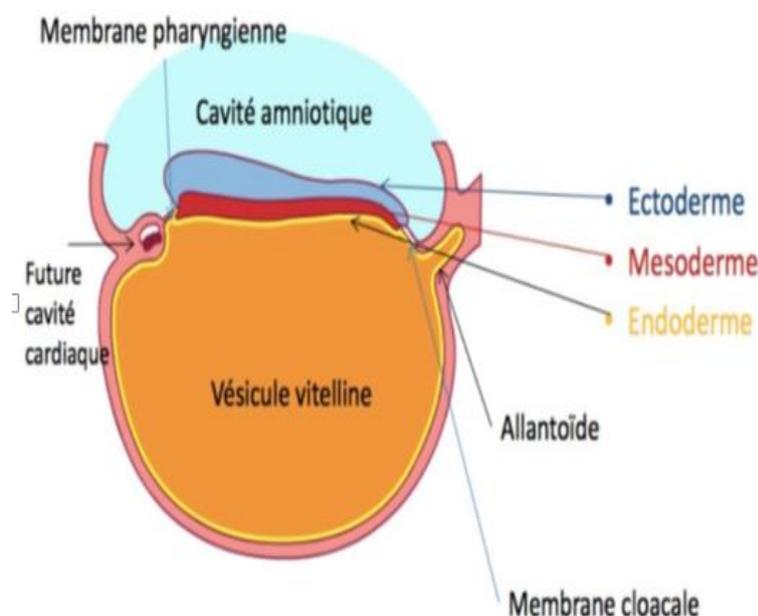


Figure 32 : Feuillet de l'intestin primitif (Marnissi, 2019)

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** (figure 33).

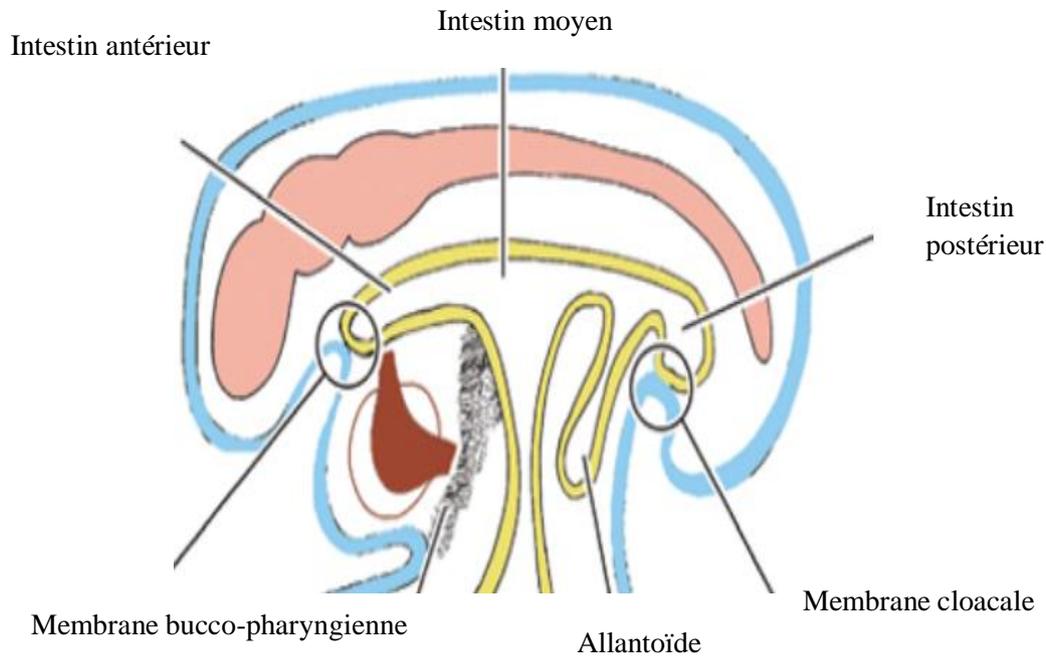


Figure 33 : Coupe longitudinale d'un embryon avec les trois parties du tube digestif primitif (Mcgeady *et al.*, 2017)

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 (figure 56).

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

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

l'embryon. La partie crâniale du tractus tapissée de l'endoderme 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).

III.1.2. 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 (laryngotrachéalérainure), 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 deux courbures gastriques (grande et petite)

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 il 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 et selon les espèces (figure 34).

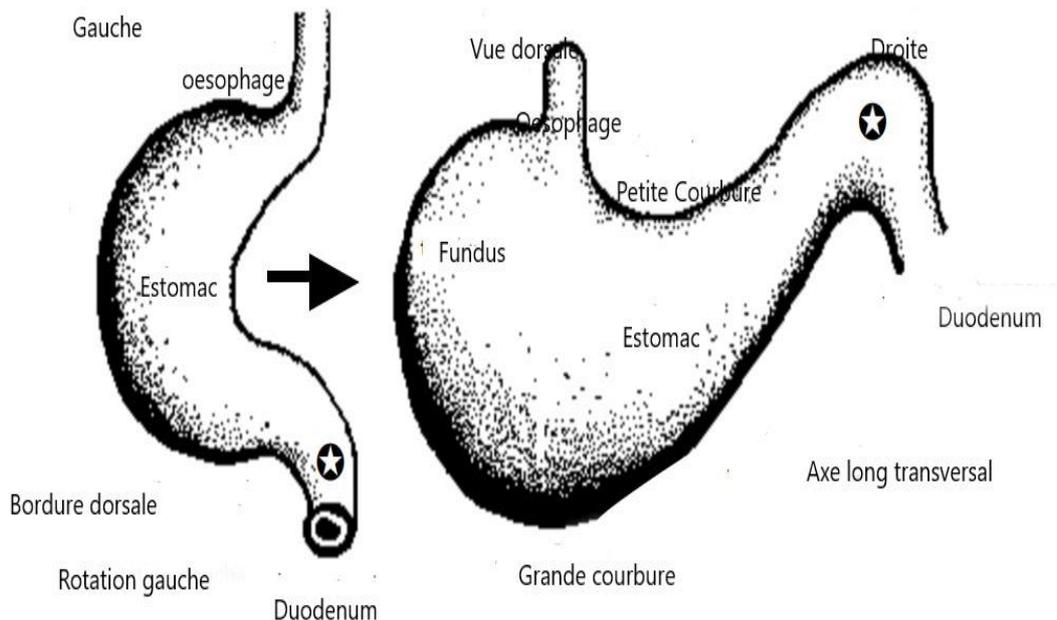


Figure 34 : Développement de l'estomac simple (Fletcher et Weber, 2013)

-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 celui de l'estomac simple (figure 35), 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 se pose sur le dessus de la caillette et le réticulum est crânial.

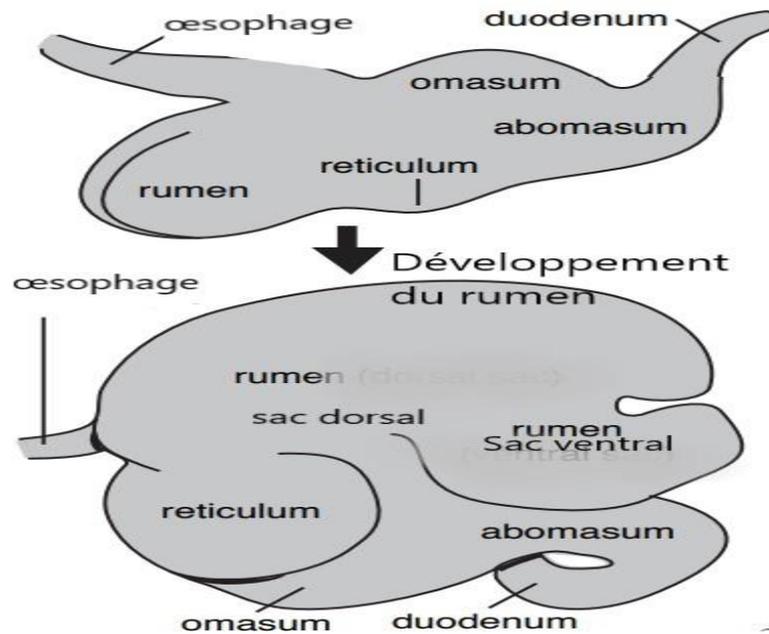


Figure 35 : Développement du rumen (Fletcher et Weber, 2013)

-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 cœcal 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 coelome 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 crânial descendant et d'un membre caudal ascendant (Figure36) ; comme l'embryon grandit, l'anse retourne dans le coelome embryonnaire (cavité abdominale).

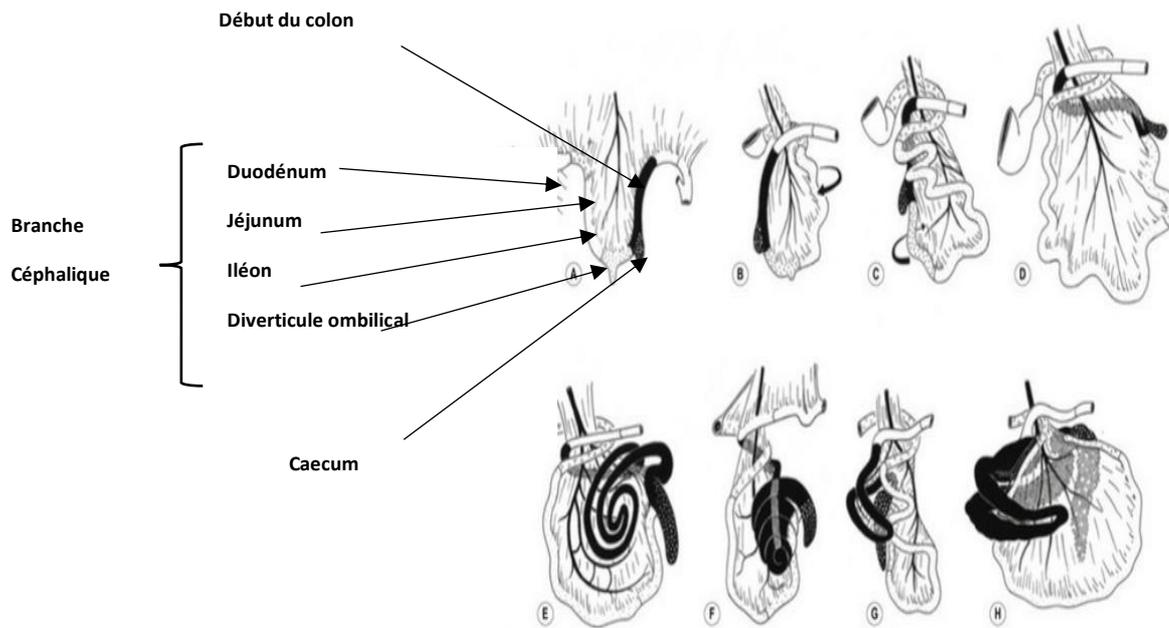
-La boucle qui s'allonge tourne de 360° autour de l'artère mésentérique supérieure dans le sens anti-horlogique (la liberté de la rotation est le résultat de la réduction du sac vitellin). Ces rotations se terminent quand la hernie ombilicale se résout.

