

Le développement embryonnaire animal

I.1. Introduction

Chez les Métazoaires, la forme la plus typique de développement est celle qu'on observe dans la reproduction sexuée. Des cellules reproductrices haploïdes se différencient : les spermatozoïdes et les ovules. À la fécondation, elles fusionnent et forment un œuf ou zygote diploïde qui pourra se développer en un nouvel individu. C'est en effet pendant cette période que sont transcrits les premiers gènes qui contrôleront le plan d'organisation du futur organisme.

I.2. Les étapes du développement embryonnaire

Quelles que soient l'individu considéré, le développement embryonnaire va se dérouler de la même façon chez tous les métazoaires (figure 1). On observe plusieurs grandes étapes fondamentales :

La fécondation - La segmentation - La gastrulation - La neurulation - L'organogénèse

Remarque : Pour certains embryologistes, la fécondation précède le développement embryonnaire et n'en fait pas partie à proprement parler. Même chose pour la neurulation pour certains, elle n'est que le début de l'organogénèse.

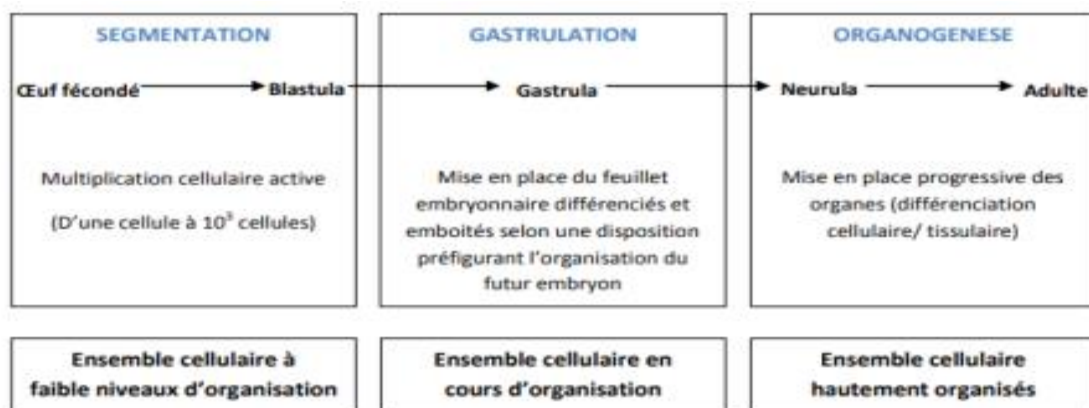


Figure 1: Les étapes du développement embryonnaire.

II. Eléments nécessaires au développement

Vitellogenèse et accumulation du vitellus

Sous le terme ancien de **vitellus** se regroupent des substances de réserve diverses. On distingue, apparaissant le premier, un vitellus glucidique (glycogène), puis un vitellus lipidique (graisses, phospholipides) et un vitellus protéique (protéines et phosphoprotéines). Le vitellus n'est pas synthétisé dans l'ovocyte. Les protéines et les phosphoprotéines sont élaborés dans le foie maternel. Elles sont amenées par la circulation sanguine et la vascularisation de la thèque interne. Le vitellus protéique, chez les Amphibiens, est organisé en inclusions, les plaquettes vitellines, formées de **phosvitine**, protéine hautement phosphorylée et de **lipovitelline**, contenant une forte proportion de lipides liés. Ces 2 protéines sont dérivées d'un précurseur commun de 470 kDa, la **vitellogénine**.

Leurs molécules sont organisées en un réseau cristallin observable en microscopie électronique. La vitellogénine est synthétisée sous le contrôle d'œstrogènes sécrétés par les cellules folliculeuses, qui stimulent dans le foie la synthèse des ARN-m correspondants et leur traduction. La phosvitine, un des dérivés de la vitellogénine, est soluble dans l'eau parce qu'incomplètement phosphorylée.

Après pénétration dans l'ovocyte, la phosphorylation s'achève, insolubilisant la phosvitine et les plaquettes vitellines se forment au voisinage des mitochondries où cette réaction s'est déroulée. Les cellules folliculeuses jouent un rôle dans le transit des éléments de vitellus prélevés dans le sang ; elles contribuent aussi à l'élaboration des molécules vitellines qui sont ensuite émises dans l'espace périovocyttaire et absorbées dans l'ovocyte par micropinocytose.

Les différentes enveloppes qui protègent le gamète

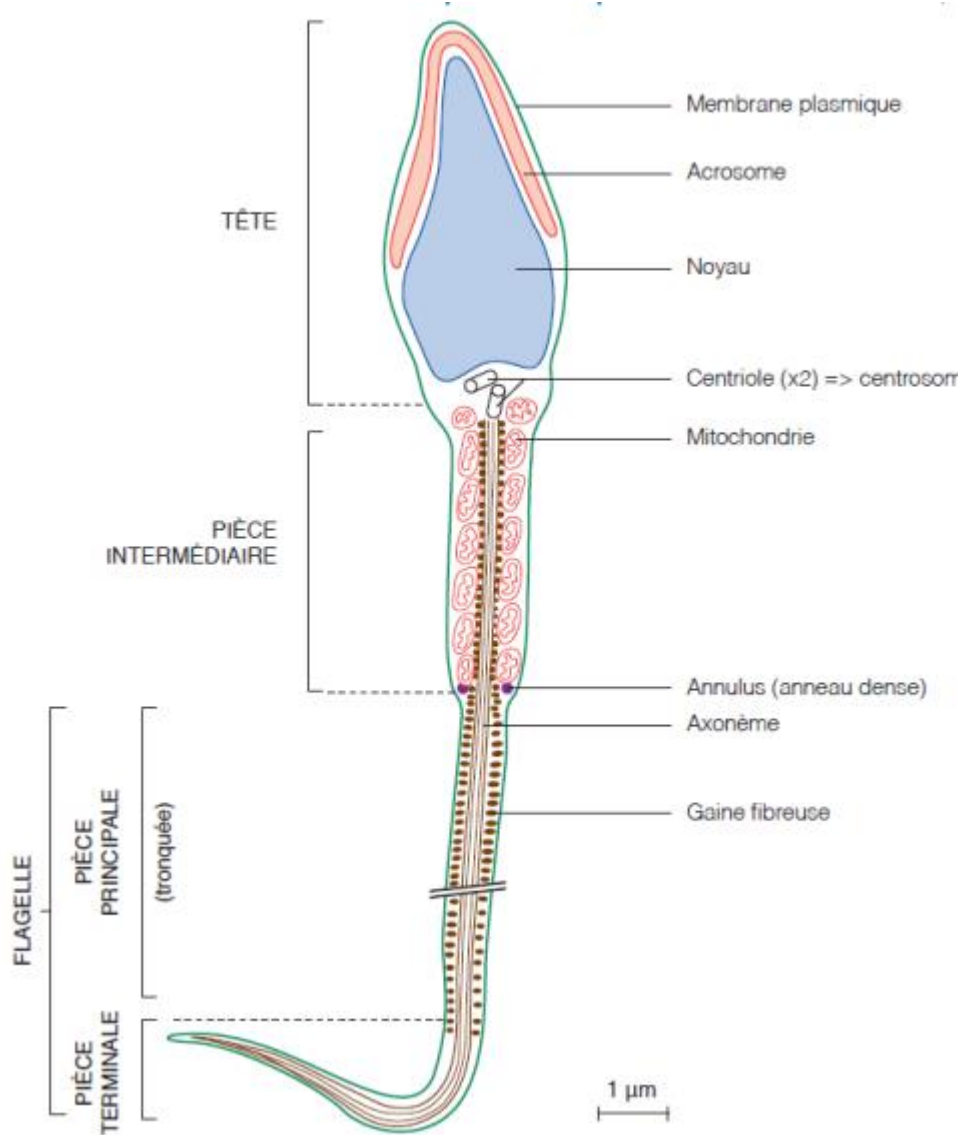
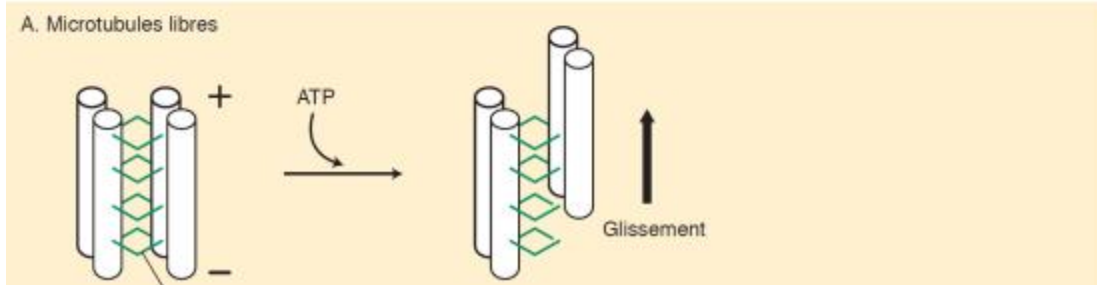
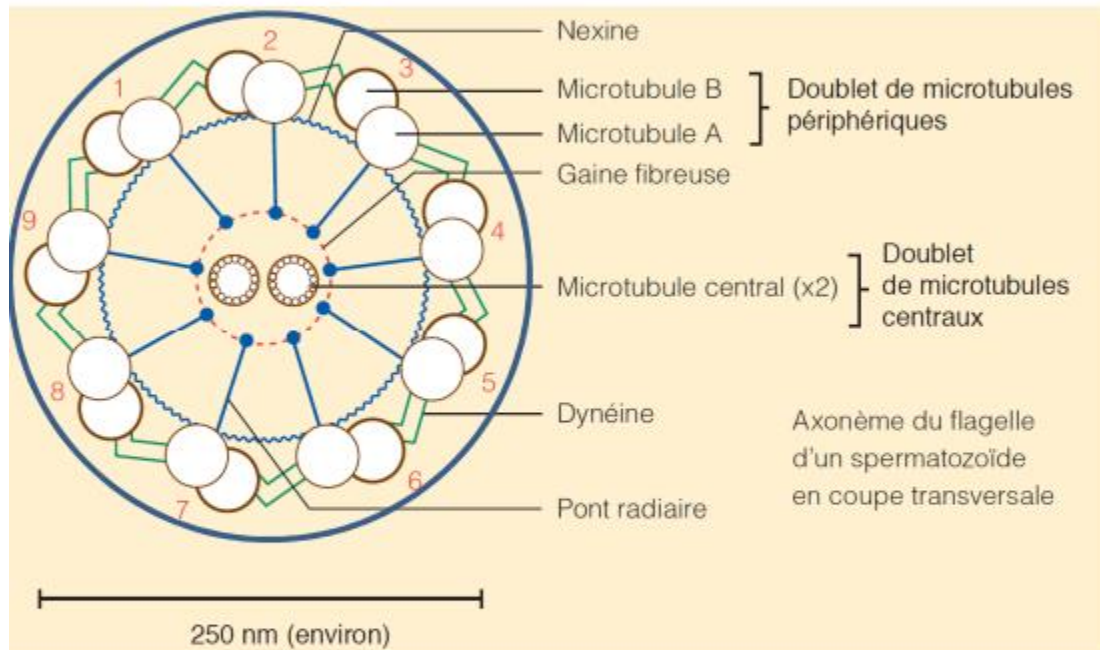


Figure : Spermatozoïde de Tétrapode (pièce terminale écourtée).

Les spermatozoïdes sont des cellules motiles (qui se déplacent seules) grâce au fonctionnement de leur flagelle. Celui-ci renferme un axonème constitué de 9 doublets de microtubules périphériques reliés les uns aux autres par des bras de dynéine (moteur moléculaire) et reliés à un doublet de microtubules centraux par d'autres protéines.

L'hydrolyse de l'ATP permet « la marche » des bras de dynéine sur les microtubules ; or comme ceux-ci sont fixés à leur base (ponts de nexine), ces mouvements entraînent la flexion du flagelle. Les mouvements répétés de flexion du flagelle permettent la propulsion du spermatozoïde.



Structure de l'ovule

Une description de la structure des ovules d'Amphibien, d'Oiseau et de Mammifère est relative à l'Embryologie descriptive.

De façon générale, l'œuf est une cellule polarisée. Chez les Amphibiens, cette polarité s'acquiert très tôt ; la polarité animale-végétative s'établit dans les ovogonies du xénope lorsque se constitue le nuage mitochondrial, ou corps de Balbiani, élément du plasmogermatif. Des ARN-m stables y sont déjà présents, comme ceux qui codent pour le facteur de transcription VegT . Ce nuage se localise d'abord au voisinage du noyau, et l'axe qui passe par le noyau et ce nuage constitue l'axe animal-

végétatif. Plus tard, la répartition des plaquettes vitellines obéit à cette polarité, avec un gradient de répartition croissant suivant un axe pôle animal – pôle végétatif. Il en résulte une position du noyau plus ou moins excentrée vers le pôle animal où il est entouré d'un cytoplasme plus pauvre en réserves vitellines, mais plus riche en ribonucléoprotéines. Sous la membrane plasmique se trouve une fine couche de cytoplasme visqueux, le cortex, riche en éléments cytosquelettiques, en particulier en microfilaments d'actine, et dépourvu de réserves vitellines.

Chez de nombreuses espèces (certains Mollusques, Échinodermes, Amphibiens Anoures, quelques Mammifères, etc.) il existe dans le cortex des vésicules de 1 à 2 mm de diamètre, les granules corticaux. Provenant de l'appareil de Golgi, ces vésicules contiennent des enzymes protéolytiques, diverses glycoprotéines, des mucopolysaccharides. Lors de la fécondation, leur contenu est déversé dans l'espace périovocytaire, ce qui jouera un rôle important dans la protection contre la polyspermie. Lors de la ponte ovulaire, l'ovule est une cellule qui est pourvue de protections particulières désignées sous les termes de membranes ou enveloppes primaires. Celles-ci, constituées dans l'environnement ovarien, correspondent, selon les espèces, à la membrane vitelline ou à la zone pellucide. Chez les espèces ovipares, durant son transit dans les voies génitales femelles précédant sa ponte dans le milieu extérieur, l'œuf fécondé ou non s'entoure de dépôts qui formeront les enveloppes secondaires (albumine, membrane coquillière et coquille chez les Sauropsidés, gangue muqueuse chez les Échinodermes et les Amphibiens). Quoique d'une origine différente, on assimile la corona radiata des Mammifères à une enveloppe secondaire.

