

Atlas
d'embryologie
descriptive

Jean Foucrier, Michel Vervoort, Raphaël Franquinet

Atlas d'embryologie descriptive

4^e ÉDITION

DUNOD

Les illustrations de l'ouvrage ont été réalisées par R. Franquinet et J. Foucrier.

Illustrations de couverture : *oeufs de poisson*, Sergei25 – shutterstock.com ; *embryon humain*, luismmolina – istock.com ; *drosophile*, IMNATURE – istock.com ; *hydre*, Lebendkulturen.de – shutterstock.com ; *embryon de poulet*, Simhyu – istock.com ; *cellules*, nobeastsofierce – shutterstock.com

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

© Dunod, 1998, 2003, 2013, 2019

11, rue Paul Bert,
92240 Malakoff
www.dunod.com

ISBN 978-2-10-077953-6

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

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

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	IX
Chapitre 1 – Introduction	1
1.1 Les étapes du développement	1
1.2 Les diverses phases de l'embryogenèse	1
1.2.1 La fécondation	1
1.2.2 La segmentation (ou clivage)	3
1.2.3 La gastrulation	9
a) Caractéristiques générales	9
b) Les différentes modalités de la gastrulation	11
1.2.4 L'organogenèse	14
Chapitre 2 – Développement de deux Cnidaires : <i>Hydra vulgaris</i> et <i>Aurelia aurita</i>	17
2.1 Développement de <i>Hydra vulgaris</i>	17
2.1.1 Gamétogenèse et fécondation	18
2.1.2 La segmentation	19
2.1.3 La gastrulation	19
2.1.4 Achèvement du développement	21
a) Formation d'une thèque protectrice	21
b) Mise en place d'une organisation didermique	21
c) Éclosion	21
2.2 Développement d' <i>Aurelia aurita</i>	22
2.2.1 Phase méduse : reproduction sexuée et développement précoce	23
a) L'œuf insegmenté	23
b) La segmentation	23
c) La gastrulation et formation de la larve planula	23
2.2.2 Phase polype : multiplication asexuée	25
a) Métamorphose de fixation	25
b) Organisation de la forme polype	25
c) Strobilisation et larve éphyrule	25

Chapitre 3 – Développement d’une Annélide : <i>Platynereis dumerilii</i>	29
3.1 L’œuf insegmenté	29
3.1.1 Maturité sexuelle des individus et gamétogenèse	29
3.1.2 Fécondation	30
3.2 La segmentation	30
3.2.1 Déroulement	30
3.2.2 Stade sterroblastula	32
3.3 La gastrulation	35
3.4 Stades larvaires	37
3.4.1 Larve trochophore	37
3.4.2 Larve métatrochophore	37
3.4.3 Larve nectochaete	39
3.5 Diversité des Annélides et de leur développement	40
Chapitre 4 – Développement d’un Mollusque : <i>Patella vulgata</i>	43
4.1 L’œuf insegmenté	43
4.2 La segmentation	44
4.3 La gastrulation et devenir cellulaire	47
4.4 Stades larvaires	48
4.4.1 Larve trochophore	48
4.4.2 Larve véligère	51
4.5 Diversité des Mollusques et de leur développement	51
Chapitre 5 – Développement d’un Nématode <i>Cænorhabditis elegans</i>	55
5.1 L’œuf insegmenté	55
5.2 La segmentation	57
5.3 La gastrulation	59
5.4 L’organogenèse	60
5.5 Diversité des Nématodes et de leur développement	62
Chapitre 6 – Développement d’un Insecte <i>Drosophila melanogaster</i>	65
6.1 L’œuf insegmenté	65
6.2 La segmentation	67
6.3 La gastrulation	68
6.4 L’organogenèse	71
6.5 Diversité des Insectes et de leur développement	73
Chapitre 7 – Développement d’un Échinoderme <i>Paracentrotus lividus</i>	77
7.1 L’œuf insegmenté	77
7.2 La segmentation	78
7.2.1 Les étapes chronologiques	78
7.2.2 Les territoires présomptifs	81

7.3	La gastrulation	81
7.4	Formation des larves dipleurula et pluteus	83
7.5	Diversité des Echinodermes et de leur développement	86
Chapitre 8 – Développement d'un Urocordé <i>Halocynthia roretzi</i>		89
8.1	L'œuf insegmenté	90
8.2	La segmentation	90
8.3	La gastrulation	95
8.4	L'organogenèse	96
	8.4.1 Neurulation	96
	8.4.2 Formation de la larve « têtard »	97
8.5	Diversité des Urocordés et de leur développement	99
Chapitre 9 – Développement d'un Poisson <i>Danio rerio</i>		101
9.1	L'œuf insegmenté	101
9.2	La segmentation	103
9.3	La gastrulation	107
9.4	L'organogenèse	107
	9.4.1 De 10 h à 24 h	107
	a) La somitogenèse	109
	b) La neurulation	109
	9.4.2 De 24 h à 48 h	111
Chapitre 10 – Développement d'un Amphibien <i>Xenopus laevis</i>		115
10.1	L'œuf insegmenté	115
10.2	La segmentation	118
10.3	La gastrulation	119
10.4	L'organogenèse	126
	10.4.1 La neurulation	126
	10.4.2 L'achèvement de l'organogenèse	126
Chapitre 11 – Développement d'un Oiseau <i>Gallus domesticus</i>		131
11.1	L'œuf insegmenté	131
11.2	La segmentation	133
11.3	La gastrulation	138
11.4	L'organogenèse	142
	11.4.1 Événements précoces	142
	11.4.2 De 24 à 33 h d'incubation	142
	11.4.3 De 33 à 72 h d'incubation	145
11.5	Mise en place des annexes embryonnaires	150
	11.5.1 La vésicule vitelline	150
	11.5.2 L'amnios	151
	11.5.3 L'allantoïde	151