- 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 36 : 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 urorectal) 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 feuilletts 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 37).

- 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

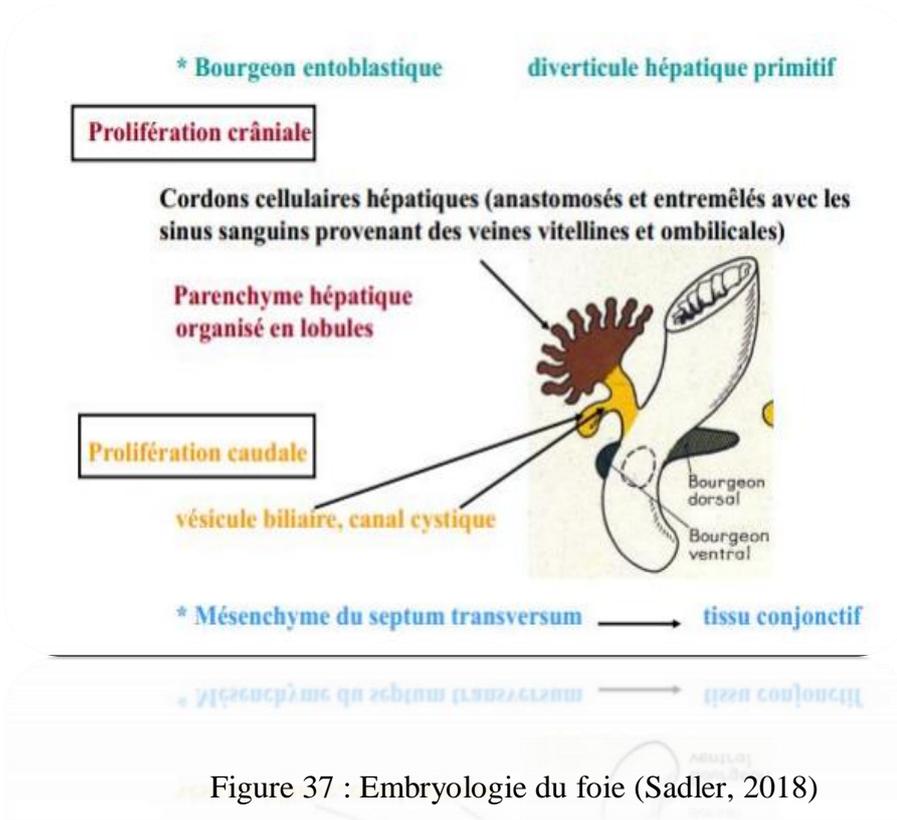


Figure 37 : Embryologie du foie (Sadler, 2018)

- 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 38).
- 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.

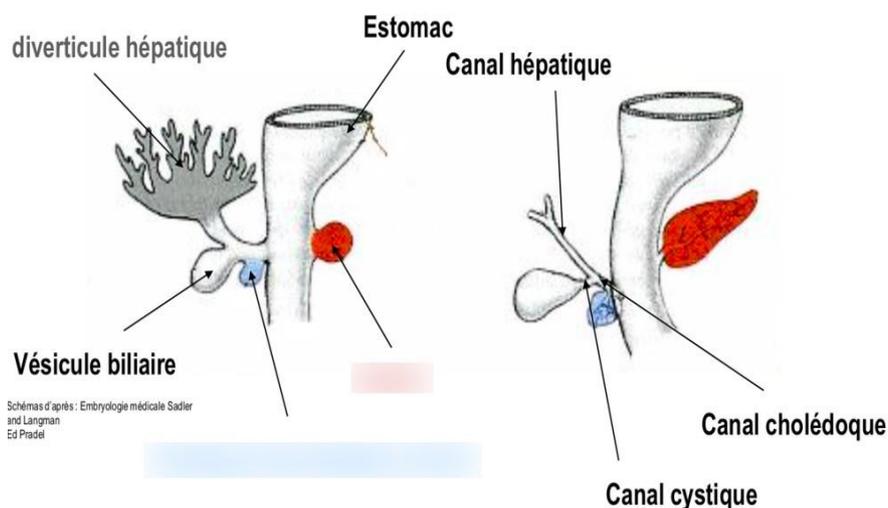


Figure 38 : Formation de la vésicule biliaire (Sadler, 2018)

• 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 39).

• 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

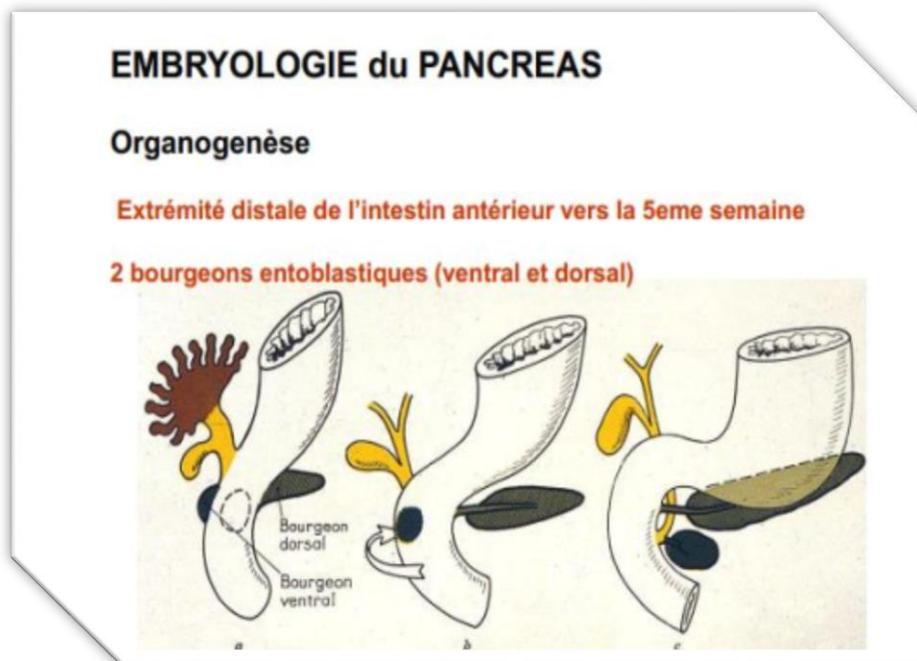


Figure 39 : Embryologie du pancréas (Sadler, 2018)

K-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 **més**, 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.

III.2.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.

III.2.1.Megaœsophage 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'avalier. Il régurgite sa nourriture aussitôt après le repas. Ce trouble se manifeste parfois au cours des premiers repas solides de l'animal.

III.2.2.Achalasie 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.

III.2.3. Fistule trachéo-œsophagienne

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

III.2.4. Sténose du cardia et du pylore

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

III.2.5. 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.

III.2. 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.

CHAPITRE IV : EMBRYOLOGIE DE L'APPAREIL RESPIRATOIRE

Le système respiratoire comprend : la cavité nasale, le pharynx, le larynx, la trachée et les poumons.

L'épithélium de revêtement de la cavité nasale provient de l'ectoderme, cette muqueuse du reste du système respiratoire provient de l'endoderme.

Chez les mammifères, le système respiratoire est constitué d'une partie conductrice de gaz qui comprend : les narines, les cavités nasales, les sinus para nasaux, le pharynx, le larynx, la trachée, les bronches et les bronchioles et d'une partie où s'effectuent les échanges des gaz respiratoires qui comprennent les bronchioles respiratoires, les canaux alvéolaires, les sacs alvéolaires et les alvéoles.

L'ensemble de l'appareil respiratoire se développe à partir du **diverticule respiratoire** (bourgeon pulmonaire) qui dérive de **l'intestin primitif antérieur** à la **quatrième semaine**.

Le revêtement **épithélial** du larynx, de la trachée, des bronches et des poumons est entièrement d'origine **entoblastique**.

-Les éléments **cartilagineux** et **musculaires** de la trachée et des poumons et le tissu conjonctif, sont d'origine **mésoblastique**, provenant de la splanchnopleure qui entoure l'intestin antérieur.

VI.1. DEVELOPPEMENT DES VOIES AERIENNES

VI.1.1. Narines et fosses nasales

Le développement des **cavités nasales** débute avec la formation des **placodes olfactives**. Celles-ci sont très vite entourées d'un repli dérivé du processus fronto-nasal sous forme de deux gouttières olfactives. Ces gouttières se creusent pour former deux invaginations : les **sacs nasaux**. Les ouvertures de ces sacs nasaux sont les **futures narines**. Au fond de ces deux cavités aveugles, la paroi dégénère ventralement et une large communication s'établit entre chacun de ces sacs et la cavité buccale. Cette communication est ensuite réduite par la croissance des deux processus palatins des arcs maxillaires et du septum nasal qui finissent par fusionner sur le plan médian.

La fusion des deux proéminences nasales médiales forme le palais primaire et celle de ces trois lames mésodermiques, le palais secondaire. Les palais primaire et secondaire s'ossifient crânialement pour former le palais dur qui fusionne avec le septum nasal. La cavité buccale et les deux cavités nasales sont ainsi séparées. Caudalement, le palais reste mou et ne fusionne pas avec le septum nasal. De cette absence de fusion résultent deux ouvertures entre les cavités nasales et le pharynx : les **choanes**.

Les parois des cavités nasales émettent ensuite des reliefs longitudinaux qui les compartimentalisent: ce sont les cornets, séparés par les méats.

Les **sinus paranasaux** se forment, à partir d'invaginations de l'épithélium, des cavités nasales qui s'étendent progressivement dans l'épaisseur des os en formation. Les sinus maxillaires se ramifient pour donner les **sinus frontaux**. Ces sinus sont à peine formés à la naissance et continuent de se développer au cours de la croissance.

L'organe voméro-nasal est une invagination tubulaire de la muqueuse nasale au niveau de la partie rostrale du septum nasal. Les cellules épithéliales de cet organe se différencient en cellules neurosensorielles dont les axones rejoignent le nerf olfactif. Deux autres zones de la muqueuse nasale, dérivées directement des placodes olfactives se transforment en deux zones neurosensorielles, au niveau de la muqueuse du cornet ethmoïdal. Les axones de ces muqueuses olfactives forment les deux nerfs olfactifs.