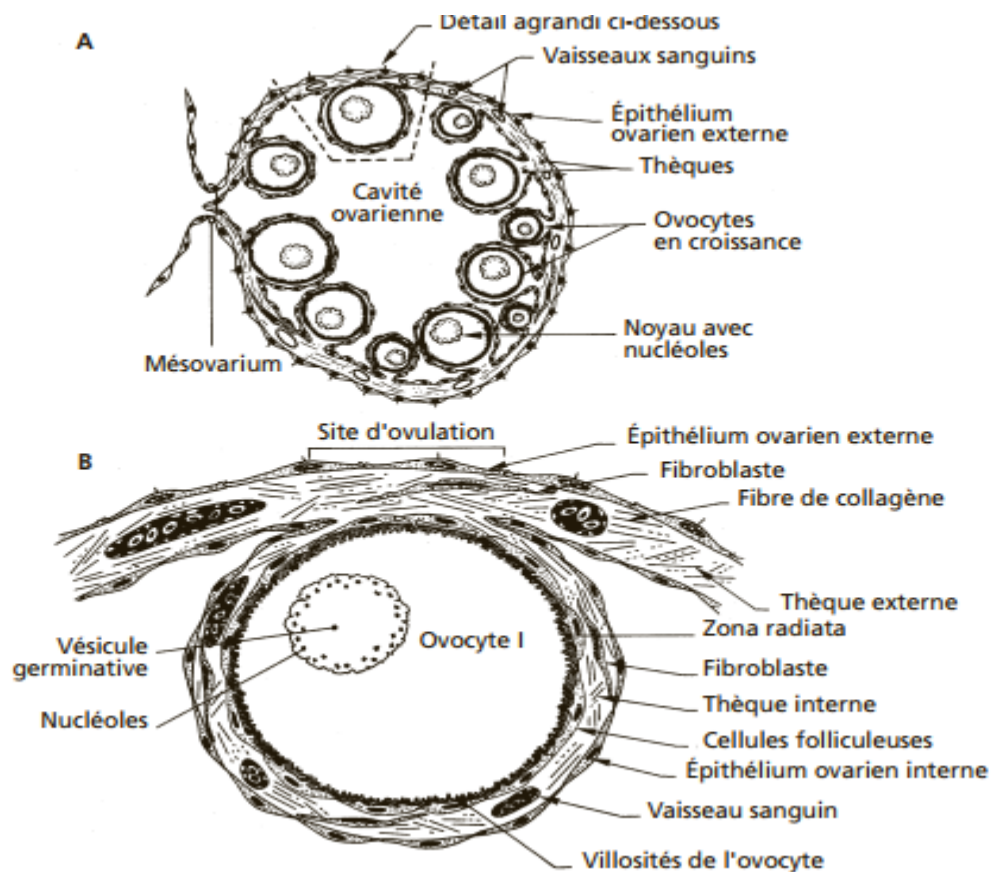


Figure – Ovaire et follicule ovarien d'Amphibien

A. Ovaire schématisé avec ovocytes en croissance; B. Détail d'un follicule.

Remarque 1:

Les ovocytes ne se développent qu'en association étroite avec des cellules somatiques qui les entourent et forment avec celles-ci des follicules. Chez les Vertébrés, ces ensembles possèdent une activité endocrine. Le gamète femelle pondu par l'ovaire et prêt à être fécondé peut, selon les taxons, être un ovocyte I (Annélides, Insectes), un ovocyte II bloqué en métaphase de division II de méiose (Vertébrés) ou un ovotide (Echinodermes). On lui donne l'appellation générale d'ovule, cette définition ne prenant pas en compte le stade de l'ovogenèse dans lequel se trouve cette cellule.

Remarque 2

Dans un follicule, l'ovocyte est entouré par une seule couche de cellules folliculeuses, une thèque interne très vascularisée (c'est en effet par la circulation sanguine que sont apportées les substances utilisées pour la vitellogenèse) et par l'épithélium ovarien interne. La thèque externe s'étend sous l'épithélium ovarien externe et n'enveloppe pas complètement le follicule. Elle contient des vaisseaux plus importants qui se ramifient dans la thèque interne. La croissance de follicules provenant d'une même vague mitotique saisonnière est synchrone. Les follicules ovariens chez les Amphibiens subissent une croissance importante à la fin de leur cycle, par accumulation de **vitellus** dans l'ovocyte pendant la fin de la phase diplotène. Celui-ci accroît son volume de 27 000 fois chez la grenouille. On distingue dans l'ovocyte une phase de petit accroissement qui dure environ 2 ans, c'est la **prévitellogenèse** et une phase de grand accroissement plus courte, inférieure à un an, c'est la phase de **vitellogenèse**.

I.3. La fécondation

La fécondation, c'est la formation à partir de la fusion d'un spermatozoïde et d'un ovocyte, d'une cellule souche diploïde et totipotente (zygote) qui sera à l'origine de différents tissus et organes d'un individu de l'espèce. 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 réalise à l'organisation du futur **embryon**, mais encore la destinée de certaines populations cellulaires.

I.3.1. Les différents types de fécondation

I.3.1.1. La fécondation externe :

Ce type de fécondation existe chez la plupart des animaux aquatiques. Malgré la nature du milieu créant un facteur de dilution néfaste à la fécondation, les rencontres entre gamètes sont néanmoins favorisées par différents moyens. Outre la production d'un grand nombre de gamètes, on constate une synchronisation de l'activité gaméto-génétique entre les deux sexes dépendant de facteurs environnementaux (saisons, cycles lunaires, etc.) et se soldant par l'émission simultanée des produits génitaux. Généralement, les pontes déclenchent aussitôt chez les mâles, l'émission de spermatozoïdes, comme chez les Annélides Polychètes. Ces facteurs déterminent aussi parfois des comportements de rassemblement des deux sexes en des milieux restreints, ce qui accroît les probabilités de la fécondation.

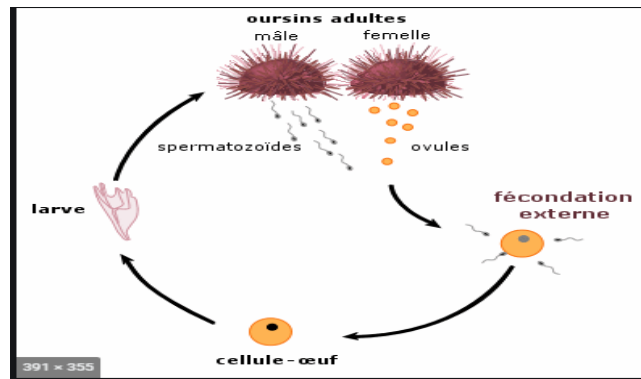


Figure 2 : caractéristique de la fécondation externe chez l'oursin

I.3.1.2. La fécondation interne

Chez les animaux terrestres (dont les Mammifères), la fécondation est interne et la maturation des ovules est contemporaine ou proche de l'insémination des spermatozoïdes. Cette simultanéité dans l'émission des gamètes est d'autant plus importante

que la durée de vie des cellules sexuelles émises est courte : chez l'Oursin (fécondation externe), quelques minutes pour les spermatozoïdes en concentration diluée, quelques heures pour les ovules; par contre chez l'homme (fécondation interne) les spermatozoïdes restent fertiles 2 jours, les ovules 24 heures.

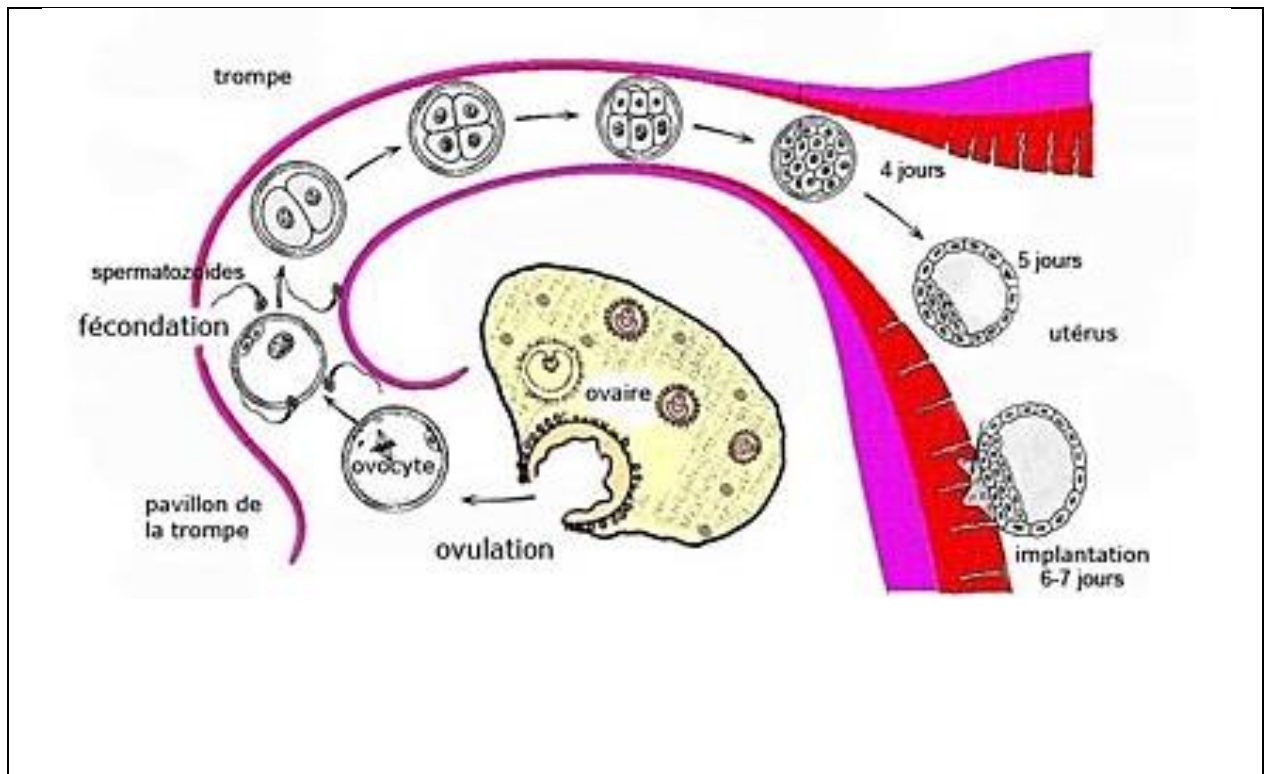


Figure 2 : La fécondation interne chez l'Homme

I.3.2. Les principales étapes de la fécondation :

La pénétration des spermatozoïdes à travers la barrière cellulaire de la corona radiata est facilitée par la dissociation partielle du ciment intercellulaire sous l'action d'enzymes sécrétées par les parois de l'ampoule de l'oviducte.

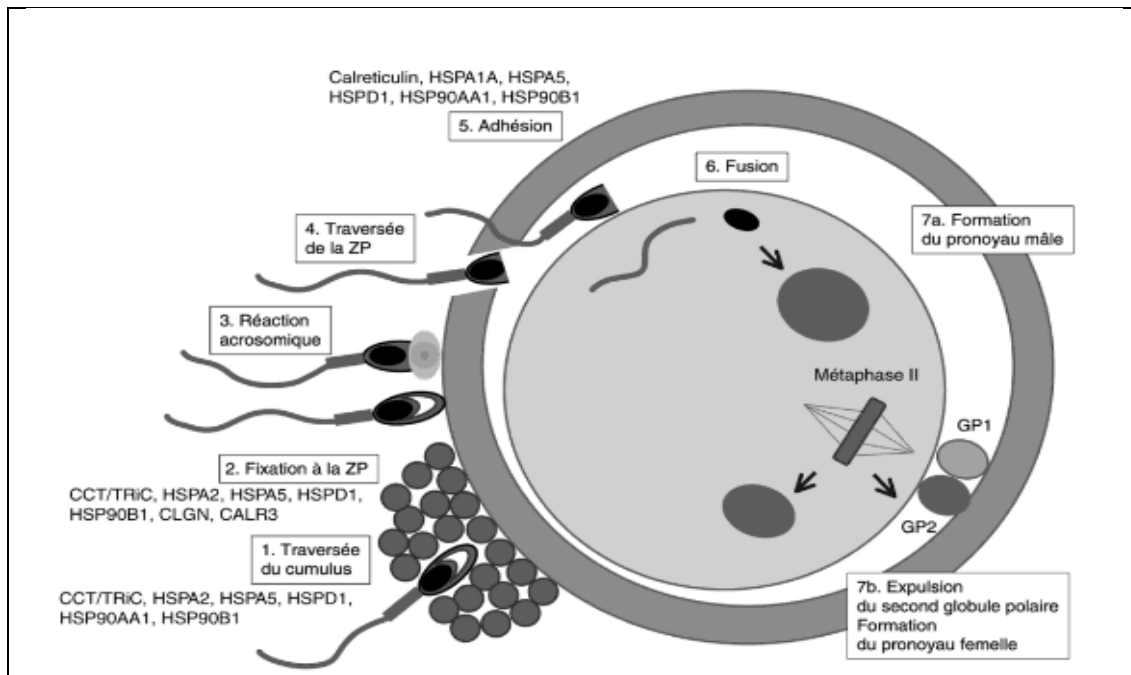


Figure 3 : Les étapes de la fécondation

I.3.2.1. Reconnaissance et adhérence des gamètes

De profondes analogies ont été observées dans les diverses étapes de la fécondation décrites chez plusieurs espèces de Vertébrés et d'Invertébrés. Le spermatozoïde arrive au contact de la membrane plasmique ovulaire grâce à la libération des enzymes hydrolytiques qui s'effectue lors de la réaction acrosomique, ce qui lui permet de digérer et de traverser les enveloppes entourant l'ovule.

I.3.2.2. Adhérence du spermatozoïde à la zone pellucide

La pénétration des spermatozoïdes à travers la barrière cellulaire de la corona radiata est facilitée par la dissociation partielle du ciment intercellulaire sous l'action d'enzymes sécrétées par les parois de l'ampoule de l'oviducte. Chez les Mammifères, la fixation à la zone pellucide se réalise en deux étapes entre lesquelles se produit la réaction acrosomique. L'interaction spermatozoïde-zone pellucide est de type ligand-récepteur. Trois constituants majeurs de la zone pellucide formant le complexe glycoprotéique ont été identifiés. Deux glycoprotéines, ZP2 et ZP3, forment des chaînes hétérodimériques à séquence répétée reliées entre elles par une troisième glycoprotéine ZP1. La fixation spécifique du spermatozoïde s'effectue au niveau de ZP3. Des galactosyltransférases de 60kD, ancrées dans la membrane plasmique péri-

acrosomique du spermatozoïde, reconnaissent des résidus N-acétyl-glucosamine portés par ZP3 et se lient à ceux-ci. ZP3 peut se lier avec au moins trois protéines de la membrane plasmique des spermatozoïdes. Outre la galactosyltransférase déjà citée, deux autres constituants ont été identifiés chez la souris, une protéine de 56 kDa, la SP56, se fixant sur un galactose terminal de ZP3 et une kinase transmembranaire de 95 kDa, la SP95, qui développe une activité tyrosine kinase consécutive à l'établissement de la liaison avec ZP3.