DÉVELOPPEMENT DES MAMMIFÈRES	155
Chapitre 12 – Développement d'un Mammifère <i>Mus musculus</i>	157
12.1 L'œuf insegmenté	157
12.2 La segmentation	159
12.3 L'évolution du blastocyste	160
12.3.1 L'implantation utérine	160
12.3.2 L'amniogenèse	163
12.3.3 La gastrulation	163
12.4 L'organogenèse	165
Chapitre 13 – Développement d'un Mammifère <i>Homo sapiens</i>	173
13.1 L'œuf insegmenté	173
13.2 La segmentation	176
13.3 L'évolution du blastocyste	176
13.3.1 La nidation (ou Implantation)	176
13.3.2 L'amniogenèse et formation du lécithocèle	178
13.3.3 La gastrulation	178
13.4 L'organogenèse	183
Chapitre 14 – Addendum Mammifères <i>Annexes embryonnaires</i>	187
14.1 L'amniogenèse	187
14.2 La placentation	187
14.2.1 Les villosités placentaires	189
14.2.2 Implication des différentes annexes	189
a) La vésicule vitelline	189
b) L'allantoïde	192
c) L'amnios	192
14.2.3 Les différents types de placenta chez les Mammifères Euthériens	192
a) Placentations indéciduées	192
b) Placentations déciduées	193
Bibliographie	195
Glossaire	199
Index	221

AVANT-PROPOS

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

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

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

Par ailleurs, nous nous sommes volontairement limités à n'exposer que des données descriptives, en écartant l'évocation des mécanismes sous-tendant les processus morphogénétiques observés. De même, à l'exception des chapitres relatifs aux annexes embryonnaires, les aspects fonctionnels des structures se mettant en place au cours du développement n'ont pas été traités. De plus, confrontés à l'obstacle dressé par le problème de la terminologie, obstacle créé soit par l'imprégnation anglo-saxonne soit par les usages rattachés aux domaines médical ou scientifique, nous avons privilégié les termes utilisés le plus couramment dans la littérature scientifique non sans avoir donné au préalable, dans le glossaire notamment, les synonymes qui s'y rattachent. Les bouleversements importants concernant la classification des organismes suite à la dimension phylogénétique qui en constitue dorénavant la règle, ont conduit à ce que certains groupes zoologiques jusqu'alors reconnus soient plus ou moins complètement reconsidérés et certaines appellations pour les désigner sont devenues obsolètes. Nous nous sommes efforcés dans cette nouvelle édition de tenir compte des nouvelles nomenclatures, tout en gardant néanmoins pour des questions de lisibilité immédiate liée à leur utilisation courante, d'anciens termes aujourd'hui remis en question tels que Reptiles ou Poissons par exemple.

Avant-propos

Seules les étapes relatives au développement précoce ont été privilégiées dans le cadre de l'ouvrage. Néanmoins, dans cette nouvelle édition, une attention particulière a été portée à la description de stades larvaires de certaines espèces en raison de leur particularités qui constituent des caractéristiques spécifiques des modèles et/ou taxons considérés.

Outre les modifications évoquées précédemment, cette 4^e édition a permis de compléter les monographies développées dans les éditions précédentes en abordant le développement de représentants de taxons qui n'avaient pas été abordé (Cnidaires et Mollusques) et d'effectuer un changement du modèle d'étude concernant les Annélides. De plus, pour chacun des animaux modèles hors les Vertébrés, nous nous sommes attachés à comparer certains aspects évolutifs du développement entre espèces du groupe auquel est rattaché l'espèce modèle. Par ailleurs, certaines données ont fait l'objet d'une actualisation, notamment en ce qui concerne les modalités de la neurulation et la mise en place du système nerveux central des Vertébrés.

Enfin, cette présente édition comporte un glossaire de près de 400 items regroupant les principaux termes, avec leurs équivalents en anglais, classiquement et le plus souvent utilisés à propos de l'aspect descriptif du développement des Métazoaires.

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

Aux remerciements exprimés à nos collègues les Professeurs H. Boulekbache, J. Deutsch, A. Mazabraud, G. Peaucellier et M. Wegnez qui nous ont apporté leur soutien lors des trois éditions précédentes, nous tenons à en ajouter d'autres à l'intention de P. Alvarez-Campos, F. Chevaillier, A. Demilly, B. Galliot, N. Gompel, P. Lafuste, L. Maingault, J. Merlet, N. Minc, M. Penrad-Mobayed, L. Pintard, D. Quintas et C. Rampon, pour les documents photographiques qu'ils nous ont procurés et permettant d'illustrer la présente édition.