VI.1.2.DIVERTICULE RESPIRATOIRE

Le diverticule respiratoire apparaît à la 4ème semaine sous la forme d'une gouttière de la face ventrale de l'intestin antérieur dans sa partie caudale.

VI.1.2.1 Larynx, trachée et poumons

A. Larynx

Initialement, le diverticule respiratoire s'ouvre largement dans l'intestin antérieur, dans sa partie crânienne et caudalement par rapport au pharynx se développe le sillon **laryngo-trachéal**.

Le larynx et la trachée dérivent de la partie caudale du plancher du pharynx. Un sillon apparaît entre les deux gonflements laryngés. Ce sillon se transforme en une gouttière dont l'extrémité caudale croît en doigt de gant dans le mésoderme sous-jacent. Les reliefs laryngés fusionnent pour former le **septum œso-trachéal** qui transforme la gouttière en un tube aveugle dont l'extrémité rostrale s'ouvre dans le plancher du pharynx (figure 40)

L'extrémité aveugle de ce diverticule progresse caudalement et ventralement pour former la **trachée** et se divise ensuite en deux **bourgeons pulmonaires symétriques**.

Les cartilages laryngés dérivent des gonflements laryngés et épiglottique et donc des arcs branchiaux, plus particulièrement les arcs IV et V.

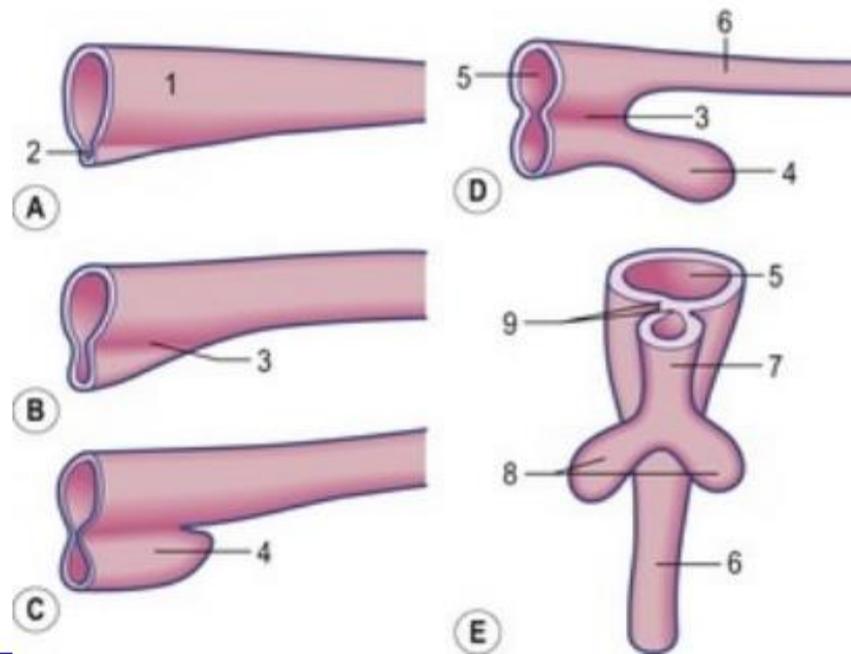


Figure 40 : Développement du diverticule respiratoire (McGaedyet al. (2006).

1 : Intestin antérieur, 2 : Sillon laryngo-trachéal, 3 : Sillon laryngo-œsophagien;

4 : Diverticule respiratoire ; 5 : Pharynx ; 6 : Primordium de l'œsophage ; 7 : Primordium de la trachée; 8 : Primordiaux des bronches principales ; 9 : Septum trachéo-œsophagien.

B. Trachée et poumons

Le larynx en développement s'ouvre caudalement sur la **trachée primitive** qui se développe rapidement en direction caudale et qui développe des **bourgeons bronchiques bilobés** qui grandissent pour former les futures **bronches principales**.

La trachée et les bourgeons pulmonaires s'allongent et croissent entre l'intestin antérieur et le massif cardiaque, au sein du médiastin embryonnaire.

IV.2.FORMATION DU PARENCHYME PULMONAIRE

Le parenchyme pulmonaire se constitue progressivement autour des voies aériennes, ce qui conduit à décrire quatre périodes successives qui se chevauchent selon le stade de développement et l'aspect histologique (figure 41).

IV.2. 1. Période pseudo-glandulaire

Les bourgeons se ramifient en bronches secondaires, tertiaires ... A ce stade, le développement de l'arbre respiratoire ressemble à celui d'une glande et est qualifié de **pseudo-glandulaire**.

IV.2.2. Période canalaire

La ramification pulmonaire se poursuit jusqu'au niveau des bronchioles et aboutit à un tissu pulmonaire recouvert de plèvre viscérale, occupant de plus en plus la cavité pleurale (apparition des canaux alvéolaires).

IV.2.3. Période du «sac terminal»

Les extrémités aveugles se dilatent en saccules à parois minces, les alvéoles pulmonaires. C'est le **stade terminal ou alvéolaire**.

VI.2.4. Période alvéolaire

Elle se caractérise par la constitution des **sacs alvéolaires définitifs** et l'augmentation progressive du volume pulmonaire. Les ramifications bronchiques continuent à se produire dans toute la période fœtale et dans la période postnatale.

Les espaces très réduits restant entre les alvéoles sont occupés par les restes du mésenchyme qui va donner un tissu conjonctif fin (à la trachée et aux poumons), l'interstitium, où cheminent les vaisseaux sanguins.

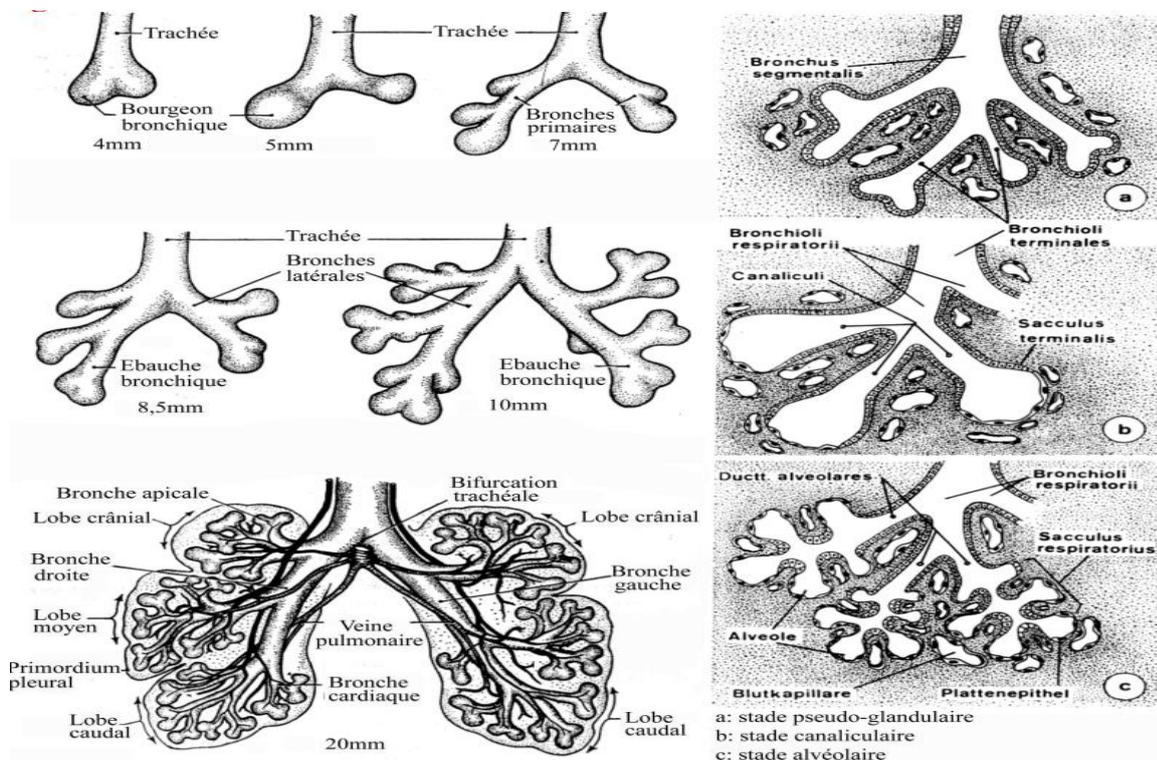


Figure 41 : Développement de la trachée et des poumons (Moens 2, 2021)

IV.3. ANOMALIES DU SYSTEME RESPIRATOIRE

Les anomalies congénitales du système respiratoire sont rares, on note les plus importantes et les plus rencontrées :

IV.3.1.Fistule trachéo-œsophagienne

Elle résulte d'une malformation du septum trachéo-œsophagien qui ne sépare pas complètement la trachée et l'œsophage. Elle se situe en arrière du larynx et engendre des erreurs de lieu (nourriture dans l'arbre respiratoire) et finalement de la détresse respiratoire.

IV.3.2. HYPOPLASIE DE LA TRACHEE OU STENOSE TRACHEALE

Elle peut être localisée ou intéresser toute la trachée. La sévérité des symptômes dépend de la gravité du rétrécissement qui culmine avec l'absence d'un segment trachéal (aplasie) qui empêche toute respiration.

IV.3.3.HYPOPLASIE PULMONAIRE

C'est l'anomalie la plus fréquente. Elle est généralement associée à une hernie diaphragmatique, avec les organes abdominaux herniés en la cavité thoracique interférant avec la croissance pulmonaire (hernie diaphragmatique, déformation du squelette thoracique..).Elle est le plus souvent due à un empêchement physique du développement des poumons.

Le degré d'insuffisance du développement pulmonaire règle la sévérité des symptômes (de l'absence de symptômes à la détresse respiratoire rapidement mortelle).

CHAPITRE V : EMBRYOLOGIE DE L'APPAREIL URINAIRE

Le développement du système urinaire commence dès les premiers stades de la vie embryonnaire. Le système urinaire est formé à partir des cellules mésodermiques qui se développent dans les régions lombaires du corps.

Le système urinaire ou tractus urinaire est constitué des reins, des uretères, de la vessie et de l'urètre. Chez le mâle, ce dernier composant est également une partie du système génital. Il est responsable de la production, du stockage et de l'élimination de l'urine du corps.

V.1.FORMATION DE L'APPAREIL URINAIRE

V.1.2. Formation des reins

Les reins sont des glandes parenchymateuses tubulaires mixtes : leur unité anatomique et fonctionnelle est le néphron ; ils possèdent des fonctions endocrine et exocrine.

L'édification de l'appareil urinaire passe chez l'embryon des Mammifères par trois grandes périodes :

Un **pronéphros** est le rappel d'un rein primitif, il est suivi par un **mésonephros** lui-même remplacé à son tour par le **métanéphros**, rein définitif dont les voies d'excrétion sont complétées par le développement de la vessie et la différenciation du sinus uro-génital.