Remarque : Chez des Mammifères autres que la souris, de nombreuses similitudes sont observées concernant cette première étape de fixation, avec l'implication de molécules présentant de fortes homologues avec ZP3 de souris et des récepteurs spermatiques qui sont soit identiques à ceux qui ont été cités précédemment, soit différents (α -D-mannosidase au lieu de galactosyltransférase chez l'homme).

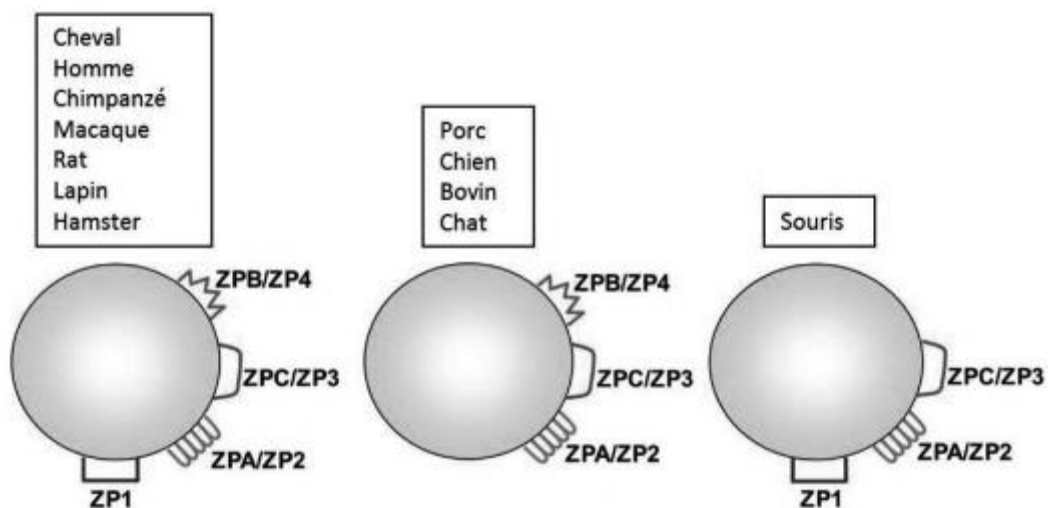


Figure 4: Composition glycoprotéique de la zone pellucide chez les espèces

I.3.2.3. Réaction acrosomique

La liaison entre ZP3 et les protéines transmembranaires provoquant la libération de Ca^{++} intracellulaire, ce qui favorise alors indirectement des fusions entre la membrane externe de l'acrosome et de la membrane plasmique de la tête spermatique. ceci entraîne la formation de pores membranaires et la libération par exocytose du contenu enzymatique de l'acrosome. Parmi les enzymes libérées lors de la réaction acrosomique,

- l'hyaluronidase qui dégrade l'acide hyaluronique contenu dans la zone pellucide ;
- l'acrosine, enzyme protéolytique après son activation, déstabilise les liaisons existant entre les protéines ZP1, ZP2 et ZP3 en modifiant la conformation de ZP1 qui a une fonction de lien entre ZP2 et ZP3.

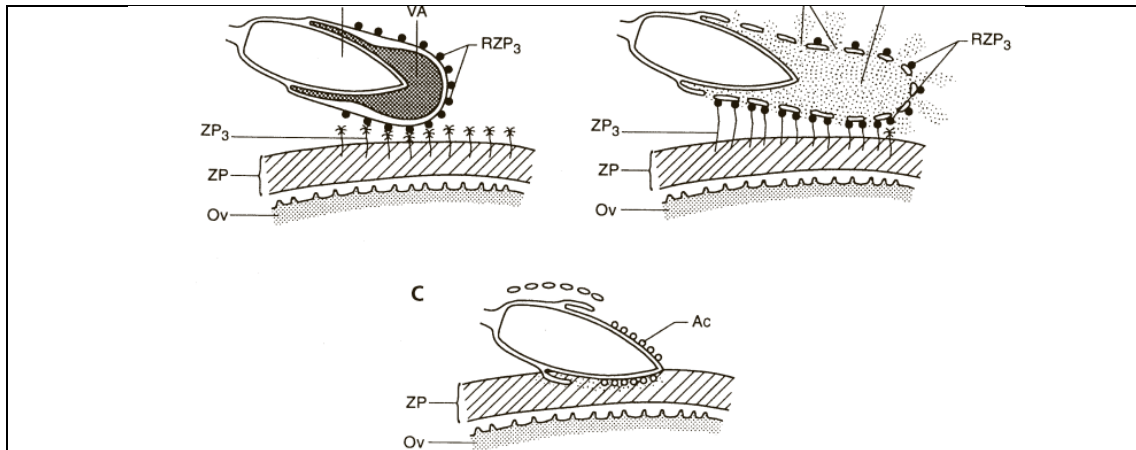


Figure 5: Réaction acrosomique au cours de la fécondation chez un Mammifère.

A : Le spermatozoïde entre en contact avec la zone pellucide et se lie à la protéine ZP3 par divers récepteurs R ZP3. B : Les récepteurs spermatisques s'agrègent; la membrane externe de l'acrosome et la membrane plasmique fusionnent et des pores se forment d'où s'échappent les enzymes de l'acrosome. C : La tête spermatisque pénètre dans la zone pellucide, digérée localement par l'acrosine fixée sur la paroi interne de l'acrosome.

Ac. : acrosine, Ny. : noyau spermatisque, Ov. : ovocyte, P. : pores de l'acrosome. VA. : vésicule acrosomique, ZP : zone pellucide.

I.3.2.4. Pénétration à travers la zone pellucide

Suite à la réaction acrosomique, la membrane plasmique péri-acrosomique est désorganisée et les récepteurs portés par celle-ci ne peuvent plus maintenir la fixation de la tête spermatisque à la zone pellucide. Cette fixation est alors assurée par un second type de liaison s'établissant entre ZP2 et un récepteur porté par la membrane interne de la vésicule acrosomique mise à nu au cours de la réaction acrosomique. Ce récepteur, PH20, primitivement identifié chez le cobaye, a été ensuite mis en évidence chez diverses espèces de Mammifères. Chez l'homme et la souris, c'est une protéine

SPAM-1 (pour « SPerm Adhésion Molécule-1 ») présentant un haut degré de similitude avec PH20 qui a été identifiée.

La digestion locale de la zone pellucide au niveau de la zone de contact avec le spermatozoïde, permet d'aider la pénétration de ce dernier, celle-ci s'effectuant principalement par des mouvements mécaniques. S'insinuant par l'ouverture pratiquée dans la zone pellucide, le spermatozoïde entre en contact, au niveau de sa coiffe post-acrosomique, de façon tangentielle avec les microvillosités ovocytaires.

I.3.2.5. Fusion des gamètes

Chez les mammifères, les fertilines (la fertiline B), protéines de la membrane interne de l'acrosome se lient aux intégrines de la membrane de l'ovocyte et sont directement impliquées dans le processus de fusion. Chez l'oursin, la bindine serait susceptible de remplir ce rôle dans la mesure où a été observée, à son extrémité N-terminale, une séquence de résidus hydrophobes capable d'induire la fusion de vésicules phospholipidiques. La fusion a lieu entre la membrane latérale du spermatozoïde et celle des villosités de l'ovocyte.

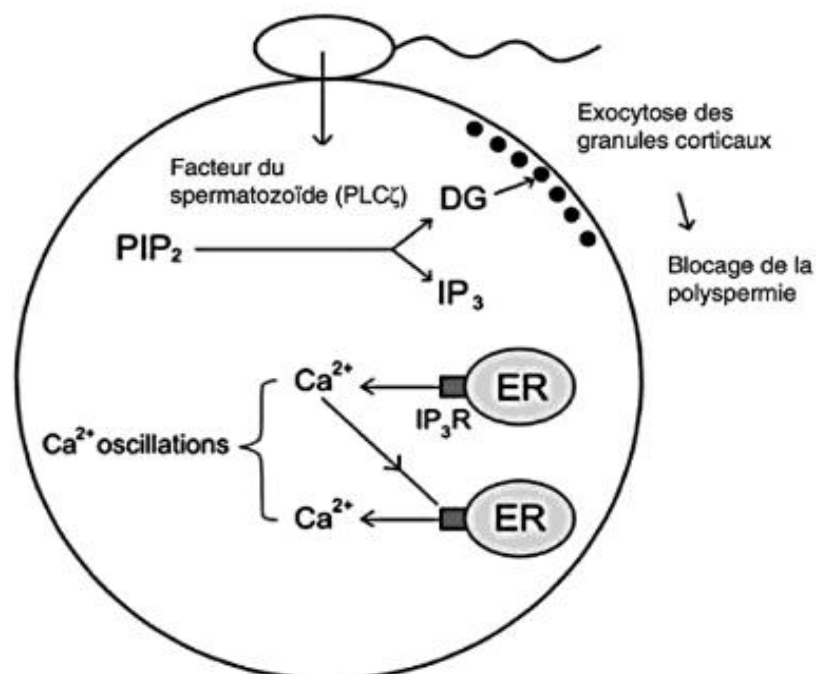


Figure 6: réactions moléculaires impliquées après la fusion des gamètes

I.3.2.6. Emission des granules corticaux et formation de la membrane de fécondation

La fusion des gamètes va déclencher l'exocytose des granules corticaux situés sous la membrane plasmique de l'œuf. Elle commence dans la zone de fusion et s'étend en quelques secondes ou dizaines de secondes à l'œuf tout entier. Leurs enzymes, libérées, modifient la zone pellucide et rendent sa partie interne, imperméable aux spermatozoïdes arrivés après le spermatozoïde fécondant.

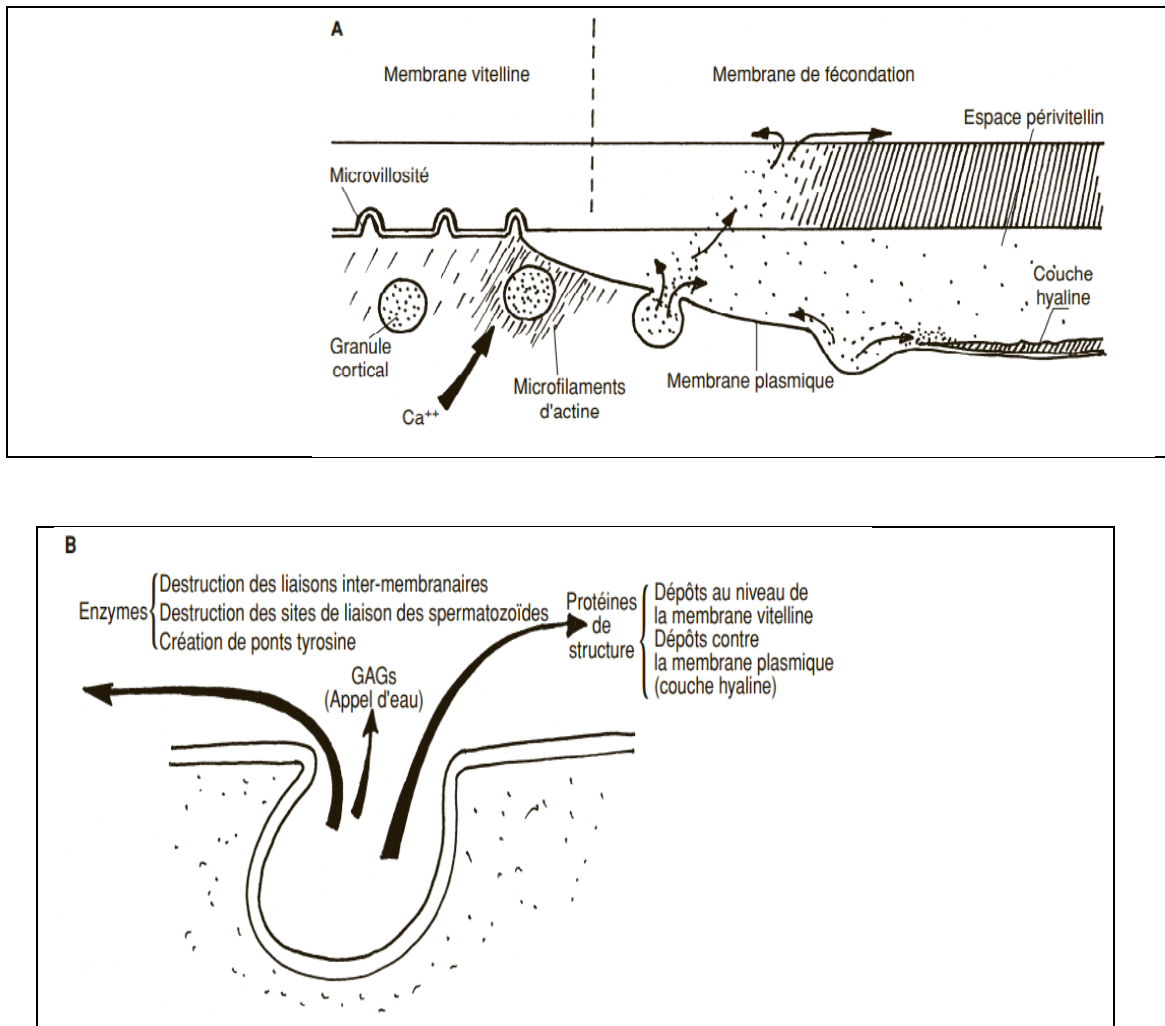


Figure 7: Formation d'une membrane de fécondation.

A : les granules corticaux s'ouvrent et leur contenu se répand dans l'espace périvitellin qui s'agrandit. La membrane vitelline se transforme en membrane de fécondation. Une couche hyaline (chez l'oursin) s'étale à la surface de la membrane plasmique. B : Détail des fonctions exercées par les composants des granules corticaux libérés lors de la fécondation.

I.3.2.7. Activation ovocytaire et formation des pronoyaux

L'entrée du spermatozoïde provoque une activation de l'ovocyte qui achève sa seconde division méiotique et expulse son deuxième globule polaire. Le centriole spermatique est incorporé dans le cytoplasme de l'ovule et sera à l'origine du fuseau mitotique au cours de la phase de segmentation.

I.3.2.8. Fusion des noyaux (amphimixie)

Dans les œufs sans vitellus (mammifères), les deux noyaux migrent vers le centre de l'œuf. Dans les œufs riches en vitellus (oiseaux, reptiles, insectes) la fusion des noyaux se fait au pôle animal dépourvu de vitellus. Les protamines contenues dans la chromatine du noyau mâle sont remplacées par les histones. Les deux noyaux fusionnent avec formation d'une enveloppe nucléaire unique. Les chromosomes paternels et maternels s'individualisent, ils s'apparient et s'organisent à l'équateur du fuseau achromatique de la première division de segmentation.