1.1 LES ÉTAPES DU DÉVELOPPEMENT

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

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

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

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

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

1.2 LES DIVERSES PHASES DE L'EMBRYOGENÈSE

1.2.1 La fécondation

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

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

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

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

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

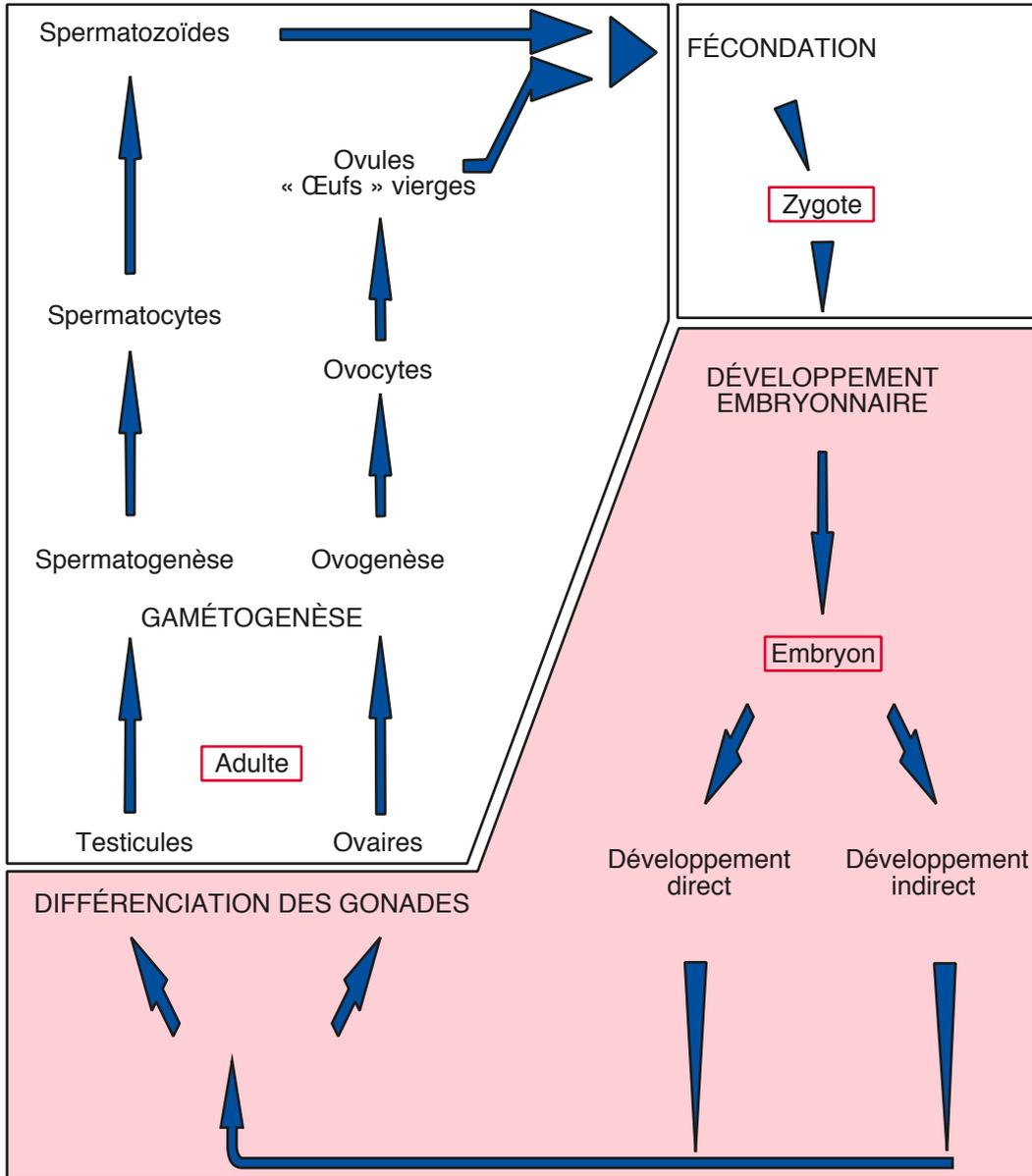
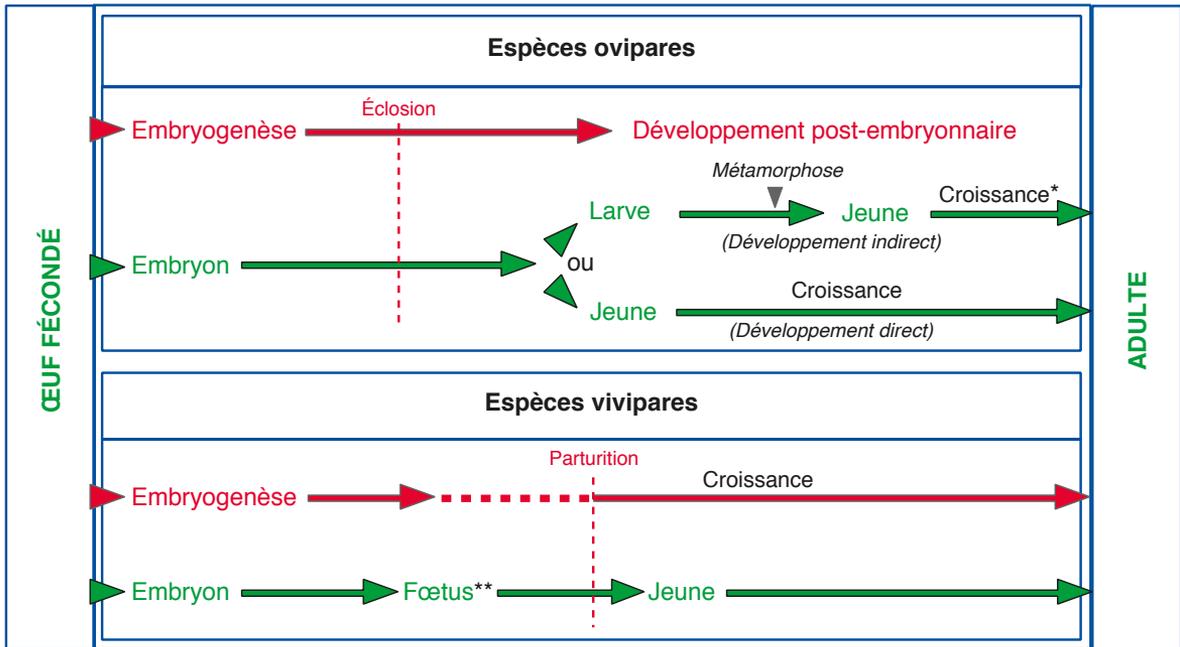