Ces trois types de reins sont constitués d'un assemblage d'unités fonctionnelles microscopiques appelées **néphrons** (figure 42). Ceux-ci sont composés d'un glomérule qui filtre les constituants du plasma et d'un tube urinaire tortueux qui modifie et évacue le liquide excrété.

La formation des reins chez les mammifères, la néphrogénèse, s'effectue à partir du néphrotome (ou mésoderme intermédiaire), elle commence par l'apparition successive de trois générations d'ébauches rénales : le pronéphros, le mésonephros et le métanéphros. Leur structure est de plus en plus complexe. Chez les amniotes (mammifères, oiseaux, reptiles), seul le troisième rein persiste chez l'adulte, les deux premiers dégénèrent. Les vestiges du mésonephros participent à la mise en place du système génital.

Chez la plupart des anamniotes (amphibiens et poissons), c'est le second rein qui fonctionnera chez l'adulte. Le premier dégénère et le troisième n'apparaît pas. Seuls quelques poissons primitifs ne développent que le premier rein.

Ces primordiums apparaissent dans une vague antéro-postérieure de différenciation cellulaire dans ce qu'on appelle le cordon néphrogénique qui fait partie de la plaque urogénitale. À mesure que ces primordiums se développent, leurs canaux excréteurs deviennent localisés parallèlement au cordon néphrogénique. Le conduit associé au deuxième primordium rénal, le mésonéphros, devient particulièrement bien développé et est référé appelé canal mésonéphrique ou wolffien.

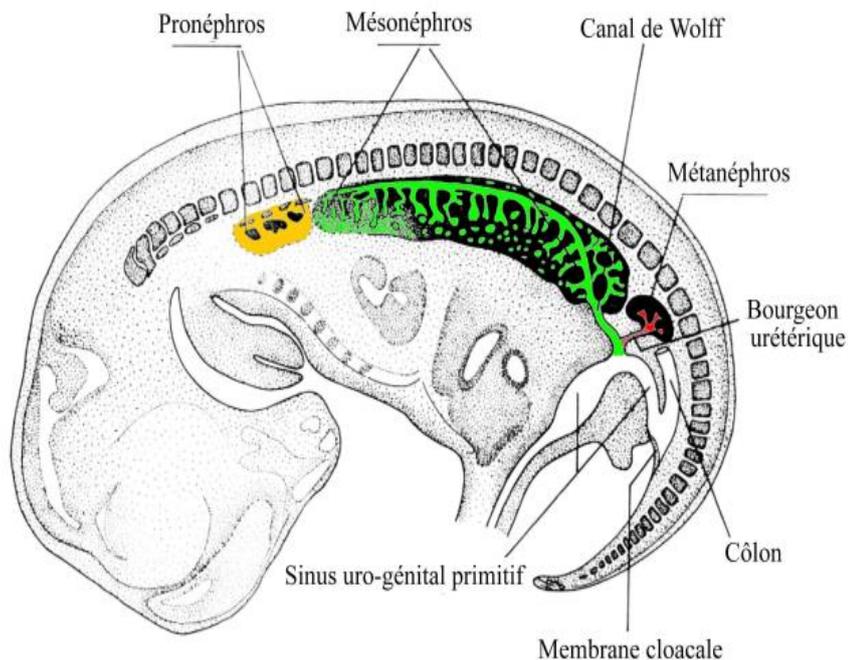


Figure N°42 : Reins successives qui se forment au cours du développement embryonnaire des mammifères (Moens 2, 2021)

A. *Pronéphros*

Se développe dans la 2^{ème} semaine, à partir du **mésoderme intermédiaire** qui donne des cordons néphrogènes, situé entre le mésoderme para-axial dont dérivent les somites et celui de la lame latérale, qui fournit les parois du cœlome (figure 43).

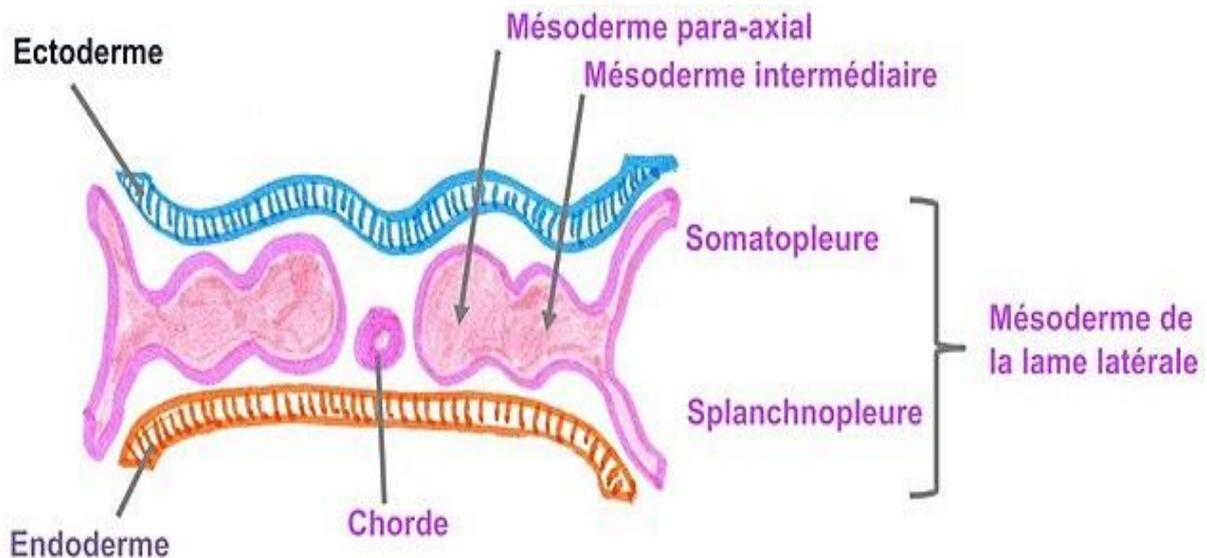


Figure 43 : Segmentation du mésoblaste (Anonyme 5, 2022)

Le premier rein à apparaître est le rein pronéphrotique ou pronéphros. Il provient du néphrotome situé à hauteur des premiers somites.

Chez la plupart des mammifères, le pronéphros est rudimentaire et se compose de sept ou huit paires de tubules pronéphrotiques qui apparaissent brièvement au niveau des somites sept à 14. Dans le mésoderme intermédiaire, un canal pronéphrotique se développe et grandit caudalement jusqu'au cloaque. C'est le **conduit pronéphrotique** (ou pronéphrotique ou canal de Wolff ou uretère primaire). A hauteur de chaque somite, le tubule pronéphrotique vient s'aboucher dans ce conduit pronéphrotique. Ce pronéphros est transitoire et des tubules fonctionnels ne se forment jamais chez l'embryon de mammifère.

B. Mésonéphros

Apparaît à la 4^e semaine de développement avant même la régression du pronéphros et provient du mésoderme intermédiaire des somites 9 à 20. Chacun des néphrotomes qui le constituent s'allonge pour donner un cordon qui, en se creusant, forme un tubule mésonéphrotique (70 à 80 tubules

mésonephrotiques). L'extrémité axiale de ces tubules est en contact avec des ébauches vasculaires irriguées par une branche segmentaire de l'aorte. Leurs extrémités latérales se rejoignent pour constituer, avec le reste du canal pronéphrotique, un canal unique, **le canal mésonephrotique ou canal de Wolff** (figure 44). La partie ventrale du mésonephros intervient dans la constitution de la gonade indifférenciée, dont l'évolution dépendra du sexe.

Chez les mammifères, la taille du mésonephros semble être corrélée au type de placentation. Il est peu développé chez les carnivores (placentation endothéliochoriale) et les primates (placentation hémochoriale), davantage chez la brebis (placentation syndesmochoriale) et est le plus développé chez les bovidés, les équidés et les suidés (placentation épithéliochoriale).

Ses tubules sont fonctionnels chez l'embryon de mammifère. Les métabolites (ex. urée, acide urique,...) sont extraits du sang, transportés jusqu'au cloaque par le conduit mésonephrotique et enfin déversés dans la cavité allantoïdienne. La placentation allantochoriale de nos mammifères domestiques permet à ces déchets d'être repris par la circulation sanguine allantoïdienne pour être en majorité cédés directement à l'organisme maternel via le placenta.

Le mésonephros dégénère ensuite chez les amniotes, dans le sens crânio-caudal. Il ne persistera que quelques tubules et la partie caudale du conduit mésonephrotique qui seront "récupérés" par le système génital. Une partie du mésonephros est "recyclée" dans la formation des plis pleuro-péritonéaux et donc participe à l'élaboration du muscle diaphragme.

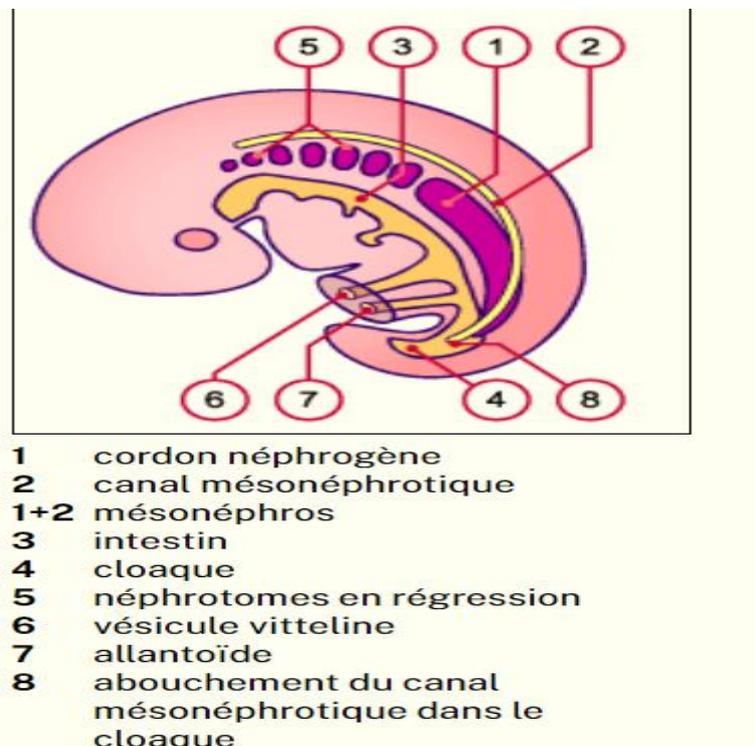


Figure 44 : Section sagittale schématisque d'un embryon d'environ 4 semaines (développement du Mésonéphros) (Anonyme1., 2024)

C.Métanéphros (blastème métanéphrogène)

C'est le **rein définitif** chez des amniotes (reptiles, oiseaux et mammifères). Il se développe à partir d'un massif mésodermique situé à hauteur des somites 26 à 28 : le mésenchyme ou métanéphros .