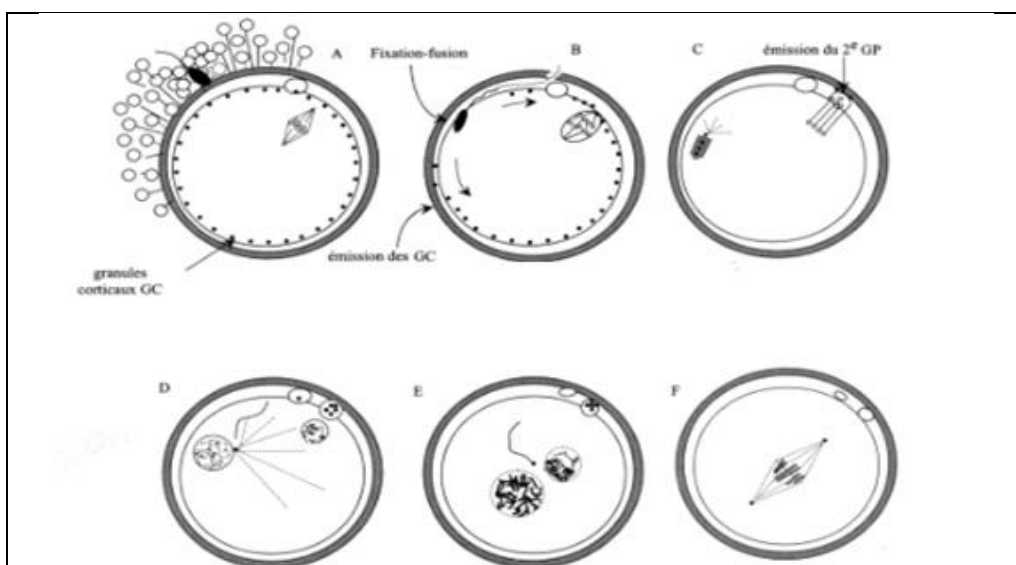


Figure 8: Evènements nucléaires lors de la fécondation

A : arrivée du spermatozoïde fécondant ; **B** : début de la pénétration, émission des granules corticaux et anaphase de second division méiotique ; **C** : décondensation du noyau du spermatozoïde, émission du second globule polaire ; **D** : développement du spermaster ; **E** : les pronuclei occupent une position subcentrale ; réplication de l'ADN ; **F** : première division de segmentation ; les chromosomes sur la plaque métaphasique sont décondensés.

I.4. La segmentation (ou clivage)

Elle correspond à des divisions cellulaires assurant le passage de l'état unicellulaire à l'état pluricellulaire sans augmentation du volume globale. Les cellules obtenues sont 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 nucléo-cytoplasmique généralement très faible chez l'ovocyte va progressivement s'approcher des valeurs standards observées pour l'espèce considérée.

I.4.1. Les différents types de segmentation

Le mode de segmentation est fonction de la quantité de réserve en vitellus que l'œuf aura accumulé, on distingue différents types d'œufs :

- Un œuf *alécithe* est un œuf ayant aucune réserve vitelline (cas des mammifères)
- Un œuf *oligolécithe* est un œuf ayant peu de réserve vitelline (cas des échinodermes).
- Un œuf *hétérolécithe* est un œuf ayant des réserves vitellines relativement importantes mais inégalement réparties (cas des amphibiens).
- Un œuf *téolécithe* est un œuf au vitellus abondant, présent chez les reptiles, les oiseaux et les mollusques.
- Un œuf *centrolécithe* est un œuf au vitellus placé au niveau central, spécifique aux insectes (tableau 1).

Tableau 1 : Caractéristiques des différentes catégories d'œufs

| Types d'œufs | Quantité de vitellus | Répartition cytoplasmique | Taille | Exemple 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) |

On distingue les œufs à segmentation totale (alécithes, oligolécithes et hétérolécithes), les œufs à segmentation partielle (télolécithes, centrolécithes).

I.4.1.1. La segmentation totale (ou holoblastique):

Cette distinction se manifeste sous la forme de divisions dites égales ou inégales suivant les tailles relatives des blastomères obtenus. 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, 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).

- la segmentation holoblastique présente quatre types:

a- La segmentation radiaire :

Ce type de segmentation est rencontré chez les Vertébrés et les Echinodermes. Au cours de la segmentation des sillons méridiens et horizontaux alternent régulièrement lors des premières divisions. Cette segmentation entraîne une superposition des blastomères situés exactement les uns au-dessus des autres. La blastula présente une symétrie radiaire par rapport à l'axe de symétrie de l'œuf (figure 9 a).

b- La segmentation spirale

Cette segmentation caractéristique notamment des Annélides et des Mollusques autres que les Céphalopodes. En effet, dès la 3^{ème} division, les blastomères de l'hémisphère animal sont décalés latéralement par rapport à ceux de l'hémisphère végétatif et se superposent à la jonction de deux blastomères végétatifs adjacents. Cette disposition résulte de l'orientation oblique des fuseaux mitotiques qui, observés depuis le pôle animal, forment une spirale qui s'enroule dans le sens des aiguilles d'une montre (spirale dextre) ou inverse (spirale senestre). Au cours des divisions ultérieures, la disposition alternée des blastomères se maintient, l'obliquité des fuseaux alternant vers la droite et la gauche (figure 9 b)

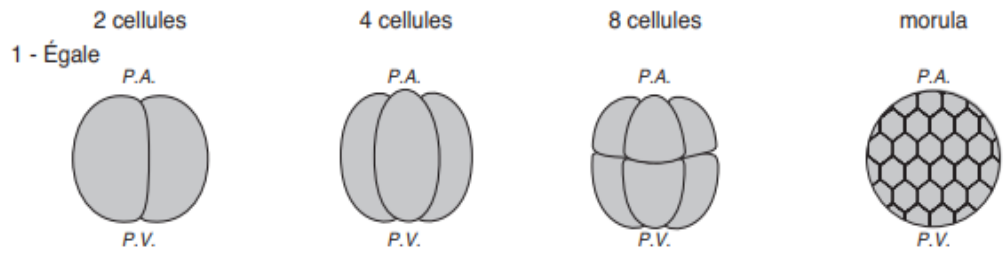
c- La segmentation bilatérale

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. Ce mode de segmentation s'observe en particulier chez les Urocordés .

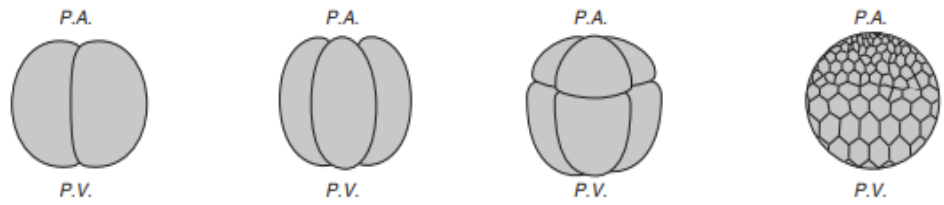
d- La segmentation rotationnelle

Elle 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 (figure 9 c).

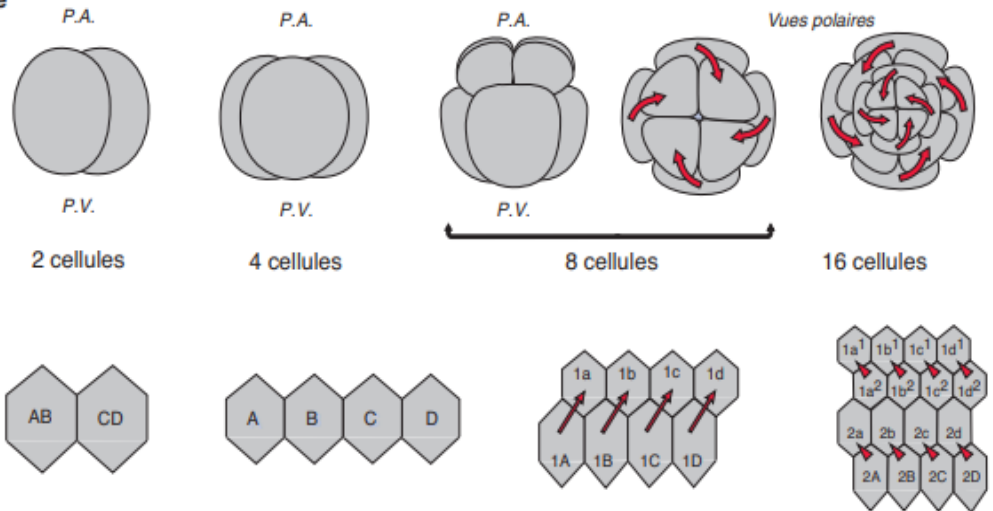
a) Radiaire



2 - Inégale



b) Spirale



c) Rotationnelle

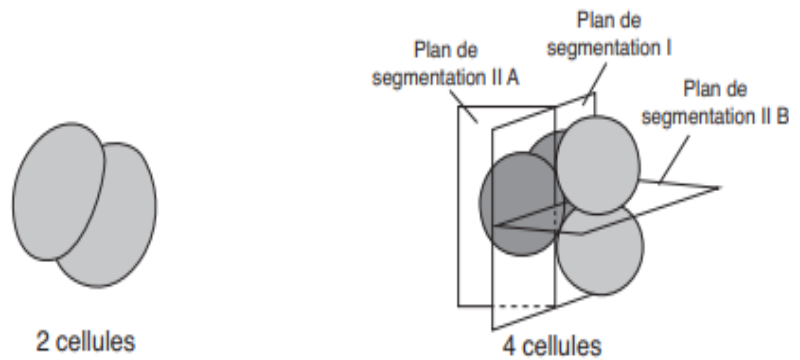


Figure 9: Exemples de segmentations totales

- La blastula issue d'une segmentation holoblastique présente deux types:

A- **Une coeloblastula** : Quand l'œuf est pauvre en vitellus, l'invagination prédomine. C'est une présentation d'un sphéroïde creux comportant une seule couche de blastomères le plus souvent ciliés, entourant une cavité, dénommée blastocoèle (Œufs alécithes, oligolécithes, hétérolécithes).

B- **Sterroblastula** : Si l'œuf est riche en vitellus. Le blastocoèle est obstrué par quelques gros blastomères chargés de réserves. La blastula prend l'aspect d'un amas cellulaire compact, appelé stéréoblastula. (Œufs à segmentation spirale : annélides, plathelminthes).

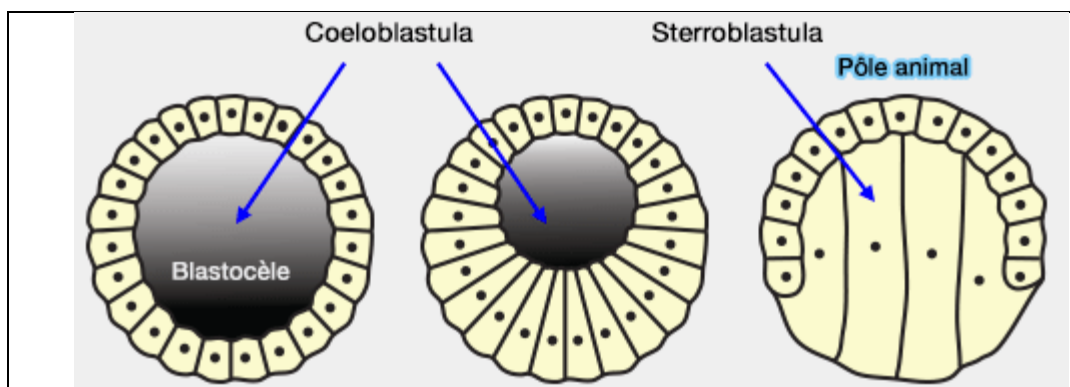


Figure : Type de blastula issue de la segmentation holoblastique

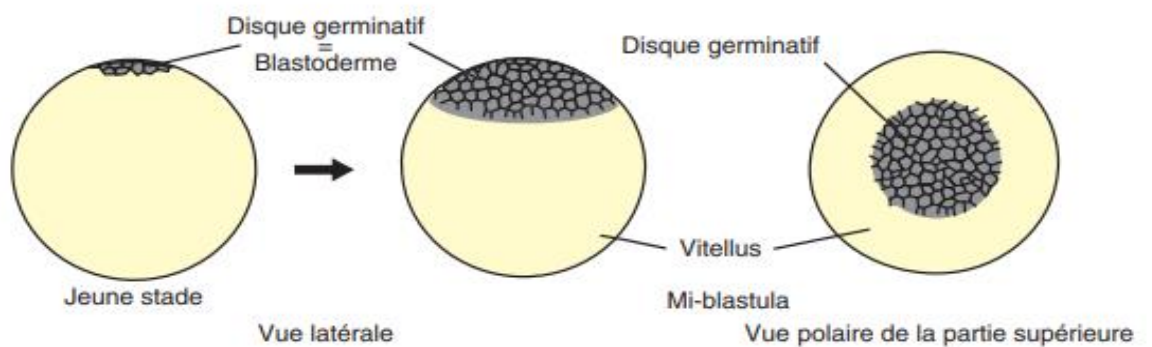
I.4.1.2. La segmentation partielle (ou méroblastique)

Chez les œufs très riches en vitellus, la segmentation dans l'hémisphère végétatif est progressivement ralentie. Elle est totalement inhibée dans les œufs télolécithes des Mollusques Céphalopodes, des Poissons, des Oiseaux et des Reptiles. La segmentation n'intéresse qu'un disque de cytoplasme dépourvu de réserves, contenant le noyau de fécondation et situé au niveau du pôle animal : c'est le disque germinatif désigné sous le terme de *blastoderme*.