Figure 1.1 – Place du développement embryonnaire dans le cycle vital

Tableau 1.1 – Les différentes modalités ontogéniques du règne animal



* Des cas de croissance peuvent également s'observer avant une métamorphose (ex. : Insectes holométaboles).

** Terme utilisé pour les Mammifères vivipares.

1.2.2 La segmentation (ou clivage)

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

L'ensemble des divisions qui se réalisent selon un rythme plus ou moins rapide selon les espèces, aboutit à la formation d'un embryon appelé **blastula** (cf. fig. 1.2) dont le volume global reste sensiblement identique à celui de la cellule-œuf initiale. En effet, lors de la segmentation, au fur et à mesure des divisions cellulaires, celles-ci n'étant pas précédées d'une augmentation du volume des cellules-mères, les cellules-filles produites deviennent de plus en plus petites et le volume global de l'embryon ne change pas. L'ensemble pluricellulaire ainsi constitué peut présenter une cavité, le **blastocèle** (ou **blastocoele**), pour partie délimitée par une couche cellulaire à agencement de type épithélial, et qui s'est progressivement creusée au cours des divisions cellulaires. Ce type de blastula est désigné sous le nom

de **coeloblastula** (c'est le cas chez les Échinodermes ou les Amphibiens par exemple), par opposition à un autre type de blastula quasiment dépourvue de cavité nommée **sterroblastula** et que l'on observe notamment chez les Annélides (cf. fig. 1.2a). Enfin, selon le type d'œuf considéré, les divisions cellulaires ne pouvant avoir lieu que dans un champ spatial bien délimité (cf. infra), l'achèvement de la segmentation donne naissance à des blastula désignées sous les termes de **périblastula** (cas chez les Insectes) ou bien encore de **discoblastula**, par exemple chez les Mollusques Céphalopodes, les Sauropsidés (notamment les Oiseaux), les Poissons Téléostéens et les Mammifères ovipares (Protothériens) (cf. fig. 1.2b).

La plus ou moins grande abondance de vitellus ainsi que la répartition de celui-ci au sein de la cellule-œuf de départ, entraînent l'existence de deux grands types de segmentation. Elle est le résultat d'une règle constante faisant que plus les substances de réserves, sous la forme de plaquettes ou de globules vitellins, sont importantes dans le cytoplasme, plus les processus mitotiques sont entravés voire même empêchés. Ainsi distingue-t-on une **segmentation totale**, dite **holoblastique**, où les divisions cellulaires affectent l'ensemble de la masse cytoplasmique ovocytaire initiale, les

réserves vitellines y étant relativement peu abondantes, et une **segmentation partielle**, dite **méroblastique** où seule une partie restreinte du cytoplasme, caractérisée par sa pauvreté en vitellus, se trouve être le site exclusif des mitoses successives. Sont concernés

respectivement par ces deux types de segmentation, les œufs **alécithes**, **oligolécithes** et **hétérolécithes** d'une part, et les œufs **centrolécithes** et **télolécithes** d'autre part. Les caractéristiques de chacune de ces catégories d'œufs sont reportées dans le *tableau 1.3*.