Chaque rein se développe à partir de 2 ébauches : du blastème métanéphrogène et d'un bourgeon urétéral.

Deux origines mésoblastiques différentes :

-**Le blastème métanéphrogène** : masse solide de tissu directement dérivée du **mésoblaste intermédiaire**. Il provient de la partie caudale du cordon néphrogène. Il n'a pas subi la métamérisation (le système sécréteur), cette masse forme des **néphrons**.

-**Le bourgeon urétéral** : apparait sous forme d'un bourgeon dorsal au début de la 5ème semaine, se développe à partir du canal mésonéphrique près du cloaque ou canal de Wolff (Le système excréteur).Ce bourgeon urétéral se développe **en uretère, bassin rénal et nombreux canaux collecteurs** (figure 45).

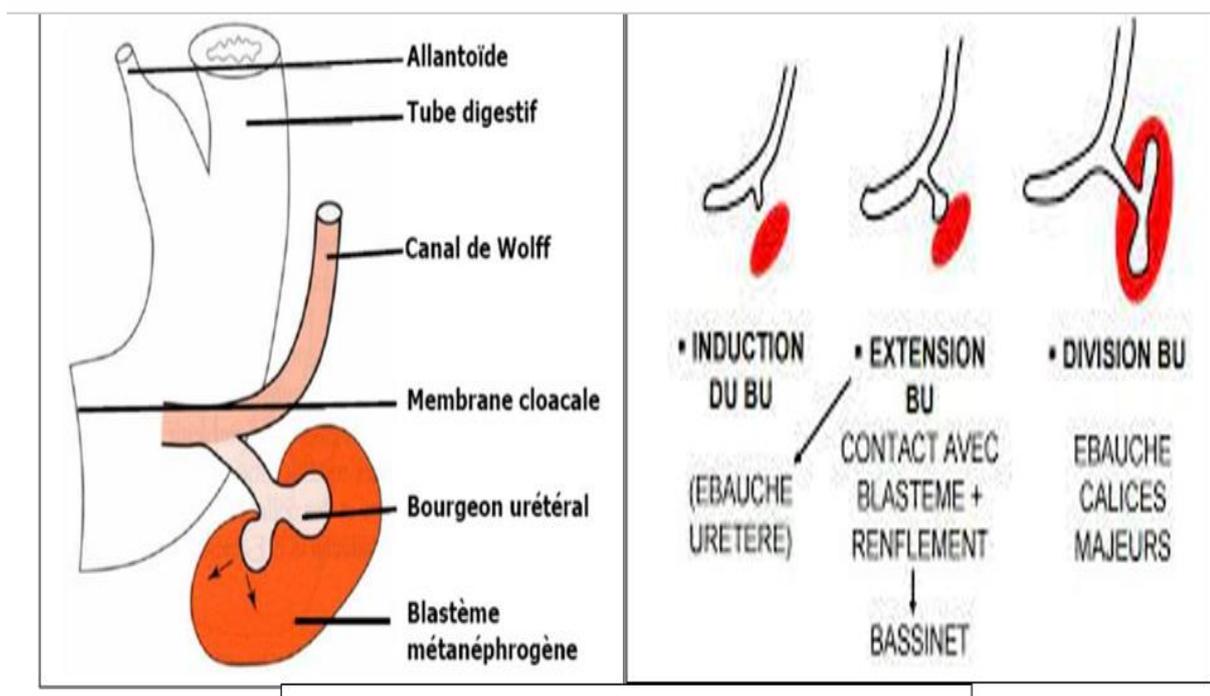


Figure 45 : Formation du bourgeon urétéral (Anonyme 5, 2022)

La morphogénèse ultérieure du bourgeon urétral varie selon les espèces, cependant le processus général reste semblable. Un certain nombre de diverticules partent du pelvis rénal et colonisent le massif métanéphrogène en se ramifiant parfois jusqu'au 15^{ème} ordre de division. Les branches terminales donneront les tubes collecteurs (figure 46).

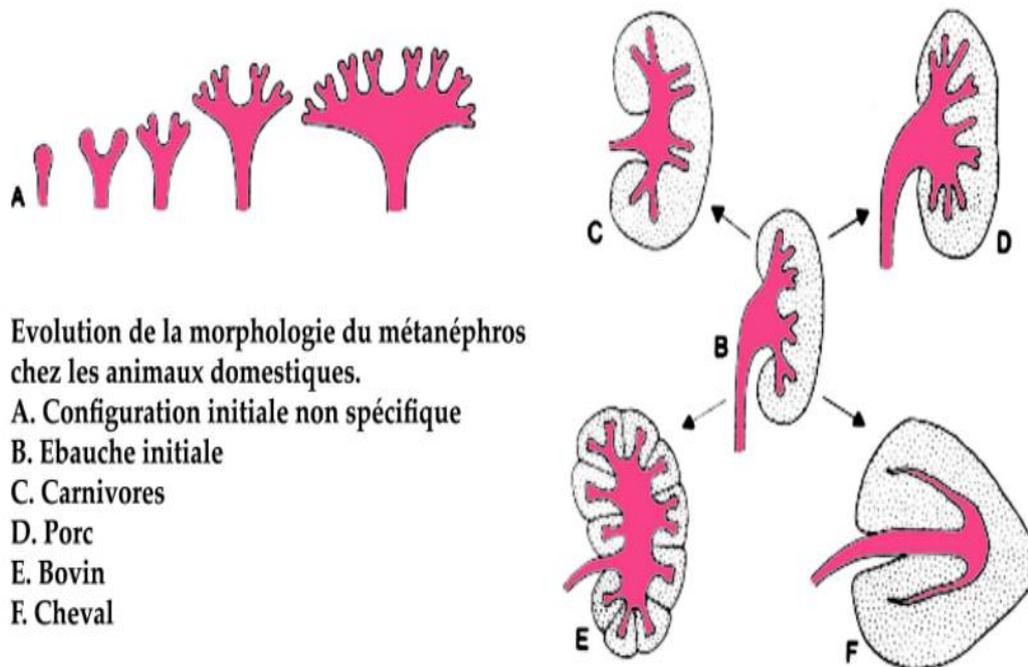


Figure 46 : Evolution de la morphologie du métanéphros chez les animaux domestiques (Moens 2, 2021)

V.1.3. Formation du Néphron

Les cellules mésodermiques des masses métanéphrogéniques qui sont adjacentes aux tubules collecteurs, prolifèrent et forment des cordons cellulaires :

- Les cordons se canalisent et s'allongent, devenant métanéphriques en forme de tubules qui finissent par devenir des néphrons.
- Une extrémité de chaque tubule métanéphrique s'étend pour entourer un glomérule capillaire, formant une capsule glomérulaire. La capsule glomérulaire (ou capsule de Bowman) se présente sous la forme d'une cloche à double paroi.
- L'autre extrémité du tubule doit établir une communication avec un tubule collecteur, entre les deux extrémités, chaque tubule métanéphrique se différencie en régions caractéristiques d'un néphron (segment proximal, anse fine, segment distal).

V.1.4.DEVELOPPEMENT DE LA VESSIE ET DE L'URETRE

Chaque uretère se sépare progressivement du canal de Wolff dont il est issu pour s'aboucher seul dans le sinus urogénital en formation. Lorsque le septum uro-rectal aura achevé de diviser la membrane cloacale en membranes anale et urogénitale (4ème à la 7ème semaine du développement), cette dernière dégénère et le sinus urogénital communique largement avec la cavité amniotique.

Les points d'abouchement des canaux de Wolff et des uretères se séparent par le jeu de la croissance du sinus uro-génital. Les points d'abouchement des uretères se retrouvent en avant de ceux des canaux de Wolff et entre les deux se met en place le sphincter vésical. En avant de ce sphincter, **l'extrémité crânienne du sinus uro-génital** forme la **vessie**. Celle-ci est en communication avec la cavité allantoïdienne par le conduit allantoïdien ou canal de l'ouraque. **La portion du sinus uro-génital située en arrière du sphincter** donnera chez le mâle **l'urètre** (intrapelvien et pénien) et chez la femelle l'urètre et la partie postérieure du vagin.

Le développement de l'urètre est spécifique au sexe :

Chez la femelle : la région médiane du sinus uro-génital devient l'urètre. (La région caudale des sinus uro-génitaux devient des vestibules et le vagin se développe hors de la paroi du vestibule).

Chez le mâle : l'urètre pelvien se développe à partir de la région médiane du sinus urogénital et l'urètre pénien se développe à partir de l'allongement de l'extrémité caudale du sinus uro-génital.

Le métanéphros fonctionne dès avant la naissance. L'urine formée se retrouve soit dans la cavité allantoïdienne via le canal de l'ouraque, soit dans la cavité amniotique via l'urètre. Ses composants sont ensuite réabsorbés par les réseaux vasculaires allantoïdien et amniotique et cédés au sang maternel via le placenta.

V. 2. ANOMALIES DU DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL URINAIRE

V.2.1.Agénésie rénale

C'est une absence de développement rénal. La bilatérale est létale et l'unilatérale est souvent asymptomatique car le rein existant accuse une hypertrophie compensatrice, souvent couplée à des anomalies du système génital.

V.2.2.Displasie rénale

Développement anormal des reins. Il s'agit souvent d'une hypoplasie (ou développement insuffisant) d'une partie du rein comme l'hypoplasie corticale ou l'hypoplasie du bourgeon urétérique. Ces hypoplasies entraînent parfois de l'hydronéphrose (reins kystiques/polykystiques).

V.2.3. Hydronéphrose (reins kystiques/polykystiques)

C'est probablement un défaut d'abouchement des tubes d'union (néphrons) à leurs tubes collecteurs. L'urine s'accumule dans les néphrons et transforme le rein en une masse polykystique.

V.2.4. Ouraque persistant (fistule de l'ouraque)

Résulte d'un échec de fermeture de la tige allantoïdienne à la naissance ; diverticule vésico-urachal (l'ouraque persiste sous forme de poche vésicale, prédisposant à la cystite chronique).

V.2.5. Reins ectopiques

Ce sont des reins anormalement situés. Le plus souvent en région pelvienne par soudure des deux massifs métanéphrogènes qui forment un énorme rein en fer à cheval.