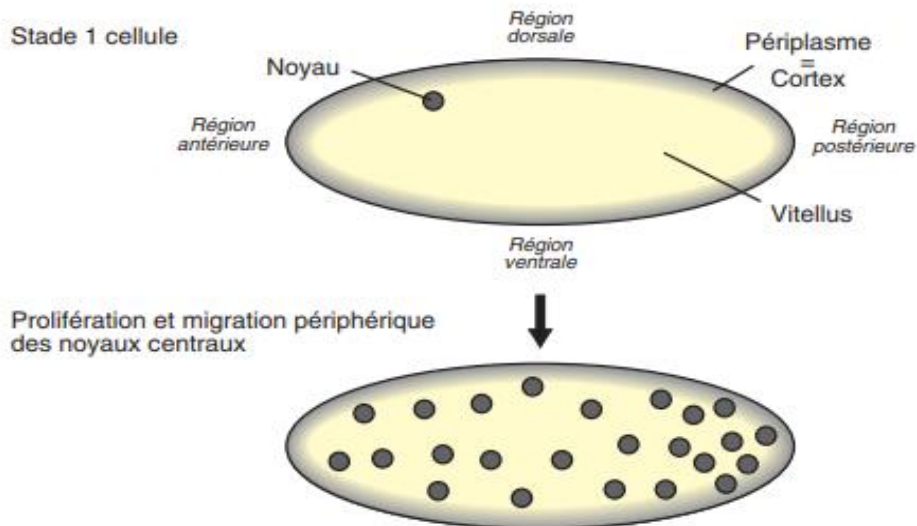
Deux modalités différentes sont observées selon que l'on se trouve en présence d'œufs télolécithes ou centrolécithes. Dans le premier cas, (œufs télolécithes) les divisions de segmentation ne se déroulent que dans une petite enclave cytoplasmique

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. 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 surface du germe, donnant ainsi naissance à une pérblastula (**figure 10**).

a) Discoïdale



b) Superficielle



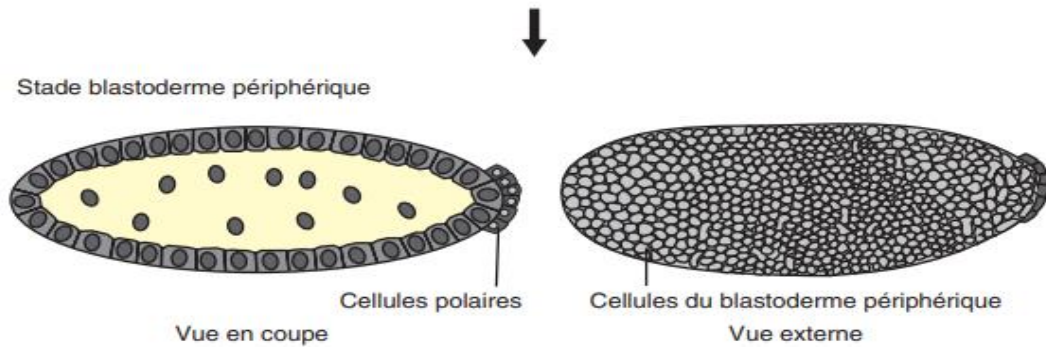


Figure 10 : Exemples de segmentations partielles

I.5. La gastrulation

C'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. La gastrulation consiste en la mise en place dans l'embryon des trois feuillettes fondamentales grâce aux mouvements morphogénétiques des cellules : mouvements cellulaires coordonnés dans le temps et dans l'espace et qui vont remanier la position des blastomères dans la blastula. Ces mouvements sont à l'origine de la morphogénèse (à l'origine de l'établissement de la morphologie du futur individu).

Chez certains animaux didermiques. L'embryon commence par édifier une blastula, comportant une seule couche de cellules épithéliales délimitant une cavité. La blastula évolue en gastrula par invagination. Sans perdre leur cohésion, certaines cellules de l'épithélium blastulé se déforment. En s'incurvant, elles creusent dans la paroi de la blastula une dépression, puis une cavité secondaire, qui reste en communication avec l'extérieur par un orifice, dénommé blastopore. Ainsi se construit un embryon didermique, comportant deux couches cellulaires disposées autour d'une cavité à vocation digestive. Les cellules restées en surface forment l'ectoderme, tandis que celles qui s'invaginent constituent l'endoderme. L'invagination représente probablement le mode ancestral de gastrulation, par lequel se seraient édifiés les premiers organismes pourvus d'une cavité digestive. Elle serait apparue chez un métazoaire archaïque structuré comme une blastula. Des mouvements internes engendrés par le cytosquelette auraient contraint les cellules qui construiront l'endoderme à se déformer et à s'invaginer.

Ce scénario évolutif attribue à l'endoderme un rôle bien plus important qu'à l'ectoderme dans l'embryogenèse des métazoaires primitifs. Une telle tendance se retrouve chez de nombreux animaux actuels : le territoire appelé à s'invaginer exerce sur la morphogenèse précoce une action bien plus forte que celui qui demeure en surface. Cette prépondérance s'explique par une distribution inégale des produits de certains gènes dans l'œuf et le jeune embryon : ces produits sont localisés dans le territoire qui va s'invaginer.

I.5.1. Modalités de la gastrulation

Suivant les modalités des mouvements morphogénétiques, on peut définir plusieurs types de gastrulation :

A- La gastrulation par invagination (ou embolie) : (ex : Oursins)

Elle s'intéresse des embryons possédant un blastocèle développé et des cellules endodermiques peu volumineuses. Les cellules de l'hémisphère végétatif s'enfoncent dans le blastocèle qui se réduit et tend à disparaître. Il délimite une seconde cavité, l'intestin primitif (ou l'archentéron) qui s'ouvre à l'extérieur par le blastopore. Les éléments mésodermiques migrent entre l'endoderme et l'ectoderme à la fin de la gastrulation, l'endoderme limite l'archentéron (ex : Oursins).

B- La gastrulation par épibolie

Lorsque les blastomères végétatifs sont trop volumineux pour s'enfoncer à l'intérieur du blastocèle, ou lorsque le blastocèle est virtuel (ex : Annélides). Les cellules de l'hémisphère végétatif deviennent internes de façon passive, par multiplication et intercalation des cellules de l'hémisphère animal formant un feuillet qui les enveloppe progressivement. C'est le phénomène **d'épibolie**. Ce mécanisme peut se combiner au précédent quand la charge vitelline est de moyenne importance. C'est le cas chez les Amphibiens.

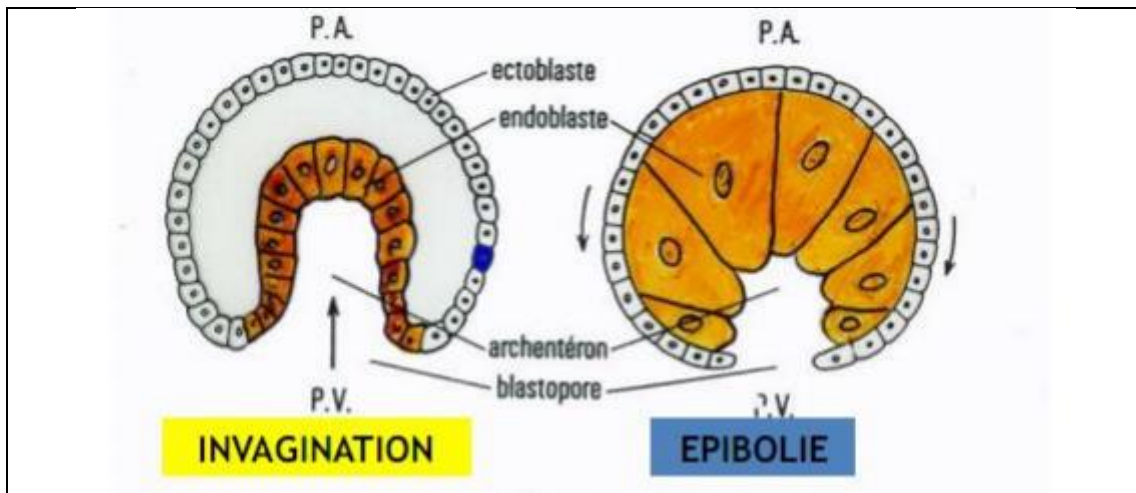


Figure 11: Gastrulation par embolie et par épibolie.

C- Les gastrulations par délamination

On les trouve par exemple chez les Coelentérés. Elle résulte de l'orientation des plans de divisions cellulaires qui, à un certain moment, s'orientent parallèlement à la surface de la blastula, d'où la formation d'un feuillet cellulaire interne, endoblastique qui entoure un archentéron.

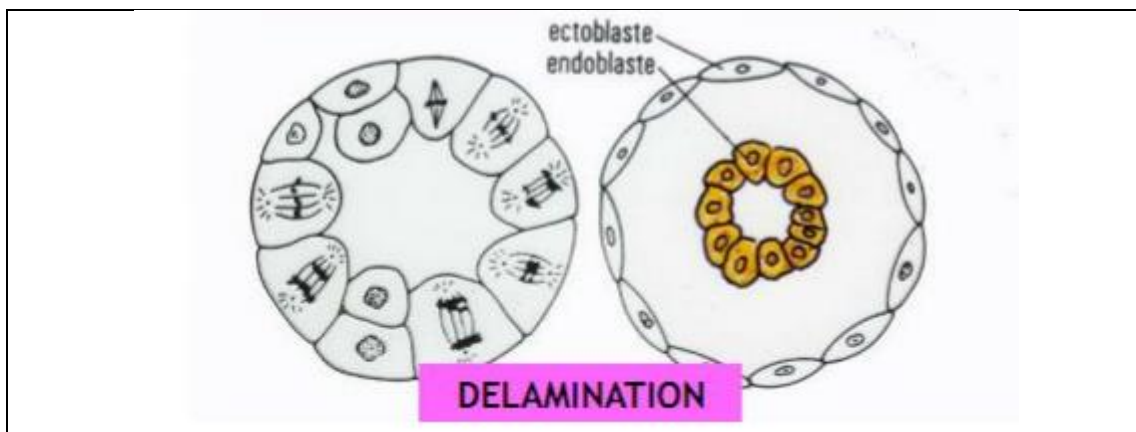


Figure 12: Gastrulation par délamination

D- La gastrulation par immigration : Elle se rencontre chez les Vertébrés supérieurs.

Chez les Oiseaux par exemple, des cellules migrent activement du blasto-disque dans

le
blastocèle; elles y deviennent libres puis s'agencent pour constituer les feuillets
internes,
hypoblaste puis endoderme d'abord, mésoderme le long de la ligne primitive ensuite.

E- Les gastrulations par prolifération polaire

Elle se déroule par multiplication active des blastomères du pôle végétatif à l'intérieur du blastocèle.

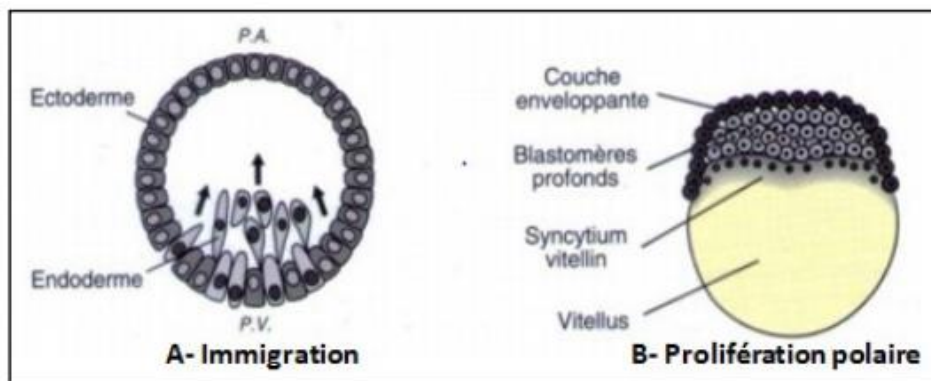


Figure 13 : Gastrulation par immigration (A) et par prolifération polaire

I.6. La neurulation:

Cette étape du développement embryonnaire caractérise les Métazoaires triblastiques au cours de laquelle se met en place le système nerveux central. Chez les Chordés, le système nerveux central est dorsal par rapport au tube digestif et à la chorde. Il s'agit des Epineuriens. Toutefois, les Hyponeuriens présentent un système nerveux ventral par rapport au tube digestif.

- **La neurulation se déroule en trois étapes principales (Figure 14) :**

- 1- Stade plaque neurale
- 2- Stade gouttière neurale
- 3- Stade tube neural

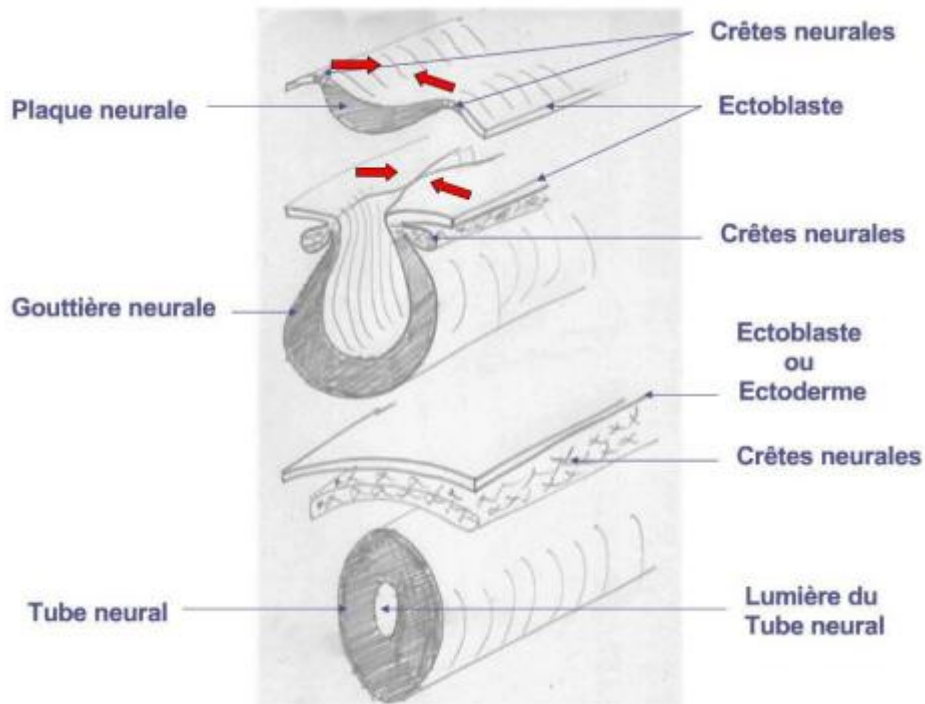


Figure 14: neurulation et mise en place du système nerveux

I.7. l'organogenèse :

L'organogenèse c'est une étape qui correspond a la fin du développement embryonnaire. Cette étape est caractérisée par la formation des tissus par différenciation des cellules embryonnaires à partir des trois feuillettes embryonnaires fondamentaux. Le processus de formation des organes d'un fœtus comprend les mécanismes de prolifération cellulaire et l'agencement des tissus. C'est ainsi que les organes vont progressivement se différencier tout d'abord sous la forme d'ébauches non fonctionnelles puis sous la forme d'organes physiologiquement fonctionnels et ensuite ils vont s'organiser les uns par rapport aux autres pour donner des systèmes (figure 15).

- Il existe deux cas pour la poursuite du développement selon les espèces ; quand l'organogenèse est achevée:

- Chez les espèces aquatiques, aux œufs relativement pauvres en réserves (Échinodermes, Mollusques, Amphibiens) et chez les Insectes, le jeune éclôt sous la forme d'une larve différente de l'adulte. À la métamorphose, cette larve subit un ensemble de modifications importantes permettant son passage à l'état adulte. Ce type de développement est qualifié d'indirect.
- Chez les espèces dont les œufs possèdent des réserves abondantes ou se développent dans l'organisme maternel, le développement est direct c'est-à-dire qu'il se poursuit jusqu'à la réalisation, dès la naissance, d'une organisation semblable à celle de l'état adulte. Cet état adulte sera atteint simplement par des processus de croissance.