Tableau 1.2 – Étapes principales de l'embryogenèse

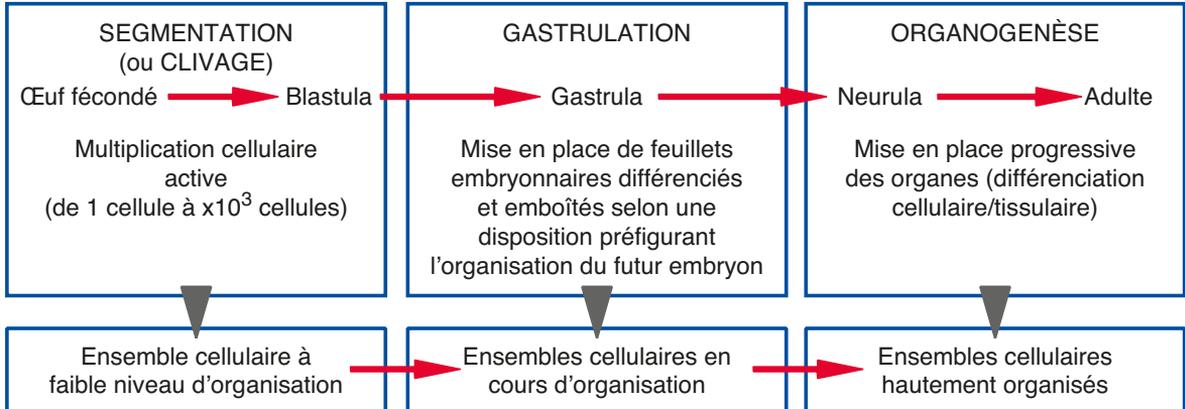
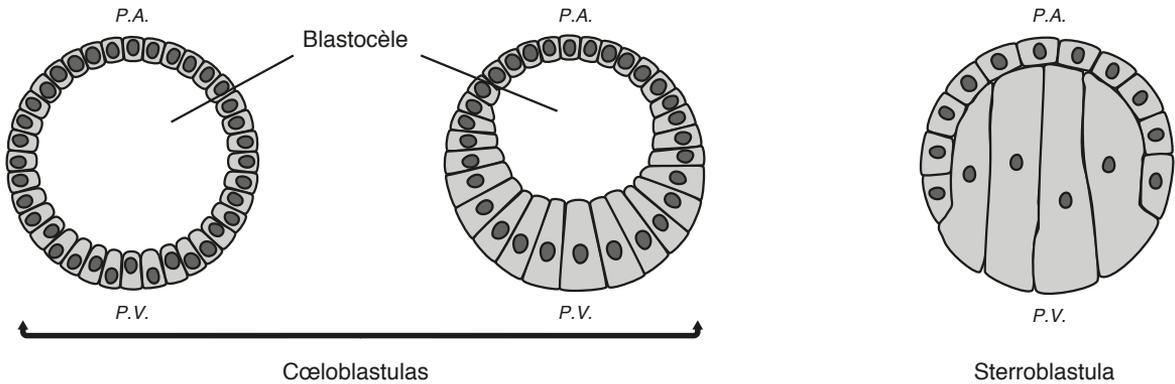


Tableau 1.3 – Caractéristiques des différentes catégories d'œufs

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

a) Coupes méridiennes de blastulas issues de segmentations holoblastiques



b) Coupes de blastulas issues de segmentations méroblastiques

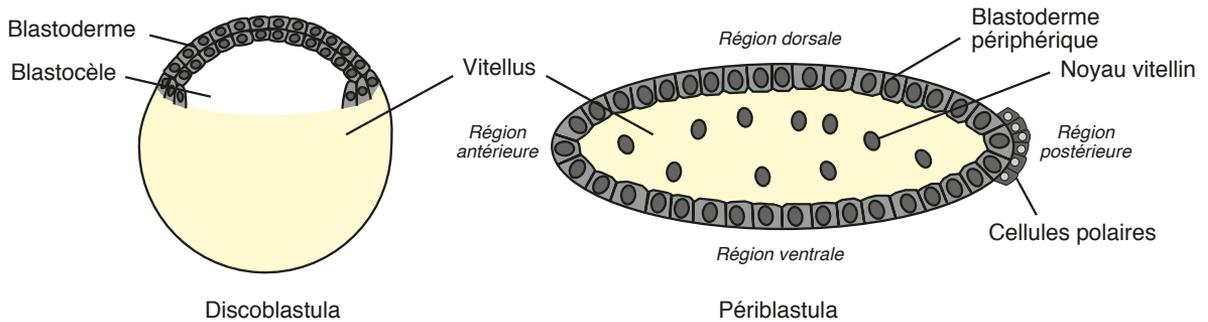


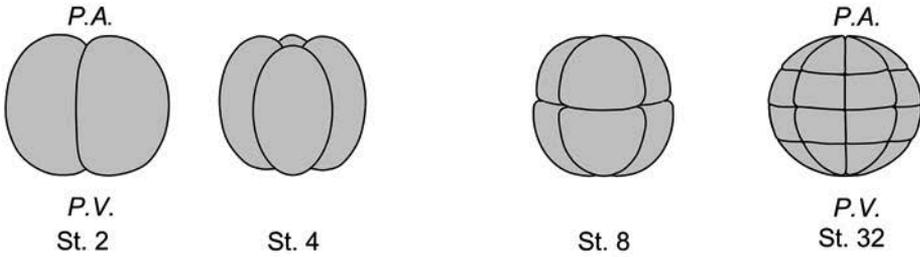
Figure 1.2 – Différents types de blastula

En fonction de la répartition des réserves vitellines et selon la mise en place des différents plans de clivage qui en découle, les cellules-filles issues d'un cycle de division donné peuvent être identiques ou différentes en taille. Particulièrement évidente dans le cas des œufs présentant une **segmentation holoblastique**, cette distinction se manifeste sous la forme de divisions dites **égales** ou **inégales** suivant les tailles relatives des blastomères obtenus (cf. fig. 1.3). En dehors du cas exceptionnel de l'Holothuride *Synapta digitata* chez qui toutes les divisions cellulaires de la segmentation sont égales, des divisions inégales surviennent plus ou moins précocement lors de la segmentation. Dans certains cas (par exemple chez certains Annélides, Mollusques et Nématodes), la division de la cellule-œuf peut être inégale. Dans d'autres cas, des divisions inégales surviennent lors du troisième (par exemple Amphibiens) ou quatrième (par exemple Echinodermes) cycle de