V.2.6. Uretere ectopique

C'est un mauvais positionnement de l'abouchement de l'uretère au sinus urogénital, en arrière du sphincter vésical. Se rencontre plus souvent chez la femelle où l'uretère débouche dans le vagin, l'utérus ou l'urètre. Il en résulte une incontinence urinaire puisque la vessie est court-circuitée. L'urine s'écoule goutte-à-goutte dans la vessie par voie rétrograde.

CHAPITRE VI : EMBRYOLOGIE DE L'APPAREIL GÉNITAL

Le système reproducteur d'un organisme, appelé aussi appareil génital ou reproducteur, est un système biologique constitué de l'ensemble des organes anatomiques qui participent à la reproduction. Chez les organismes sexués, on parle des organes sexuels ou des organes génitaux chez les animaux, ou encore des caractères sexuels primaires.

Chez les animaux, le système reproducteur est fondé sur les gonades, les glandes qui produisent les gamètes : ovaire pour la gonade femelle et testicule pour la gonade mâle.

VI.1. DEVELOPPEMENT DES ORGANES SEXUELS

VI.1.1. Cellules germinales primordiales et stade indifférent du développement gonadique

Le sexe des individus est déterminé génétiquement au moment de la fécondation, mais la différenciation des appareils génitaux a lieu au cours du développement embryonnaire. Il existe une chronologie bien précise du développement embryonnaire des organes sexuels de chaque espèce de la conception à la naissance.

Quel que soit son type chromosomique de départ, l'embryon des vertébrés possède, au début de son développement la potentialité de former des organes reproducteurs de l'un ou de l'autre sexe : c'est le **stade indifférencié des ébauches gonadiques**.

Au début du développement embryonnaire, aucune différence n'est visible entre les régions génitales des embryons mâles et femelles, on parle de stade phénotypique indifférencié. L'appareil génital présente à la fois les canaux de Müller (ébauches des futures voies génitales femelles) et les canaux de Wolff (ébauches des voies génitales mâles). Les gonades en place sont également indifférenciées et dites « bipotentielles ».

A. première étape : formation d'une ébauche de gonade indifférenciée

Au début de l'organogenèse, on observe un renflement pair du mésoderme intermédiaire situé sur le côté médial du mésonéphros: **crête génitale** (figure 47) qui est ensuite colonisée par les cellules

germinales primordiales. La crête génitale est issue (de même que les reins) du mésoderme intermédiaire, situé entre le mésoderme latéral et les somites.

Le volume des crêtes s'accroît considérablement par multiplication cellulaire et par migration des cellules du mésonéphros. Elles prennent alors une forme plus compacte et sont qualifiées de **gonades indifférenciées**.

- La gonade est composée de cellules germinales et de cellules de soutien :
 - Les **cellules de soutien** forment des cordons cellulaires (cordons gonadiques) qui rayonnent dans la crête gonadique, les cellules proviennent de l'invasion du mésothélium et de la désintégration des tubules mésonéphriques.
 - Les **cellules germinales** proviennent de l'endoderme du sac vitellin, migrent le long de la paroi intestinale et du mésentère pour atteindre la crête gonadique. Leur arrivée induit un développement ultérieur des gonades.
- Les cellules germinales prolifèrent et doivent migrer à l'intérieur des cordons gonadiques pour être entourées de cellules de soutien (les cellules germinales qui ne parviennent pas à pénétrer dans les cordons gonadiques subissent une dégénérescence).

B. Deuxième étape : formation d'une gonade

-Testicule

L'évolution de la gonade indifférenciée en testicule est génétiquement induite par le chromosome Y et plus particulièrement le gène SRY (facteur déterminant les testicules). Les cellules des cordons sexuels primitifs continuent à proliférer et pénétrer profondément dans la moelle pour former les cordons séminifères.

-Les **cellules germinales** des cordons séminifères se différencient en **spermatogonies** et deviennent dormantes. À la puberté, les cordons séminifères se canalisent, formant des **tubules séminifères** et les spermatogonies initient la spermatogenèse.

Les **cordons profonds** dépourvus de cellules germinales deviennent des **tubules du réseau, testicule**, situé au centre du testicule : le rete testis rejoint finalement les canaux efférents, qui dérivent des restes des tubules mésonéphriques. Ils relient le rete testis et le canal mésonéphrique, qui devient le canal épидidymaire et le canal déférent.

-Les **cellules de soutien** se différencient en cellules sustentaculaires (**Sertoli**) et en cellules interstitielles :

- Les cellules sustentaculaires, situées dans les parois des tubes séminifères, sécrètent des facteurs inhibiteurs qui suppriment à la fois la spermatogenèse et développent le canal féminin (canal paramésonephrique) ;
- Les cellules interstitielles, situées à l'extérieur des tubules séminifères, deviennent deux populations :
 - L'une produit immédiatement des hormones androgènes, l'autre population retarde l'apparition des androgènes, production jusqu'à la maturité sexuelle (les androgènes stimulent le développement des organes génitaux masculins).
 - Le cœlome recouvrant le testicule devient péritoine viscéral ; le mésenchyme profond jusqu'au mésenchyme devient la tunique albuginée du testicule.

- *Ovaire*

L'expression du gène Dax-1, en l'absence de Sry, supprime la formation d'un testicule et permet aux gonades indifférentes de se développer en ovaires. Chez la femelle, plutôt que de s'organiser en tubules comme chez le mâle, les cordons issus de l'épithélium germinatif se dissocient en petits amas, les **futurs follicules ovariens**. Au centre de chaque amas, se trouvent une ou plusieurs cellules germinales primordiales qui prennent le nom d'ovogonies (ou d'oogonie) ;

- Les **cellules germinales** (ovgonies) se différencient en ovocytes primaires qui commencent la méiose, mais restent bloquées dans la prophase de la méiose I (la méiose ne se poursuit pas jusqu'à l'ovulation, à l'âge adulte) ; ces cellules germinales avec les cellules folliculaires, forment les follicules primordiaux.
- La prolifération des follicules et des cellules germinales s'achève dans l'utérus, la durée de vie des ovocytes primaires sont déjà présents dans l'ovaire néonatal. Les cellules folliculeuses qui entourent les ovocytes sont d'origine cœlomique.
- Le mésenchyme de la gonade se condense en périphérie pour mettre en place une mince albuginée.

IV. 2. CONDUITS GENITAUX, GLANDES ACCESSOIRES ET LIGAMENTS

Les organes génitaux externes se développent à partir des **bourgeons génitaux**, qui émergent près des gonades. Chez les mâles, les bourgeons génitaux se développent en pénis et en scrotum, tandis que chez les femelles, ils se développent en clitoris et en grandes lèvres.

IV. 2.1. Conduits génitaux

A. *Étape indifférente*

Les organes génitaux externes dérivent des **tissus mésodermiques** situés autour du cloaque.

À l'extrémité antéro-ventrale de la membrane cloacale se forme le **tubercule génital**. Latéralement à la membrane cloacale, s'étendant sur la majeure partie de sa longueur, se trouvent les **plis cloacaux** (urogénitaux). Ils sont bientôt subdivisés en **plis urétraux** en avant et en **plis anaux** en arrière.

Les deux sexes mâle et femelle ont des canaux génitaux (paramésonephriques) et un sinus urogénital :

- Le canal mésonephrique (**Wolffien**) persiste après, le mésonephros se désintègre. Ses canaux se développent en canaux déférents, en épидидymes et en vésicules séminales.
- Un canal paramésonephrique (**Mullérien**) se développe le long de la surface coelomique ventro latérale du mésonephros (il commence comme un sillon, puis devient un noyau de cellules et ensuite il se canalise et s'allonge).
- Les hormones testiculaires déterminent quel système de conduits se développe :

Chez les **mâles**, la testostérone favorise le développement des **canaux de Wolff**, tandis que chez les **femelles**, l'absence de testostérone permet le développement des **canaux de Müller**.

- Chez les femelles

- La région crânienne de chaque **conduit paramésonephrique** reste ouverte et forme la **future trompe utérine** ;
- La région caudale au niveau du pli inguinal (gubernaculum), de chaque canal paramésonephrique devient une corne utérine. En outre caudalement, les conduits bilatéraux paramésonephriques se déplacent médialement et fusionnent en un seul tube qui se termine aveuglément au contact du sinus urogénital. Les **canaux fusionnés** deviennent : le **corps utérin**, le **col utérin** et le **tiers crânien du vagin**.

Le vagin a une double origine :

- Le tiers crânien provient des canaux paramésonephriques fusionnés.
- Les deux tiers caudaux proviennent d'une excroissance du futur vestibule.

- Chez les Mâles

- Les canaux paramésonephriques régressent en raison d'une hormone inhibitrice produite par les cellules sustentaculaires du testicule.
- Plusieurs tubules mésonephriques deviennent des canaux efférents (ils communiquent déjà avec le canal mésonephrique mais doit établir une communication avec les tubules du rete testis).

- La région crânienne du canal mésonéphrique subit un allongement et un enroulement importants jusqu'à devenir l'épididyme ; le reste du conduit grossit et devient le canal déférent
- Le canal mésonéphrique (canal déférent) se jette dans la région du sinus urogénital qui devient l'urètre pelvien.

IV. 2.2. Sinus urogénital

Dérive du **cloaque ou extrémité caudale de l'intestin postérieur**. Ce sinus est séparé du rectum par le septum uro-rectal dont l'extrémité divise la membrane cloacale en membrane anale et uro-génitale. La membrane uro-génitale disparaît, mettant en communication le sinus uro-génital et la cavité amniotique. La mise en place du sphincter vésical sépare le sinus uro-génital en portion vésicale (ou crâniale) et portion pelvienne ou caudale. La disposition de la portion caudale du sinus varie ensuite selon le sexe. Chez le mâle, cette portion donnera l'urètre pelvien et l'urètre pénien ainsi que la prostate et les glandes bulbo-urétrales.

Chez la femelle, cette portion caudale est à l'origine de la moitié caudale du vagin, du vestibule, de la vulve et des glandes vestibulaires mineures et majeures. Au bord ventral de l'ouverture du sinus se développe un relief, le tubercule génital, ébauche du pénis ou du clitoris. Cette partie ventrale du sinus est qualifiée de portion phallique.

IV.3. GLANDES : VESICULE SEMINALE, PROSTATE ET GLANDES BULBO-URETRALES

Les glandes sexuelles annexes ou accessoires sont soit dérivées de **l'épithélium mésodermique des canaux de Wolff**, soit de **l'épithélium endodermique du sinus urogénital**.

La **glande vésiculaire** (ou vésicule séminale) est une structure paire et a pour origine un **diverticule** de l'extrémité caudale du **canal de Wolff** correspondant. Ce diverticule se ramifie et met en place une structure glandulaire dont le développement varie d'une espèce à l'autre.