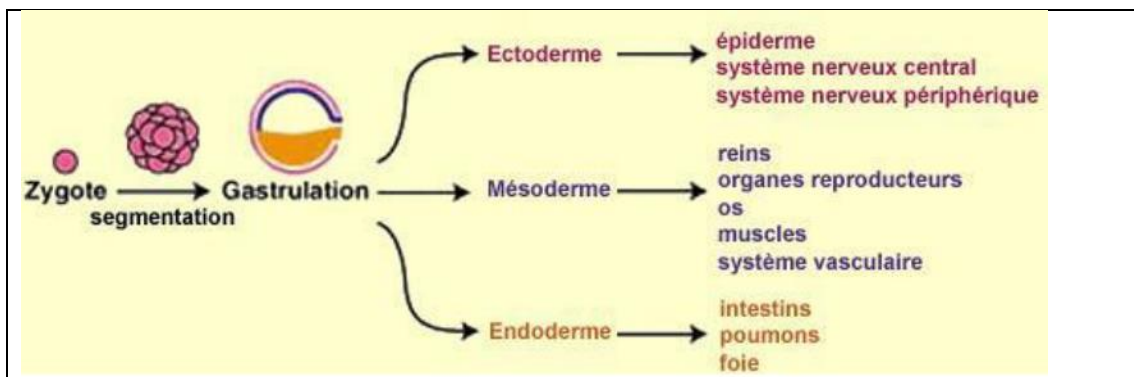


Figure 15: l'organogenèse et mise en place des tissus et des systèmes chez l'Homme.

I.8. Model de la drosophile

I.8.1. Introduction

Depuis les travaux pionniers initiés au début du XX^{ème} siècle, la drosophile reste un modèle productif pour comprendre les mécanismes génétiques et du développement embryonnaire. La drosophile est un insecte à métamorphose complète, ou holométabole. Le développement embryonnaire conduit à la formation d'une larve, capable de se déplacer et se nourrir de façon autonome. La larve va grandir à travers deux mues successives et finalement former une puppe, dans laquelle se déroule la métamorphose pour la formation des organes adultes. La larve présente une morphologie externe segmentée,

caractérisée par un patron stéréotypé d'extensions, appelées trichomes, ou denticules dans la région ventrale

I.8.2. Le cycle de vie

Après la fécondation, le développement embryonnaire va conduire, après 22h, à l'éclosion d'une larve, dite de stade 1 (L1). Elle va ensuite croître au travers de deux mues successives toutes les 72h, pour donner les larves L2 puis L3. La larve va s'immobiliser et former la pupa, dans laquelle se déroule la métamorphose. Après 6 jours, l'adulte ou imago sort de la pupa. Les indications de temps correspondent au cycle de vie de *Drosophila melanogaster* à 25°C (figure 1).

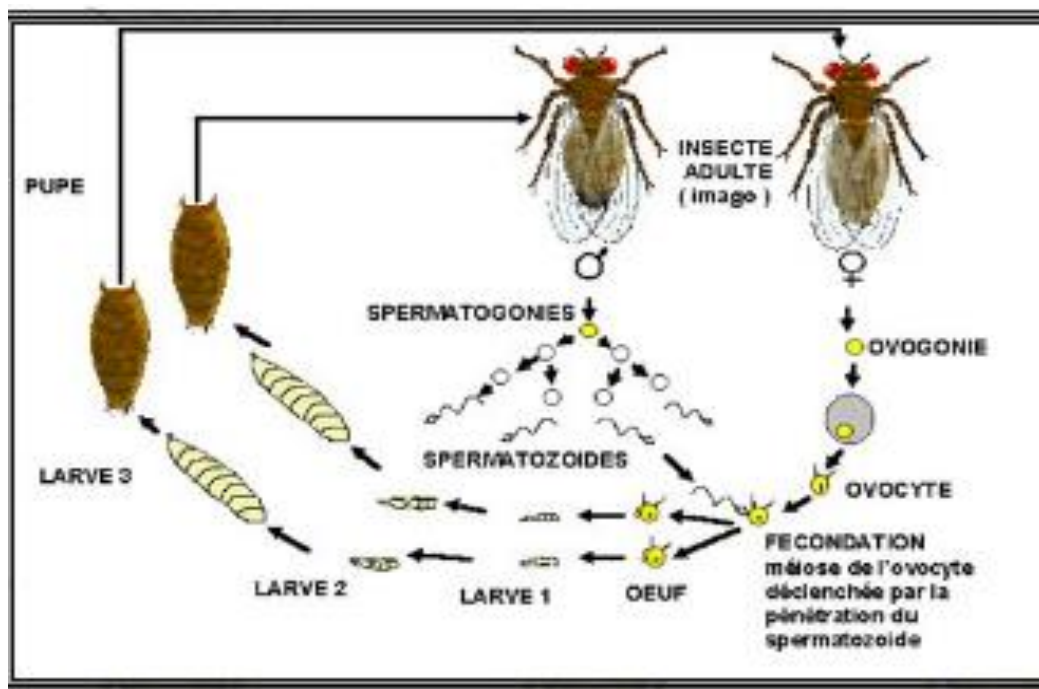


Figure 1 : Cycle de vie de la drosophile.

I.8.3. Le développement embryonnaire de la drosophile

I.8.3.1. La segmentation

Après la fécondation, les phases précoces du développement de l'embryon de drosophile débutent par une série de divisions rapides et synchrones des noyaux, sans division cellulaire, générant ainsi un syncytium. Treize cycles cellulaires se sont succédés depuis la fécondation. Sachant que l'oeuf d'Insecte, est

centrolécithe, et la segmentation est superficielle. Après l'amphimixie, le noyau de fécondation situé dans la masse vitelline se divise rapidement et 72 minutes après la ponte, l'embryon comprend la plupart des 128 énergides. Après un cycle supplémentaire de division, les 256 énergides gagnent la périphérie de l'œuf. Les noyaux continuent à s'y multiplier, mais plus lentement. Il se forme un blastoderme syncytial. Au stade 512 noyaux, les cellules polaires s'individualisent dans la future région postérieure de l'embryon.

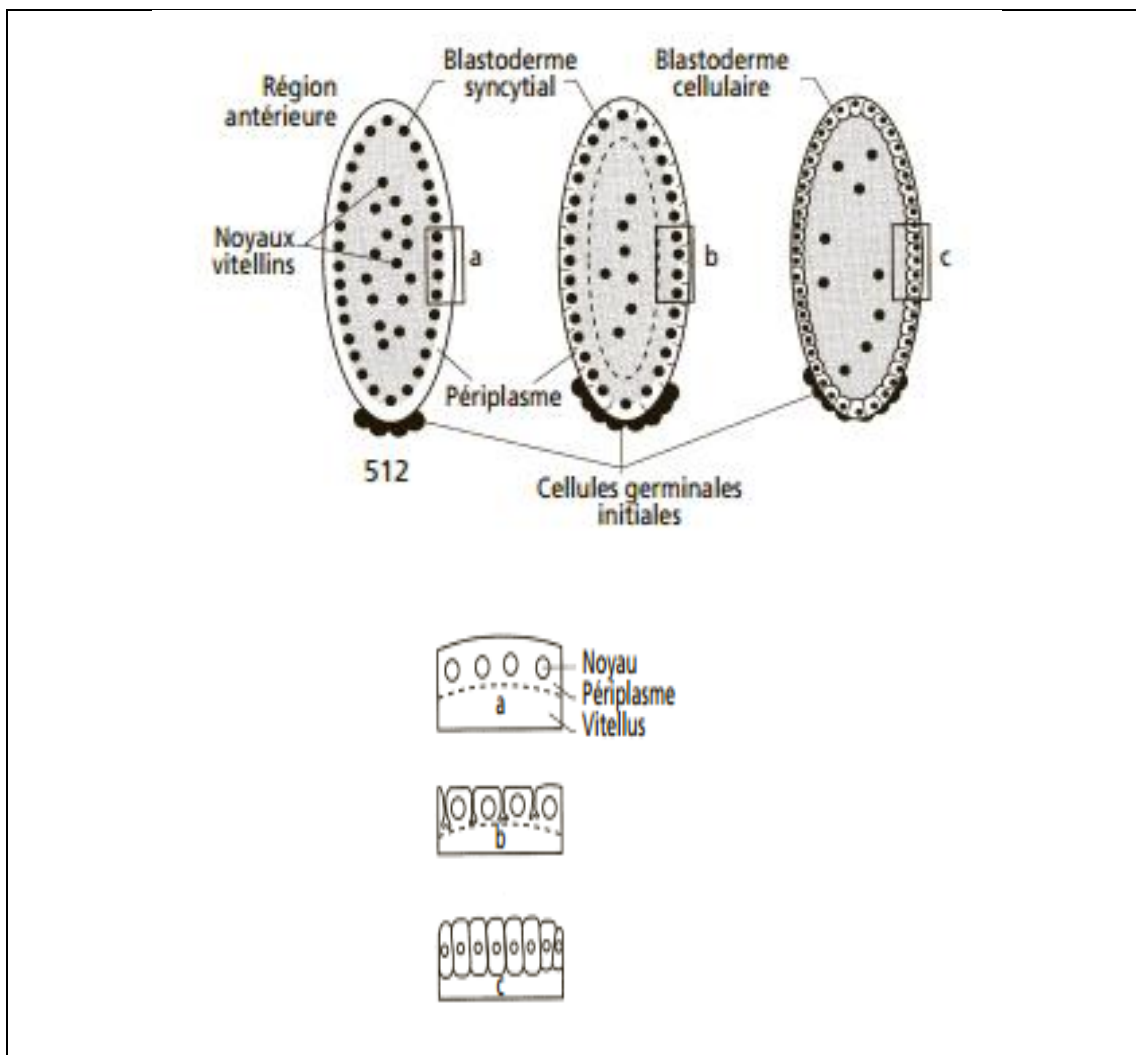


Figure 2: transformation du blastoderme syncytial en blastoderme cellulaire.

Ces cellules ont un contenu cytoplasmique constitué par le plasme polaire et sont à l'origine des cellules germinales primordiales. 3 heures plus tard, la membrane plasmique s'invagine entre les noyaux pour former un épithélium cellulaire. L'embryon au stade blastoderme cellulaire est composé d'environ

6000 cellules somatiques, formant une monocouche de cellules épithéliales polarisées, entourant la masse vitelline.

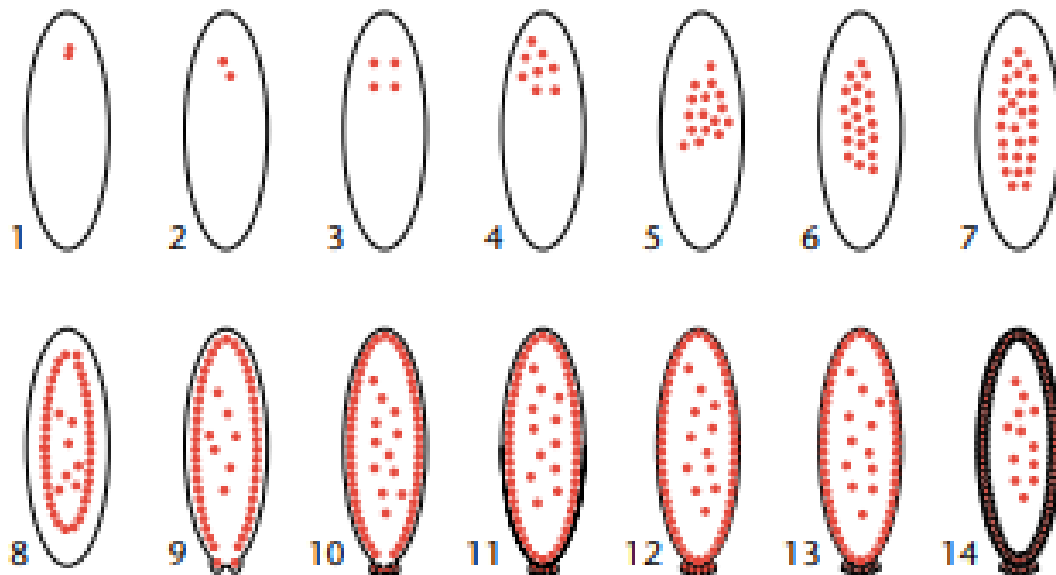


Figure 3: Schémas de la segmentation de l'œuf de drosophile et formation du blastoderme.

Le premier cycle de division est lancé après la fusion du pronucleus mâle et femelle. Au cours des divisions 1 à 3, les noyaux se divisent en une sphère à la partie antérieure de l'embryon. Au cours des divisions 4 à 6, les noyaux se divisent et s'étalent le long de l'axe antéro-postérieur (expansion axiale). Les noyaux migrent vers le cortex de l'embryon lors des divisions 8–10 (migration corticale). Les cellules polaires se forment à l'extrémité postérieure de l'embryon (cycle 9). Les noyaux du blastoderme se mettent en place à la périphérie, dans le périplasma ; des noyaux vitellins restent dans l'aire vitelline centrale. (Cycle 13, 14) : Le blastoderme syncytial devient un blastoderme cellulaire. Les cellules germinales initiales sont individualisées au stade 512 noyaux. Trois phases de la cellularisation avec formation des membranes cellulaires par invagination de la membrane plasmique de l'œuf.

I.8.3. 2. La gastrulation et neurulation

La gastrulation est initiée immédiatement après la cellularisation ; elle est nécessaire pour déclencher les mouvements massifs des cellules ; et coordonnés la transformation de la monocouche de cellules en couches qui deviendra endoderme, mésoderme et ectoderme. Celles-ci sont les feuilletts primordiaux à partir desquels les organes larvaires se forment.

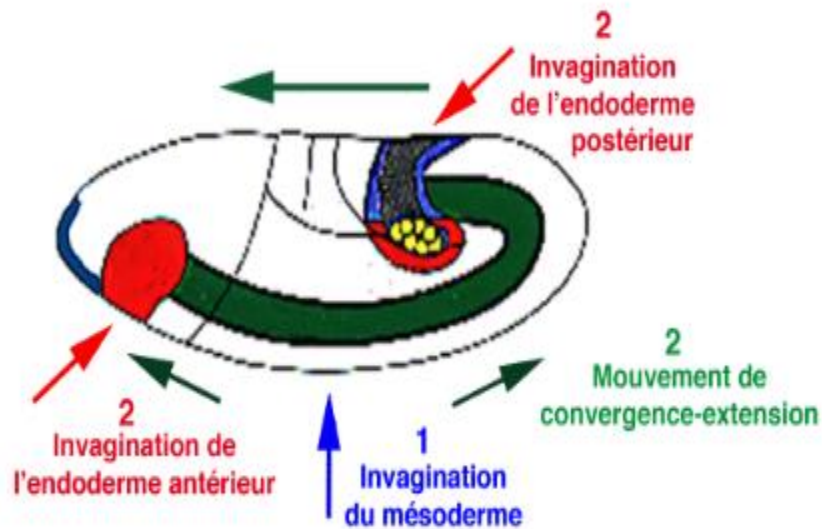


Figure 4: Mouvements morphogénétiques de la gastrulation dans l’embryon de drosophile : (1) invagination du mésoderme, (2) convergence-extension et invagination de l’endoderme antérieur et postérieur

L’ensemble de ces territoires organogènes du futur embryon constitue la bandelette germinative qui s’étend, chez la drosophile, sur toute la face ventrale du germe .Les mouvements de la gastrulation ne concernent que le blastoderme ventral dont les cellules sont plus hautes et plus volumineuses. Sur une carte des territoires embryonnaires, à ce stade, on peut délimiter ventralement une bande médiane large d’environ 1000 cellules qui constitue le *mésoderme présomptif* et, en s’écartant latéralement et en se dirigeant en direction dorsale, *deux territoires ectodermiques*, l’un à droite et l’autre à gauche, suivis de *l’amnios* et de *la séreuse*. Les extrémités antérieure et postérieure du blastoderme sont formées *d’endoderme présomptif* (figure 5).