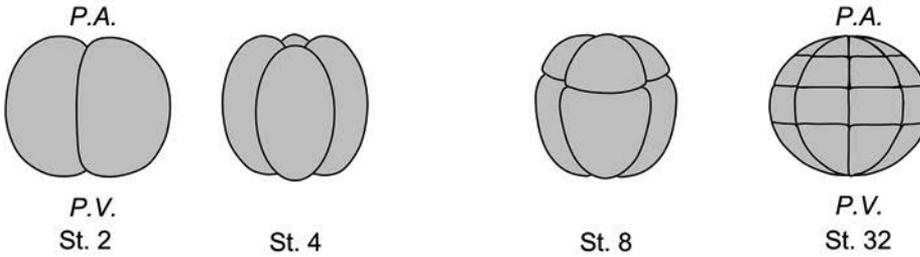
segmentation. Dans de très nombreux cas, les divisions inégales conduisent à la formation de deux types de cellules différant par leur taille : des petites cellules, souvent dans la partie animale de l'embryon, appelées **micromères** et des grandes cellules, généralement dans l'hémisphère végétatif, nommées **macromères**. Dans certains cas plus rares, des cellules avec une taille intermédiaire sont également présentes et sont désignées comme des **mésomères**. Ces termes désignent des différences relatives de taille de cellules au sein d'un embryon à un stade donné de la segmentation et n'ont pas de valeur absolue. Etant donné la réduction de la taille des cellules au cours des divisions successives de la segmentation (cf. *supra*), des micromères d'un stade précoce (par exemple 16 ou 32 cellules) pourront être significativement plus grandes que des macromères à des stades plus tardifs de la segmentation (par exemple chez la blastula).

a) Radiaire

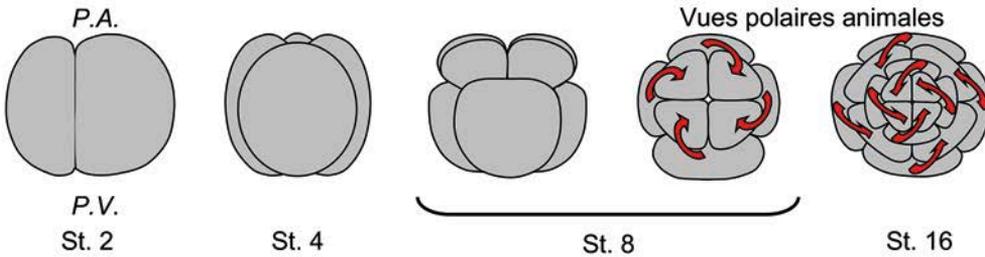
Égale (seul cas connu : *Synapta digitata*)



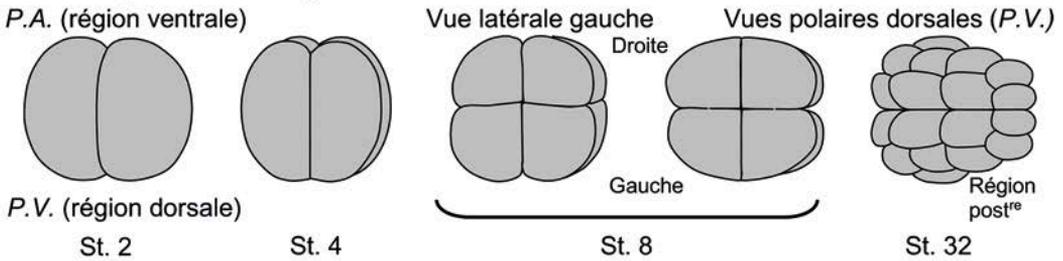
Inégale (ex : Amphibiens, Échinodermes)



b) Spirale (ex : Annélides, Mollusques)



c) Bilatérale (ex : Urochordés)



d) Rotationnelle (ex : Nématodes, Mammifères)

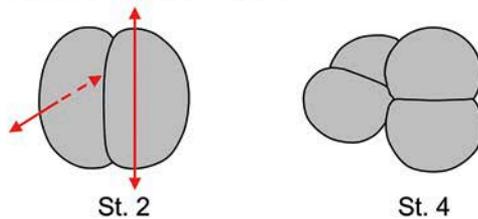


Figure 1.3 – Exemples de segmentations totales

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

Une dernière distinction fondamentale reste à évoquer à propos des modalités selon lesquelles peut se dérouler une segmentation totale. En effet, les dispositions relatives des plans de clivage se mettant en place au fil des cycles cellulaires successifs peuvent engendrer quatre types différents de segmentation qualifiés respectivement de **radiaire**, **spirale**, **bilatérale** et **rotationnelle** (cf. *fig. 1.3*).