A- Prostate : est une glande généralement composée d'une partie compacte, unique et bilobée et d'une partie disséminée constituée d'une multitude des petites glandes s'ouvrant indépendamment dans l'urètre pelvien. Ces glandes proviennent chacune d'un **diverticule de l'épithélium endodermique du sinus urogénital**, au niveau de l'urètre pelvien. Plusieurs d'entre elles fusionnent pour former la partie compacte et s'ouvrent dans l'urètre par un canal unique. Le développement des deux parties varie d'une espèce à l'autre.

B-Glande bulbo-urétrale (ou glande de Cowper): paire et dérive d'un **diverticule de l'épithélium endodermique du sinus urogénital**, au niveau de l'urètre pelvien.

C-Ligaments génitaux

- Lorsque le mésonéphros dégénère, il laisse derrière lui un sillon génital qui persiste pour suspendre les gonades et le système des canaux génitaux

- L'extension caudale du pli génital qui s'étend le long de la paroi corporelle et dans l'aîne

Cette région s'appelle le pli inguinal et donne naissance au gubernaculum du fœtus.

- Les plis génitaux et inguinaux deviennent des ligaments génitaux masculins et féminins ;

Chez la femelle : le pli génital devient le ligament large (ligament suspenseur de l'ovaire) ;

Le pli inguinal devient le ligament propre de l'ovaire et ligament rond de l'utérus

Chez les mâles : le pli génital devient le mésorchium et le mésoductus déférent ; le pli inguinal devient le gubernaculum et le ligament propre adulte du testicule et le ligament de la queue de l'épididyme.

IV.4.ORGANES GENITAUX EXTERNES

Le développement des organes génitaux externes débute dans les deux sexes par le développement de la **portion phallique du sinus urogénital**.

- Étape indifférente

- Les organes génitaux externes proviennent de trois tuméfactions périnéales différentes :

- Des **plis urogénitaux bilatéraux** bordent l'orifice urogénital et s'allongent ventralement (les plis urogénitaux sont l'extrémité caudale du sinus urogénital) ;

- Un **tubercule génital**, se développe au niveau de la commissure ventrale des plis urogénitaux ;

- Les gonflements génitaux bilatéraux (labioscrotaux) sont situés latéralement aux gonflements urogénitaux se développent chez les deux sexes, formant de grandes lèvres chez les femelles et du scrotum chez les mâles).

- Chez les mâles

- La croissance à la base du tubercule génital génère un phallus allongé avec le tube génital d'origine tubercule devenant gland à l'extrémité du phallus ;

- L'orifice urogénital et les plis urogénitaux s'allongent ventralement avec le phallus qui y est attaché ; les plis forment un sillon urogénital et l'urètre pénien.
- Le mésenchyme tuberculeux génital donne naissance au tissu érectile pénien, à la tunique albuginée, les muscles lisses et os (carnivores) ;

- **Chez les femelles**

- L'orifice uro-génital devient la fente vulvaire, qui débouche dans le vestibule (sinus uro-génital)
- Le tubercule génital devient le clitoris
- Les plis uro-génitaux s'allongent, envahissent le tubercule génital et deviennent les lèvres de la vulve.

IV.5.GLANDES MAMMAIRES

Chez les deux sexes, une crête (ligne) mammaire épaissie, l'ectoderme se forme bilatéralement de la région axillaire à la région inguinale. Des bourgeons mammaires se développent périodiquement le long de la crête ; ailleurs, l'ectoderme de la crête mammaire régresse. Les bourgeons déterminent le nombre et l'emplacement des glandes mammaires, puisque chaque bourgeon se développe en une glande mammaire ;

À chaque bourgeon mammaire, l'ectoderme induit la prolifération du mésoderme sous-jacent qui induit des cellules épithéliales de prolifération (formation de trayons).

Les cordons solides des cellules épithéliales envahissent le mésoderme sous-jacent et finissent par se canaliser pour former des canaux lactifères tapissés d'épithéliums. Le nombre d'invasions du cordon cellulaire et les conséquences ultérieures.

Le système de canaux lactifères par trayon dépend de l'espèce. Dans certains cas, plusieurs canaux lactifères débouchent dans une fosse (mamelon inversé) qui devient un mamelon suite à une prolifération du mésoderme sous-jacent.

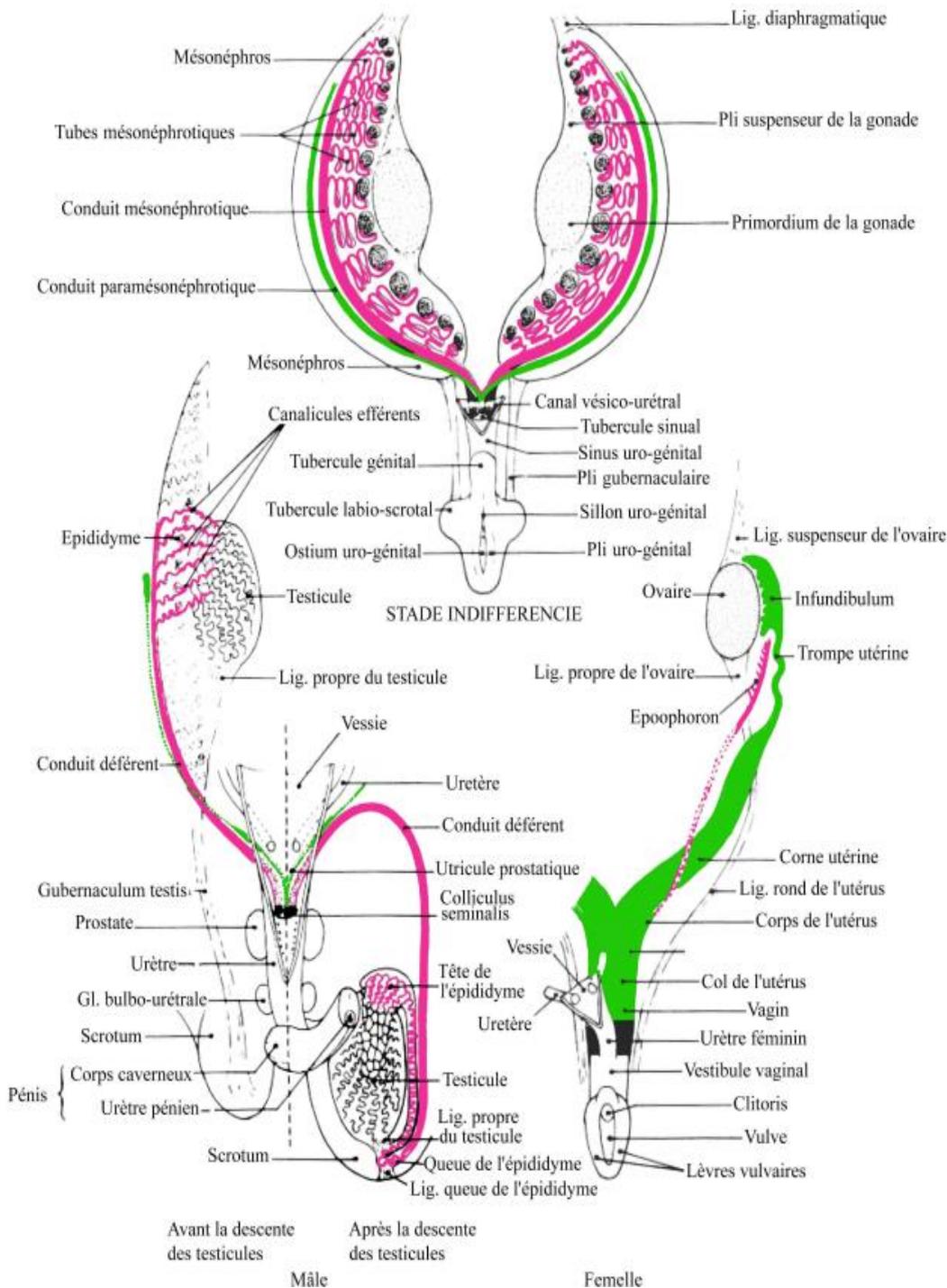


Figure 47 : Développement de l'appareil génital (Moens 2, 2021)

IV.6. ANOMALIES DE L'APPAREIL GENITAL

IV.6.1. Anomalies des gonades

A. L'hypoplasie : elle peut être uni- ou bilatérale. Elle est héréditaire chez le bétail et souvent accompagnée d'anomalies d'autres structures du système génital.

B. *Le cryptorchidisme et le monorchidisme* : c'est un défaut de la descente des deux ou d'un seul testicule. La cryptorchidie s'accompagne de stérilité chez les mâles exorchides car leur spermatogenèse ne peut se dérouler qu'à une température légèrement inférieure à la température corporelle. Un testicule non descendu est prédisposé à se tumorer.

IV.6.2. Anomalies des voies génitales

A. *Aplasia* : ce défaut de développement concerne surtout les structures dérivées du canal de Müller (pavillon, oviducte, corne, corps et col utérins, partie crâniale du vagin) ou dérivés du canal de Wolff (épididyme, canal déférent, glande vésiculaire). L'aplasie peut être uni- ou bilatérale. Le pronostic fonctionnel est mauvais.

B. *Sténose* : ce défaut consiste en un rétrécissement, voire une obstruction d'une des structures dérivées des canaux de Müller ou de Wolff. Le pronostic est fonction de la gravité du défaut.

IV.6.3. Anomalies des organes génitaux externes

A. *Hypospadias* : c'est le défaut complet ou partiel de fusion des plis uro-génitaux chez le mâle. L'urètre pénien ou spongieux s'ouvre sur une portion plus ou moins longue de la face ventrale du pénis.

B. *Epispadias* : l'urètre spongieux débouche au bord dorsal du pénis qui peut être ouvert ("fendu") dorsalement sur une portion de sa longueur.