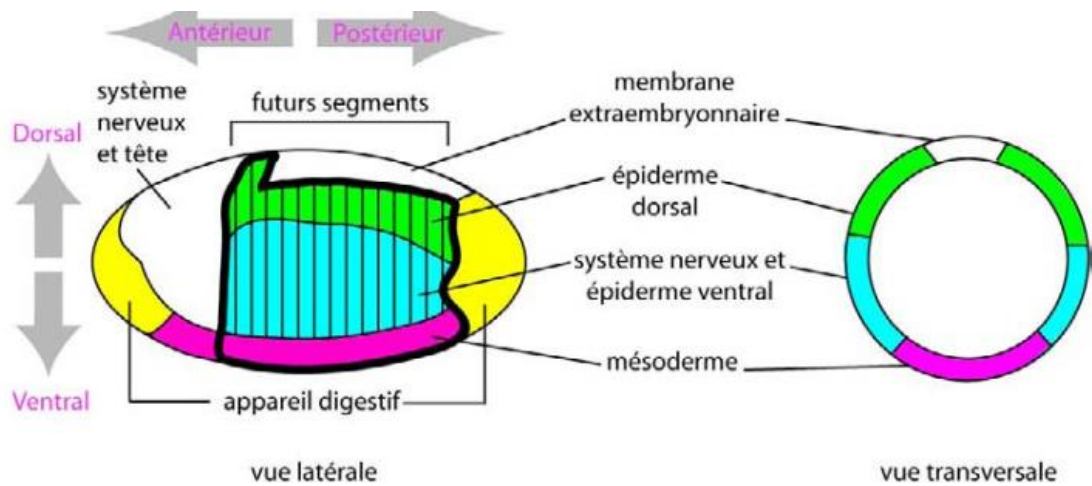


Figure 5 : Territoires embryonnaires présomptifs.

Vue latérale (gauche) et transversale (droite) d'un embryon au stade 5. Dès le stade 5, les différents tissus qui vont composer l'embryon sont déjà définis. En jaune, les futurs tissus de l'appareil digestif. En rose, le mésoderme, en bleu le neuroectoderme, en vert l'épiderme dorsal et en blanc le tissu extra-embryonnaire.

Une double invagination du blastoderme, d'abord à l'arrière puis à l'avant du sillon ventral, met en place les territoires endodermiques antérieur et postérieur de l'intestin moyen qui se rejoignent sous la forme de deux bandelettes ventrales. Celles-ci fusionnent ventralement et, par expansion latéro-dorsale, englobent progressivement la masse vitelline.

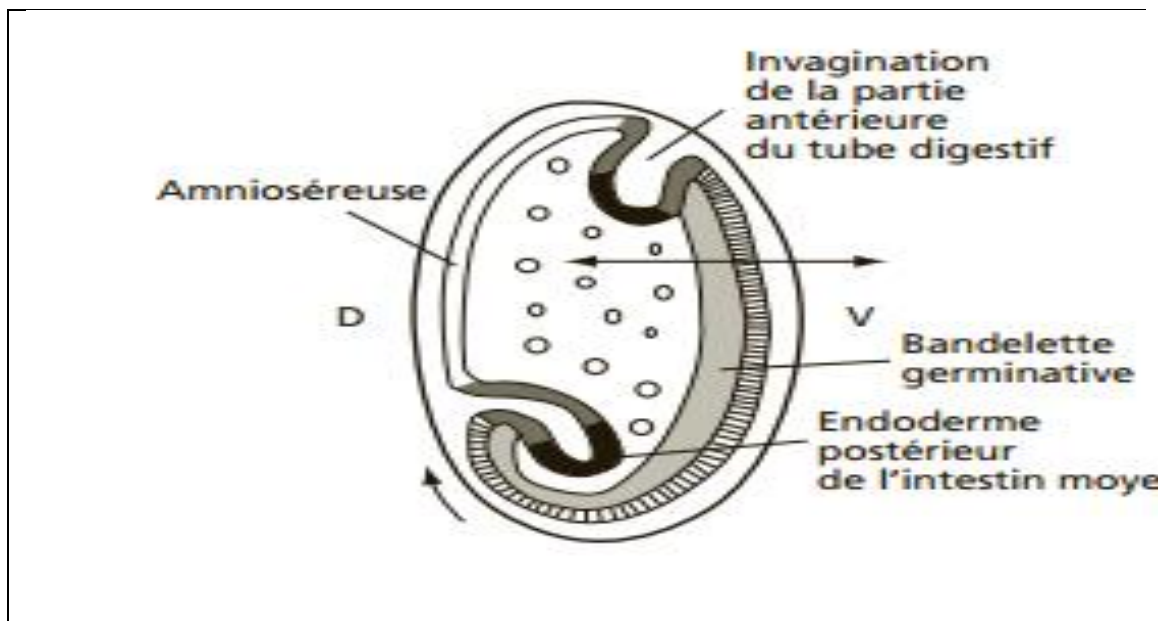


Figure 6: Formation de l'ébauche de la partie antérieure du tube

Au cours du mouvement d'invagination de la partie postérieure du futur tube digestif, les cellules polaires sont entraînées à l'intérieur de l'embryon. L'extension de la bandelette germinative dans sa partie postérieure retrousse cette dernière en position dorsale. L'extrémité de cette région qui correspond aux futures structures abdominale et caudale, se trouve ainsi repliée au-dessus de la future région céphalo-thoracique. Au cours de l'élongation dorsale de la bandelette germinative, la région de l'amnio-séreuse se trouve refoulée ; elle ne formera, chez la drosophile, qu'une structure de jonction constituée par une mince couche cellulaire aplatie.

Des cellules neuroblastiques se détachent du feuillet neurectodermique ventral et migrent pour former deux bandelettes longitudinales qui sont à l'origine de la chaîne nerveuse ventrale (figure7). La *chaîne nerveuse* se différencie dans le feuillet ectodermique, sous la forme de deux bandes de cellules qui se condenseront pour former une paire de ganglions par segment ; les ganglions de la région céphalique fusionnent ensuite en ganglions cérébroïdes.

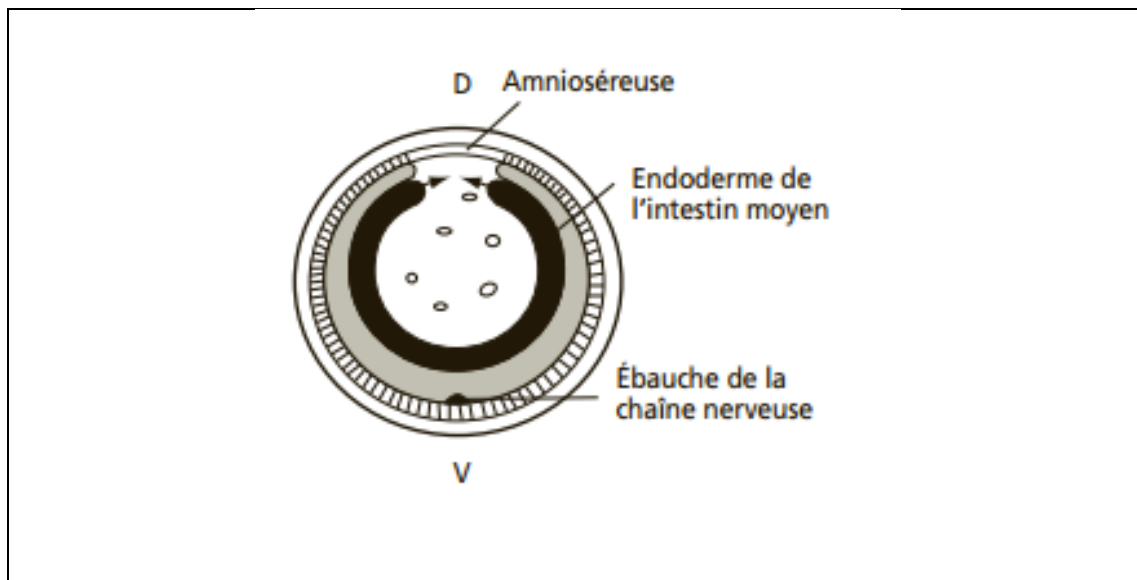


Figure 7: Coupe transversale représente l'ébauche de la chaîne nerveuse ventrale.

L'embryon se contracte dans le sens antéro-postérieur, et le repli en position dorsale de la partie abdominale disparaît. La division du corps en segments ou

métamères (figure) devient visible. Sur une larve de 10 heures, se mettent en place 6 segments céphaliques, 3 segments thoraciques et 8 segments abdominaux (le nombre primitif de 13 abdominaux a été réduit ou modifié chez la drosophile). Les régions apicales de l'animal, l'acron en avant du premier métamère et le telson en arrière du dernier ne sont pas des métamères.

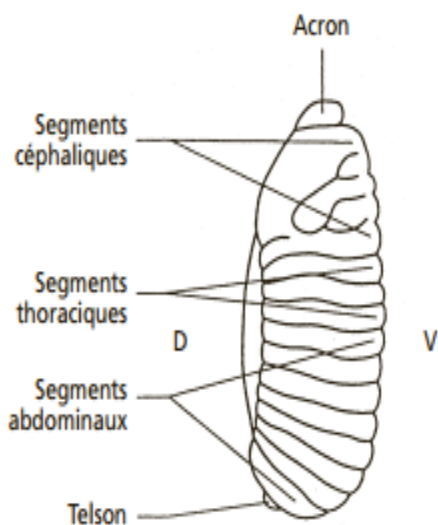
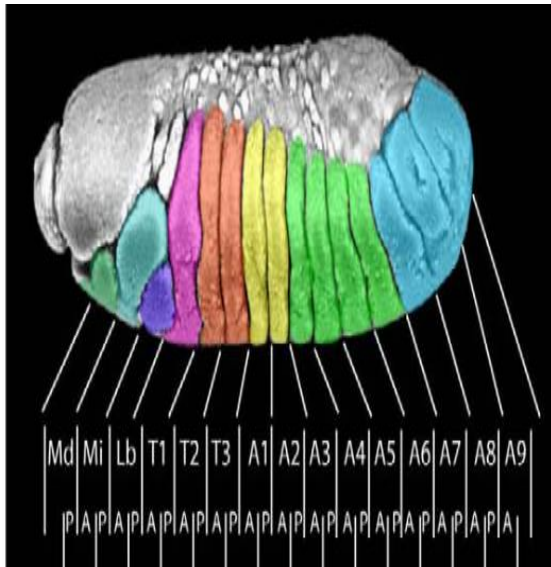


Figure 8 : Vue externe d'un embryon de 10 heures. On distingue : les segments céphaliques (Md, Mx et Lb), les segments thoraciques (T1 à T3) et des segments abdominaux (A1 à A9). Les régions terminales de l'insecte, l'acron en avant du premier métamère et le telson en arrière.

DÉVELOPPEMENT DES AMPHIBIENS

Œuf vierge

L'œuf vierge d'Amphibien Anoure ou Urodèle est une cellule arrondie de deux millimètres de diamètre. Il possède un axe de symétrie qui passe par le pôle animal

(PA) sous lequel se trouve le noyau en métaphase de seconde division de méiose, au sommet de l'hémisphère animal, et par le pôle végétatif (PV), situé à l'opposé, au sommet de l'hémisphère végétatif.

On distingue une couche de cytoplasme cortical superficiel et un cytoplasme interne. Sous le plasmalemme (membrane plasmique) de l'œuf non fécondé, le cytoplasme cortical ne contient pas de plaquettes vitellines. Il est plus visqueux que le cytoplasme interne avec un cytosquelette constitué d'un réseau de microfilaments d'actine enserrant dans ses mailles des granules corticaux superficiels et des pigments (mélanine) en profondeur. Les granules corticaux sont d'origine golgienne ; ils sont absents chez les Amphibiens Urodèles. Les pigments sont répartis suivant une intensité qui diminue souvent chez certaines espèces, dans l'hémisphère végétatif. Ils sont également absents au voisinage du pôle animal de l'œuf vierge où le noyau est voisin de la membrane cellulaire ; c'est la tache de maturation, emplacement où les globules polaires sont expulsés au cours de la méiose, le premier lors de la maturation et le deuxième à la fécondation.