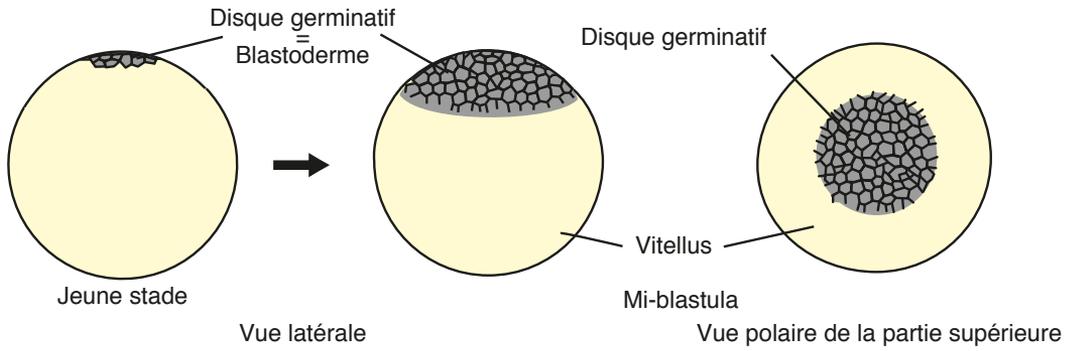
La **segmentation radiaire** est caractérisée par le fait que le plan de clivage d'un cycle de division donné est systématiquement perpendiculaire aux plans des divisions précédente et suivante. Les deux premiers plans de clivage contiennent l'axe qui relie les pôles animal et végétatif. Ces plans sont qualifiés de méridiens. Le troisième cycle de segmentation se fait avec un plan de clivage perpendiculaire à l'axe PA-PV (plan équatorial, c'est-à-dire à mi-chemin des deux pôles, ou plan latitudinal, c'est-à-dire plus proche d'un des deux pôles, selon les cas). On constate qu'il est possible dans les tout premiers stades d'un embryon à segmentation radiaire, de pouvoir fictivement joindre les pôles, animal et végétatif, sans être obligé de traverser l'un des blastomères mis en place (cf. *fig. 1.3a*). Ce type de segmentation est par exemple celui observé chez les Échinodermes ou chez les Amphibiens (cf. § 7.2.1, 10.2). En revanche, ceci n'est pas possible dans le cas d'une **segmentation spirale**, dans la mesure où, à chaque cycle de division, les fuseaux pivotent selon des angles de $\pm 45^\circ$ par rapport à l'axe PA-PV, ce qui aboutit à une disposition en quinconce des blastomères selon cet axe (cf. *fig. 1.3b*). Cette modalité particulière est présente chez plusieurs taxons de Lophotrochozoaires (cf. *infra*), en particulier les Annélides et Mollusques, et a donné lieu

à un regroupement de ces derniers dans un ensemble n'ayant pas de valeur taxinomique stricte, les Spiralia (cf. *chap. 3 et 4*). La **segmentation bilatérale** correspond au fait que dès les premiers stades de division, les blastomères se partagent et se disposent selon les axes antéro-postérieur et dorso-ventral du futur individu (cf. *fig. 1.3c*). Ce mode de segmentation s'observe en particulier chez les Urocordés (cf. § 8.2, *fig. 8.2*). La **segmentation rotationnelle** est caractéristique des embryons de Mammifères vivipares et est également présente chez les Nématodes. Sa particularité vient du fait que, contrairement à une segmentation de type radiaire, où les deux premières divisions sont méridiennes et s'effectuent perpendiculairement l'une par rapport à l'autre, à une première division méridienne succède une seconde division où l'un des blastomères se divise selon un plan équatorial cependant que l'autre réalise sa division selon un plan méridien (cf. *fig. 1.3d*).

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

Durant les premiers stades du développement, les embryons sont généralement sphériques et tant qu'aucun élément de symétrie autre que l'axe PA-PV ne s'est manifesté dans leur organisation, c'est ce dernier qui sert de référence pour caractériser les plans de coupe réalisés (cf. *fig. 1.5a*). En revanche, même si l'embryon est sphérique, lorsqu'une symétrie de type bilatéral s'est mise en place, l'utilisation d'expressions telles que coupes méridiennes ou équatoriales est à éviter voire à proscrire sauf si sont précisées, les concernant, des références explicites vis-à-vis du plan de symétrie bilatérale. Par ailleurs, l'emploi de l'expression coupe longitudinale est également à exclure pour désigner des coupes effectuées dans la grande longueur d'un animal exprimant une organisation bilatérale en raison de l'ambiguïté que ce terme occasionne en occultant la distinction possible entre coupes sagittales, parasagittales et frontales (cf. *fig. 1.5b*).

a) Discoïdale (ex : Oiseaux)



b) Superficielle (ex : Insectes)

