

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. Foucher.

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

© Dunod, 1998, 2003, 2013, 2019

11, rue Paul Bert,

92240 Malakoff

www.dunod.com

ISBN 978-2-10-079202-3

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° 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 précoc	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 lécihocèle	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 indécidues	192
b) Placentations décidues	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.

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 fœtale 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 ploidie 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*.

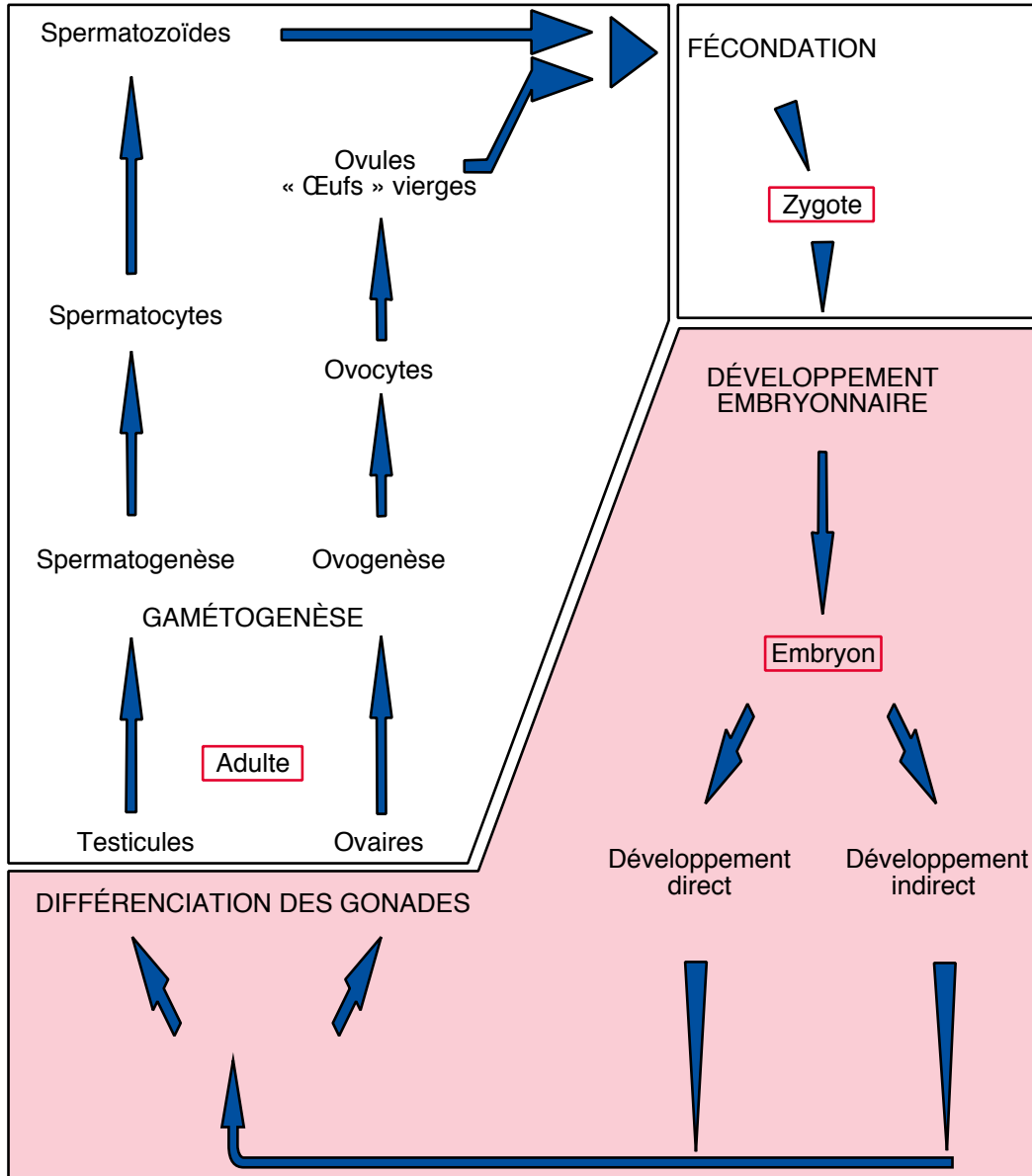
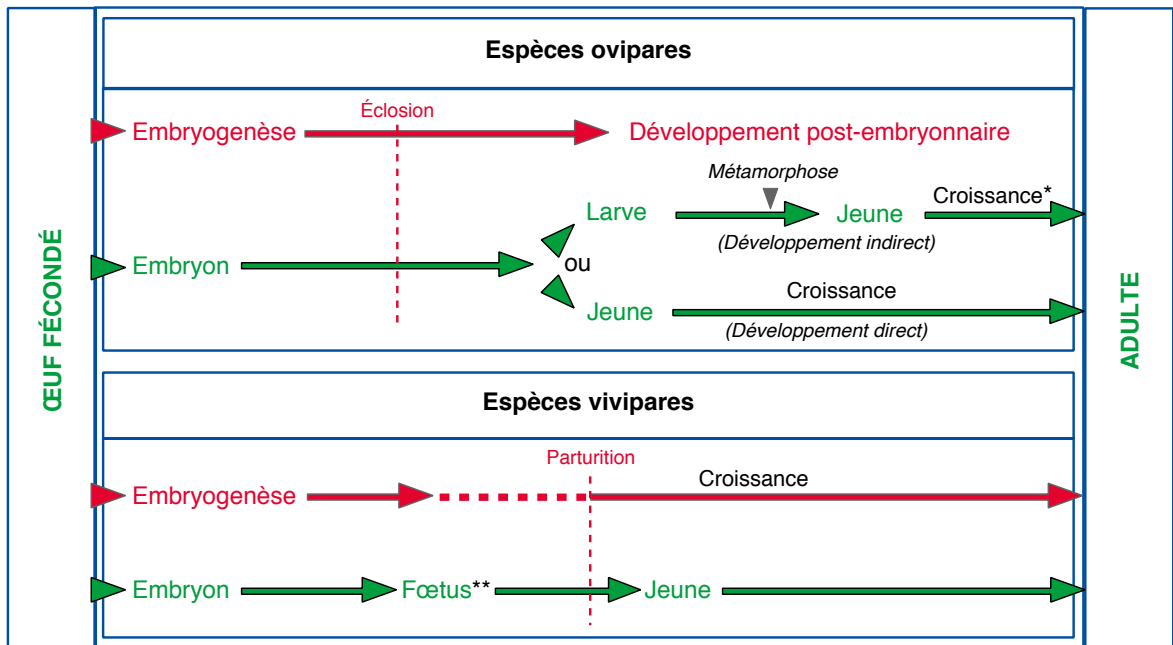


Figure 1.1 – Place du développement embryonnaire dans le cycle vital

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