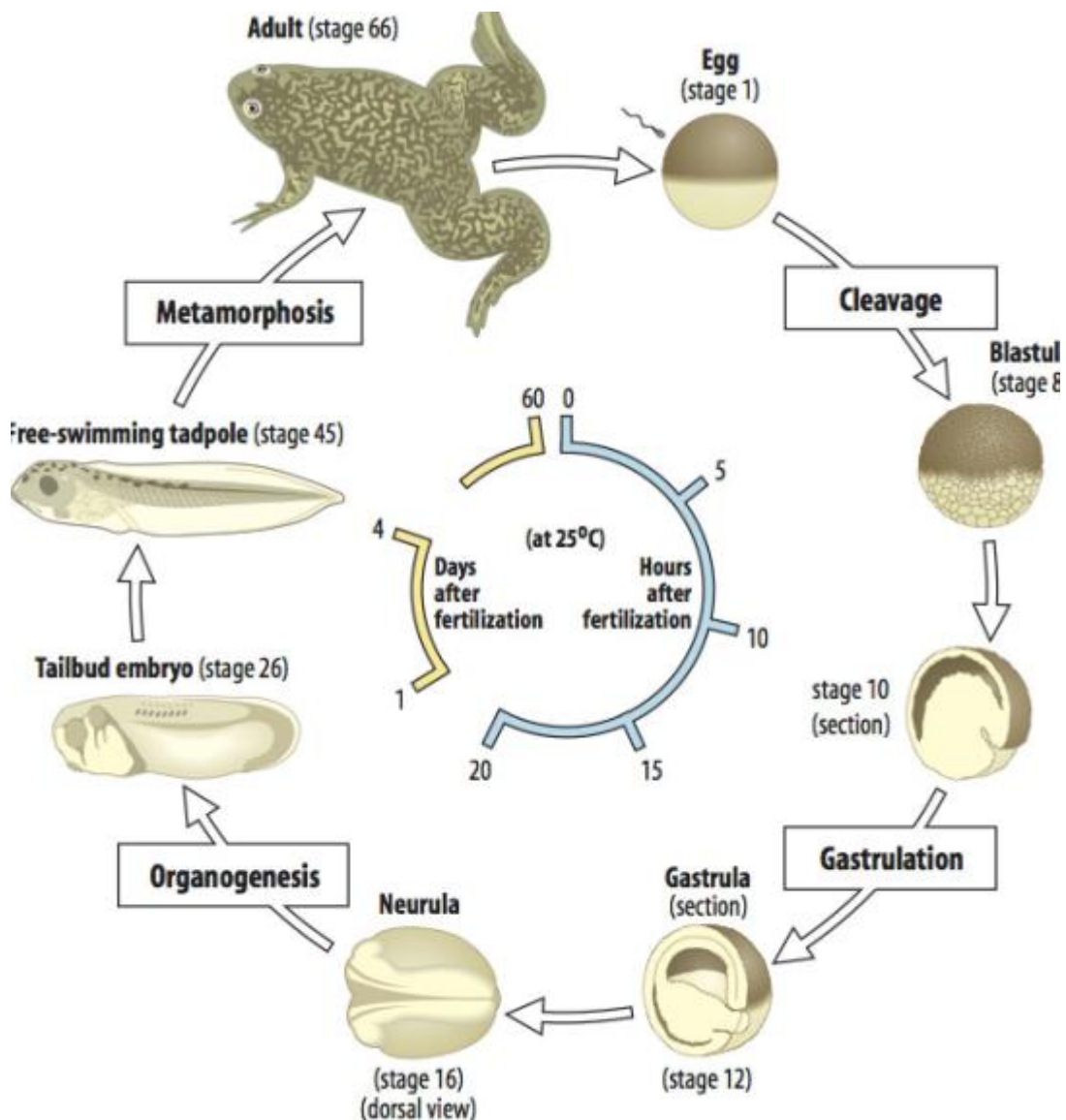


Figure : Le cycle de xénope

La segmentation

- C'est une segmentation totale et inégale. Le développement se déroule à l'intérieur de la membrane de fécondation, jusqu'à l'éclosion.
- La durée de la segmentation varie avec les espèces. Chez l'axolotl, un Urodèle, le premier sillon de segmentation qui sépare les deux premiers blastomères apparaît 2 h 30 après la fécondation et coïncide dans 50 % des cas avec le plan de symétrie bilatérale de l'embryon. Après une seconde division suivant un plan méridien perpendiculaire au premier et une troisième sus-équatoriale, les blastomères commencent à s'écarter sur leur face interne pour délimiter un **blastocèle** qui occupera surtout l'intérieur de l'hémisphère animal. Les deux plans de division suivants sont méridiens et forment un angle de 45° avec les deux premiers. Les divisions sont d'abord synchrones pendant onze cycles, chaque cycle dépourvu des phases G1 et G2, dure 70 minutes. Ce rythme se ralentit et les divisions deviennent asynchrones, avec l'apparition de G1 et de G2, après le 11^e cycle qui correspond à la **transition blastuléenne ou mi-blastula1**.

La gastrulation

- Dans cet œuf hétérolécithe, la totalité des cellules contenant des inclusions vitellines est concernée par les mouvements morphogénétiques. La gastrulation dure 24 heures chez le pleurodèle ou l'axolotl, mais seulement 7 heures chez le xénope.

La neurulation

- Cette étape du développement embryonnaire s'achève en 24 heures à 18 °C chez les Urodèles. Extérieurement, on note un allongement dans le sens antéro-postérieur et un aplatissement de l'embryon dans la région dorsale, marquant l'apparition de la **plaque neurale** en forme de raquette. Celle-ci se creuse en gouttière neurale, se referme d'abord au niveau médian puis sur toute la largeur du germe, formant ainsi le tube nerveux

Le développement de l'œuf d'oiseau

Organisation de l'œuf et de ses enveloppes

C'est un œuf télolécithe qui se caractérise par une accumulation tardive de réserves. La croissance de l'ovocyte se déroule lentement jusqu'à une semaine environ avant l'ovulation; dans une seconde phase qui dure 6 à 7 jours chez la poule, l'œuf passe de 0,2 à 16 grammes environ. Il se dépose un vitellus dont les éléments sont élaborés dans le foie. Le jour, un vitellus jaune se forme, plus riche en graisse et en pigment que le vitellus nocturne qui est blanc. La latebra est la masse centrale du vitellus anciennement formé, le col et le noyau de Pander marquent le chemin de migration de la cicatricule encore appelée disque germinatif vers la surface du cytoplasme pendant

la croissance de l'œuf. La cicatricule, de 3 mm de diamètre, marque le pôle animal de l'œuf ; constituée de cytoplasme sans réserves dans lequel se trouve le noyau, elle seule se segmentera.

Une membrane vitelline constituant une membrane primaire entoure primitivement l'ovule. Puis, qu'il y ait eu fécondation ou non, celle-ci se produisant quand elle a lieu au niveau de la trompe de l'oviducte, des enveloppes dites secondaires vont se déposer lors du transit de l'œuf dans le tractus génital. Le blanc ou albumine se forme en trois heures dans une portion égale à la moitié de la longueur de l'oviducte (le magnum), puis la membrane coquillière se dépose dans l'isthme en une heure. Le blanc s'enrichit en eau dans l'utérus où son volume double ; la coquille se constitue en 22 heures. L'œuf d'Oiseau est composé d'eau, 65 % ; de protéines, 12 % ; de graisses, 10 % ; de calcite, 10 % et divers, 2,5 %.

Acquisition de l'orientation de l'embryon

L'axe antéro-postérieur de l'embryon se fixe au cours du séjour de l'œuf dans l'utérus après formation des membranes et de la coquille. Les enveloppes de l'œuf subissent un mouvement de rotation qui se matérialise par la torsion d'une partie de l'enveloppe albumineuse, les **chalazes**, qui se fixent à la membrane coquillière : à la droite de l'embryon, la chalaze est senestre, à sa gauche elle est dextre. C'est la pesanteur et le sens de rotation de l'œuf durant son transit dans le tractus génital qui interviennent dans cette détermination.

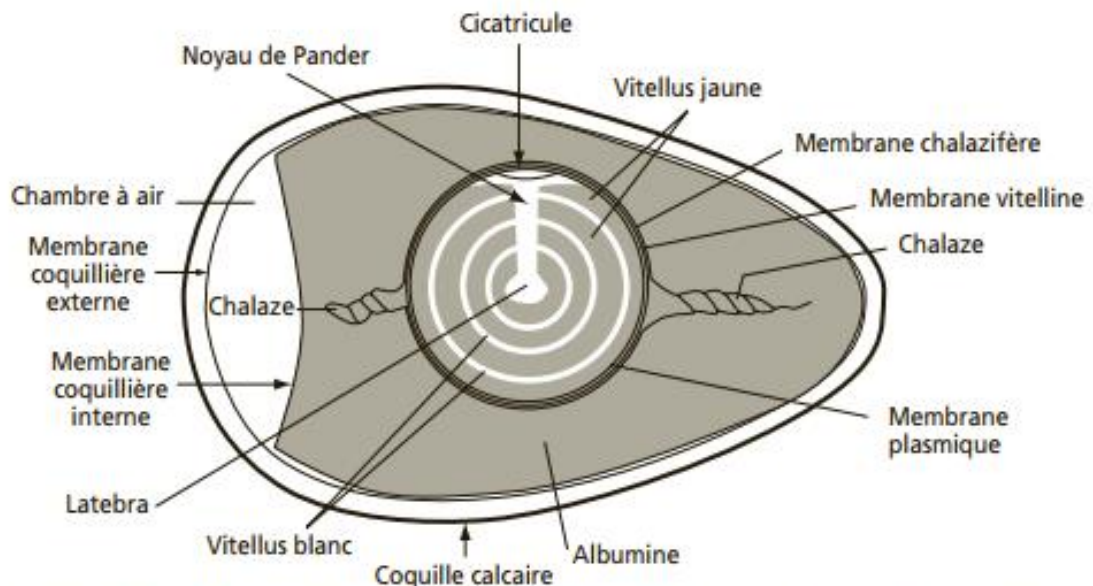


Figure 9.1 - Représentation schématique d'un œuf de poule (d'après Renoux, 1971).

La segmentation :

C'est une segmentation partielle qui n'intéresse que le disque germinatif (segmentation discoïdale). Son cytoplasme est dépourvu de réserves et contient le noyau de fécondation. Chez le poulet, la segmentation se produit dans l'oviducte et

commence 5 heures après la fécondation pour s'achever au bout de 24 heures. La blastula comporte alors quelques dizaines de milliers de cellules.

Les premiers blastomères, jusqu'au stade 16 cellules, n'ont pas de membrane plasmique inférieure. Le blastodisque en segmentation ou blastoderme compte 8 blastomères centraux à limites nettes et 8 blastomères périphériques dont les limites avec le vitellus sont peu distinctes. Aux stades 32 et 64, les blastomères centraux acquièrent une limite inférieure. Plusieurs assises cellulaires se mettent en place par multiplication des cellules du disque central. Une cavité se creuse entre celles-ci et le vitellus sous-jacent formant le blastocèle primaire. On distingue alors plusieurs régions dans le blastoderme. Au centre, l'aire pellucide avec les cellules au-dessus de la cavité de segmentation. À la périphérie, l'aire opaque comprend 3 zones : la zone de recouvrement, où les mitoses sont actives, avec des blastomères bien individualisés au contact du vitellus, le rempart germinatif qui est une zone profonde dont les blastomères sont individualisés, la zone de jonction qui est une assise profonde.

La gastrulation

Différentes méthodes ont été utilisées pour établir des cartes des territoires présomptifs de la blastula des Oiseaux et analyser les mouvements morphogénétiques. On emploie surtout actuellement la technique des greffes caille-poulet mise au point par N. Le Douarin dès 1968 qui utilise deux espèces très proches appartenant à la famille des Gallinacées et qui se développent au même rythme. On excise, sous la loupe binoculaire, un territoire chez l'embryon d'une des espèces considéré comme receveur et on le remplace par le territoire analogue prélevé chez l'embryon de l'espèce donneuse. Les cellules issues du greffon et de l'animal greffé restent parfaitement identifiables pendant tout le développement, grâce à une différence dans la structure de leur noyau ; chez la caille, une masse volumineuse d'hétérochromatine est accolée au nucléole, alors que la chromatine de l'embryon de poulet est diffuse.

Ce marqueur nucléaire ne disparaissant pas au cours des divisions successives est donc repérable avec une grande précision. Il a notamment permis de reconnaître tous les dérivés des crêtes neurales.

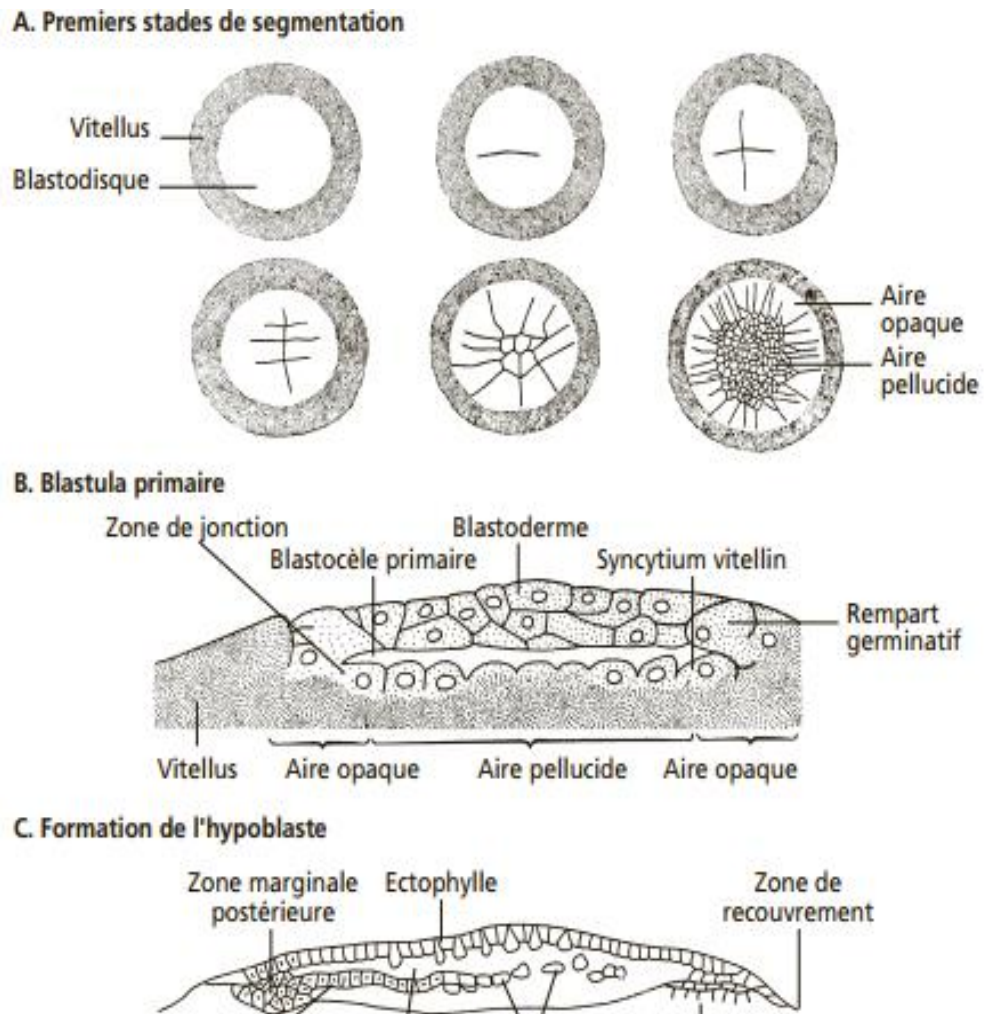


Figure – Segmentation et formation de la blastula chez l’embryon d’Oiseau.

A : Premiers stades de segmentation de l’embryon d’Oiseau en vue polaire (Blastodisque, stades 2, 4, 8, 16 et 128 blastomères). B : Jeune blastula (stade 32 à 64 cellules), le blastocèle se forme par clivages horizontaux au-dessous des blastomères centraux; sa présence délimite l’aire pellucide. C : Formation de l’hypoblaste; ce feuillet provient de l’immigration dans le blastocèle primaire, de cellules isolées (hypoblaste primaire), qui sont progressivement incorporées dans le feuillet provenant de l’aire postérieure, l’hypoblaste secondaire.