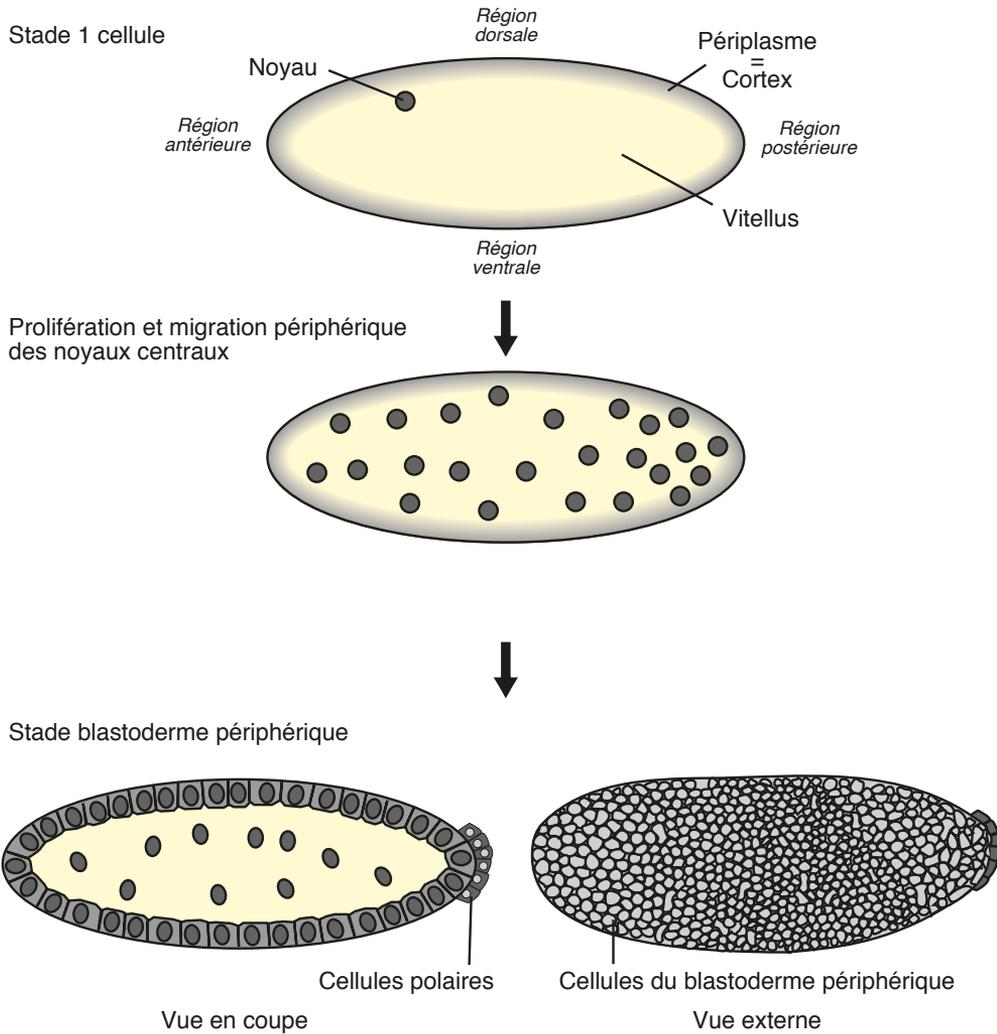
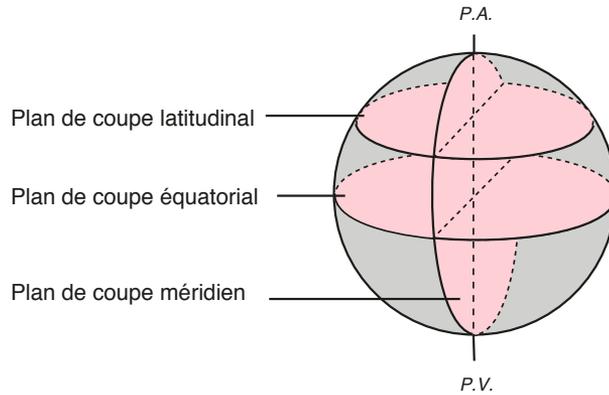


Figure 1.4 – Exemples de segmentations partielles

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



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

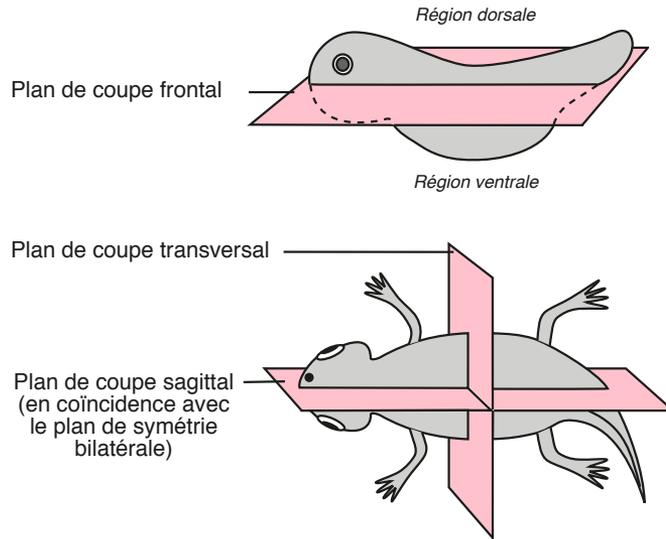


Figure 1.5 – Définition des différents plans de coupe

1.2.3 La gastrulation

a) Caractéristiques générales

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

Elle conditionne en effet chez l'individu la mise en place harmonieuse de l'organisation interne basée sur l'existence de tissus et d'organes différenciés agencés selon un plan caractéristique de l'espèce considérée.

Comme cela fut évoqué précédemment, le déroulement de cette phase primordiale se manifeste par une installation progressive de feuillet embryonnaires par le jeu de **mouvements** dits **morphogénétiques**. Ceux-ci sont à l'origine d'une disposition emboîtée des feuillets qui préfigure, de façon grossière, l'organisation générale de l'adulte. Au cours de ce processus, certains territoires cellulaires sont amenés à être refoulés à l'intérieur de l'embryon en faisant notamment intrusion dans le blastocèle lorsque celui-ci existe (cf. fig. 1.6). Généralement le matériel qui pénètre à l'intérieur de l'embryon forme une cavité en contact avec l'extérieur