Références Bibliographiques

1 -Anonyme1., 2024. Cours d'embryologie en ligne à l'usage des étudiants et étudiantes en médecine, Développé par les Universités de Fribourg, Lausanne et Berne (Suisse) sous l'égide du Campus Virtuel Suisse. EMBRYOLOGIE HUMAINE Organogénèse Module 20 Système urinaire : Développement des ébauches rénales. Accessible sur :

<https://embryology.ch/fr/organogenese/systeme-urinaire/developpement-ebauches-renales/introduction.html>

2- Anonyme 2 ., 2022. Anatomie, physiologie et reproduction de la jument. Accessible sur :

<https://www.ontario.ca/fr/page/anatomie-physiologie-et-reproduction-de-la-jument>

3- Anonyme 3 ., 2022. Séquence 3 : Ovogenèse., EDUCMAD. Accessible sur :

<http://mediatheque.accesmad.org/educmad/mod/page/view.php?id=31542>

4-Anonyme 4 ., 2022. L'ovocyte II., Devenir Grand, Le magazine des femmes enceintes et jeunes parents. Accessible sur :

<https://www.devenirgrand.com/glossaire/ovocyte/>

5. Anonyme 5 ., 2022. Développement embryologique de l'appareil urinaire. Cours Embryologie, faculté de médecine, Université Constantine3. Accessible sur :

<https://facmed.univ-constantine3.dz/wp-content/uploads/2022/01/Cours-Embryologie-Urinaire-2022.docx>

6- Anonyme 6 ., 2022. La fécondation., Maxicours. Accessible sur :

<https://www.maxicours.com/se/cours/la-fecondation--terminale--svt/>

7-Anonyme 7 ., 2022. Les divisions de segmentation et la migration de l'embryon le long des trompes. Cours d'embryologie en ligne à l'usage des étudiants et étudiantes en médecine : Embryology.ch. Accessible sur :

<https://embryology.ch/fr/embryogenese/preimplantation/segmentation-migration/migration-embryon.html?p=4>

8-Anonyme 8., 2022. Formation de la notochorde. Cours d'embryologie en ligne à l'usage des étudiants et étudiantes en médecine : Embryology.ch. Accessible sur :

<https://embryology.ch/fr/embryogenese/disque-embryonnaire/tridermique/notochorde.html>

9-Anonyme 9., 2020. Cours embryologie chapitre 2 : la spermatogenèse. Accessible sur :

[www.poly-prepas.com/images/files/La%20spermatogenèse%20\(L1%20SANTE\).pdf](http://www.poly-prepas.com/images/files/La%20spermatogenèse%20(L1%20SANTE).pdf)

10-Anonyme 10., 2018. Gestation chez les mammifères : annexes embryonnaires Formation du placenta chez l'homme (1). Accessible sur : <http://www.vetopsy.fr/reproduction/gestation/placenta.php>

11-Anonyme 11., 2022. Le placenta. Accessible sur : <https://docplayer.fr/18873789-I-aspects-morphologiques-a-phases-de-formation-du-placenta-9.html>

12-Anonyme 12., 2014. Chapitre 7 : les jumeaux. Accessible sur : http://campus.cerimes.fr/histologie-et-embryologie-medicales/enseignement/embryo_7/site/html/cours.pdf

13-Barone, R., 2001. In Anatomie Comparée des mammifères domestiques (Tome 4 Splanchnologie II), appareil uro-génital, fœtus et ses annexes, péritoine et topographie abdominale, éditions Vigot. PP. 496-572.

14- Bmedia., 2004. De l'œuf à la poule, développement embryonnaire du poulet Gallus Domesticus.

15- Bio Top., 2017. Chapitre 5 : La gamétogenèse. Accessible sur :

https://www.bio-top.net/Transmission_vie/5_gametogenese.htm

16-Bodart, J.F., 2015. Embryologie expérimentale : comprendre les principes fondamentaux de l'embryogénèse, mémento Sciences 1er cycle PACES, de boeck, Belgique. pp5-21.

17-Bonnin, p., 2002. L'embryon chez l'homme et l'animal INRA, édition, RD 10-78026 Versailles Cedex, France. PP. 223-247.

18-Bouaziz, A., 2018. Circulation embryonnaire, Cours Embryologie, Université de médecine et chirurgie dentaire de Dergana, Alger.

19- Bourgès-Abella, N., 1999. Le testicule, Module Sciences morphologiques HISTOLOGIE- Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse. Module Sciences morphologiques HISTOLOGIE- https://eddirasa.com/wp-content/uploads/univ/ENSV/veto_histologie-testicule.pdf.

20- Craplet, G., 1952. Reproduction normale et pathologique des bovins, Vigot frères éditeurs, Paris. PP. 7-39.

21-Collectif d'enseignants de biologie L1-SNV de l'USTHB., 2017. Cours illustrer biologie animale, tome1 : embryologie générale. Edition P/n° 5744 Office des Publications Universitaires.

22-Dollander, A., Fenart, R., 1979. Eléments d'Embryologie (embryologie générale), Flammarion médecine-sciences, 4 rues casimir Delavigne 75006 Paris.

23- Etchevers, H.C., Dupin, E and Le Douarin, N. M. The diverse neural crest: from embryology to human pathology. The Company of Biologists Ltd | Development (2019) 146, dev169821. doi:10.1242/dev.169821.

24- Fletcher, T.F., and Weber. Alvin, F., 2013. Veterinary Developmental Anatomy (Veterinary Embryology), CVM6903.

25-Gallien, A., 2005. Fécondation1, Banque de Schémas - SVT - Académie de Dijon. Accessible sur : <https://svt.ac-dijon.fr/schemassvt/IMG/gif/repro6.gif>

26- Halter, S., Reynaud, K., Tahir, Z., Thoumire, S., Chastant-Maillard, S., Saint-Dizier, M., 2018. L'oviducte de mammifère un organe revisité. Accessible sur : https://www.researchgate.net/publication/251666238_L'oviducte_de_mammifere_un_organe_revisite.

27- Hamamah., 2011. Spermatogenèse, ovogenèse, fécondation. UE2 Embryologie séance1. www.lafed-um1.fr/statique/archives/2010-2011/UE2.../UE2embryoPPTseance1.pdf.

Hamilton, T., Ontario, M.A.A.A.R., 2006. La fertilité du taureau de boucherie. Fiche technique originale. Ontario, Ministère de l'agriculture, de l'alimentation et des affaires rurales.

28- Hennebicq, S., 2012. Chapitre 2 : Ovogenèse, folliculogenèse fécondation, cous UE2 : Histologie - Biologie du développement et de la Reproduction. Université Joseph Fourier de Grenoble. Accessible sur : http://unf3s.cerimes.fr/media/paces/Grenoble_1112/hennebicq_sylviane/hennebicq_sylviane_p02/hennebicq_sylviane_p02.pdf.

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

30- Luc Cormier, Antoine Valeri., 2021. Reins et voies urinaires - Appareil génital masculin Enseignement intégré. Collection DFGSM2-3 Médecine.

360 PP| ISBN : 9782294770104 | EISBN : 9782294770623

<https://www.elsevier.com/fr-fr/connect/dfgsm-2-3-reins-et-voies-urinaires-appareil-genital-masculin>

31-Mameri, S., Benzaid A., 2017. La grossesse gémellaire, Mémoire En vue de l'obtention du diplôme Docteur en médecine.Faculté de médecine de Bejaia. Accessible sur: [http://www.univ-bejaia.dz/dspace/bitstream/handle/123456789/11366/grossess's percentage20gemellaire. Pdf? Sequence=1&is Allowed=y](http://www.univ-bejaia.dz/dspace/bitstream/handle/123456789/11366/grossess's%20percentage20gemellaire.Pdf?Sequence=1&isAllowed=y)

32- Mcgeady, T.A., Quinn, P.G., Fitzpatrick, E.S.,Ryan, M.T., Kilroy, D., Lonergan, P., 2017. Chapters 18, 19: Digestive and respiratory system. In Veterinary Embryology, 2nd Ed. pp.214-239.

33-Medillus., 2017. Embryologie Edition Atlas 2013-2017.Accessible sur :
<http://www.medillus.com/portfolio/embryologie/>

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

35-Messala, N., Seddiki-Bougrassa, D., 2020. La quatrième semaine du développement embryonnaire. Cours d'embryologie 1 ère année de médecine, Faculté de Médecine, Université d'Oran.Accessible sur:
http://www.facmed-univ-oran.dz/ressources/fichiers_produits/fichier_produit_1119.pdf

36-Moens1, A., 2021. Embryologie des animaux domestiques. Deuxième bloc annuel du programme de Bachelier en Médecine vétérinaireLVETE1250, Première partie : L'EMBRYOGENESE, UCL Louvain Belgique.

37- Moens 2, A., 2021. Embryologie des animaux domestiques. Deuxième bloc annuel du programme de Bachelier en Médecine vétérinaireLVETE1250, Deuxième partie : L'ORGANOGENESE, UCL Louvain Belgique.

38- Orgebin-Crist, MC., Boivineau, L., De Fontaubert, y., 1962. Recherches expérimentales sur la durée de passage des spermatozoïdes dans L'ÉPIDIDYME DU TAUREAU. Annales de biologie animale, biochimie, biophysique, 2 (1), pp.51-108. Accessible sur :<https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00896164>

39- Pedron P, Ttraxer O, Haab F, Farres M T, Tligui M, Thibault P, Gattegno B, 1997. Glandes de Cowper : aspects anatomique, physiologique et pathologique. Progrès en Urologie, 7. pp 563-

569. Accessible sur : www.urofrance.org/fileadmin/documents/data/PU/.../TEXF-PU-1997-00070563.PDF.

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

-Santé publique éditions, 2020. L'ovogénèse. Accessible sur : www.santepublique-editions.fr/objects/l-ovogenese.pdf

41- Sinowatz, F., 2017. Chapter 15: Development of the urogenital system. In Veterinary Embryology, 2nd Ed. pp.227-234.

42- Seddiki, b., Messala ; B., 2017. Fécondation. Université d'Oran, Faculté de médecine, Service d'Histologie-Embryologie. Accessible sur :

facmed-univ-oran.dz/ressources/fichiers_produits/fichier_produit_822.pdf.

43- Serakta, A., 2010. Cours Embryologie première année médecine vétérinaire, Institut des sciences Vétérinaires, Université Mentouri, Constantine 1.

44- Sissoko, SB. La troisième semaine de développement. Accessible sur :

https://fmos.usttb.edu.ml/cours/pluginfile.php/23767/mod_resource/content/1/La%20troisi%C3%A8me%20semaine%20de%20d%C3%A9veloppement.pdf

45- Tahlaiti, 2018, les annexes embryonnaires, cours d'embryologie, Université de Mostaganem Faculté de Médecine. Accessible sur : http://univ.ency-education.com/uploads/1/3/1/0/13102001/embryo27-3eme_semaine.pdf

46- UMVF - Université Médicale Virtuelle Francophone. 2014. Chapitre 12 : Développement de l'appareil respiratoire. Collège universitaire et hospitalier des histologistes, embryologistes, cytologistes et cytogénéticiens (CHEC).

47- V.L.C research- OPHYS, 2015. Testicule. Disponible sur:

<https://blogglophys.wordpress.com/2015/06/18/testicule>

48- Zoubir, H., Hazi, R., Rahal, D., Hamoum, F., 2016. Annexes embryonnaires, cours d'embryologie, Université de médecine, université d'Alger. Accessible sur : https://univ.ency-education.com/uploads/1/3/1/0/13102001/embryo1an16-annexes_embryonnaires2016.pdf