

Chapitre 3 : Embryologie des Oiseaux

Introduction

L'embryologie des oursins et des amphibiens se fait en milieu aquatique. Les vertébrés sont quant à eux totalement affranchis de ce milieu aquatique. Le développement se fait sur terre, mais les embryons sont toujours en milieu aquatique dans une cavité amniotique appelé œuf ou amnios. L'œuf amniotique a permis de passer au milieu terrestre pour les vertébrés tétrapodes. Au fur et à mesure de l'évolution, d'autres annexes embryonnaires apparaissent, comme par exemple l'allantoïde qui sert à l'alimentation.

I. L'œuf

A. **Formation** : chez tous les oiseaux femelles, seuls l'ovaire et l'oviducte gauches sont fonctionnels. A droite, ils s'atrophient. Des ovaires sortent des ovocytes II qui vont aller dans le pavillon : noyau en métaphase II + vitellus (jaune d'œuf). Le noyau est dans la partie supérieure de l'ovocyte, entouré de cytoplasme. La fécondation s'effectue environ 15 minutes après l'émission de l'ovocyte. La fécondation entraîne l'émission du 2^{ème} globule polaire et la formation du pronucléus, fusion des nuclei femelle et mâle.

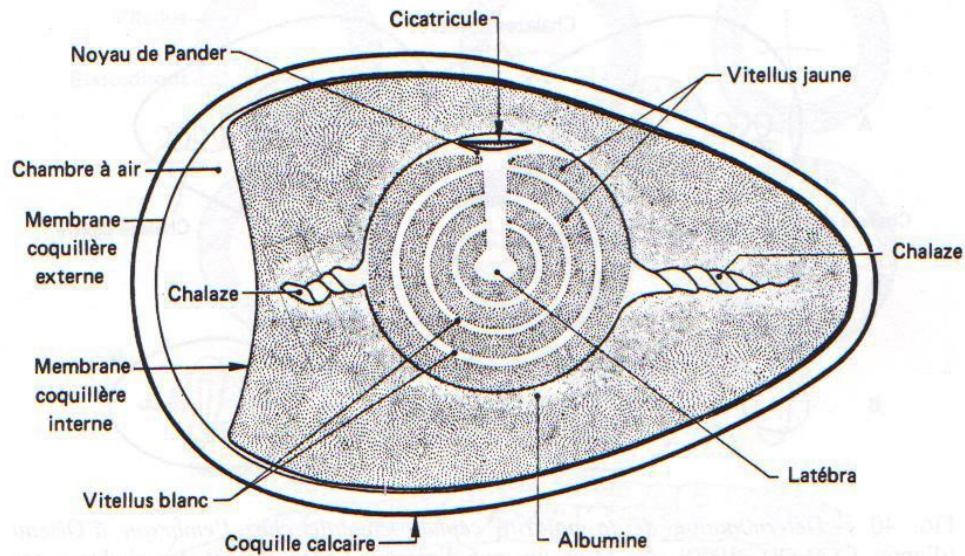
Le blanc est sécrété et s'enroule autour de l'œuf en chalazes (tortillon). Les couches de blanc sécrétées ensuite sont plus minces et forment le blanc. La membrane coquillère est double et fine, elle enveloppe le blanc. Une 2^{ème} membrane est appliquée à la 1^{ère} sauf à un bout : une poche d'air qui contient les glandes coquillères. La coquille est ensuite sécrétée, elle se compose de phosphate et de calcium, qui sont les facteurs de la rigidité.

La minéralisation ne s'effectue pas chez les reptiles, la coquille reste déformable.

Détails au niveau du Vitellus :

7 couches jaunes sont sécrétées pendant la journée, et alternent avec 7 couches blanchâtres sécrétées pendant la nuit. Il y a une extension du cytoplasme vers le centre du jaune, le lalebra. Lalebra + noyau de Pander (normal) + noyau + cytoplasme = cicatricule.

Le trajet de descente dure 20 heures. Le zygote commence la segmentation pendant la descente. Un discoblastule est une blastule en disque. L'embryologie est favorisée par 38°C de l'oiseau femelle. Après la ponte, la température est inférieure à 38°C, ce qui stop l'embryon. Il faut donc qu'il soit couvé pour se développer.



Représentation schématique d'un œuf de poule (d'après RENOUX, 1971).

B. Symétrisation de l'œuf : Elle est précoce, et se fait lors de la descente de l'œuf. La rotation se fait par des muscles pariétaux oviductes. Le sens de l'œuf se détermine par le sens queue-tête de l'embryon. A la ponte, la partie effilée sort en 1^{er}.
Règle de Van Baer : Si on regarde un œuf avec le gros bout à gauche, l'embryon est orienté la queue vers l'observateur, et la tête fuira l'observateur. Les chalazes sont toujours tournées à droite (dextres) à gauche de l'embryon. Le pourcentage d'erreur de rotation est très faible.

Il existe une période critique avant laquelle la polarité de l'axe peut être modifiée (chez la poule : 6 à 8 heures avant la ponte). Elle entraîne la mise en place de la membrane coquillière et de la zone pellucide (segmentation). L'orientation définitive correspond chez un amphibien à l'apparition du croissant gris.

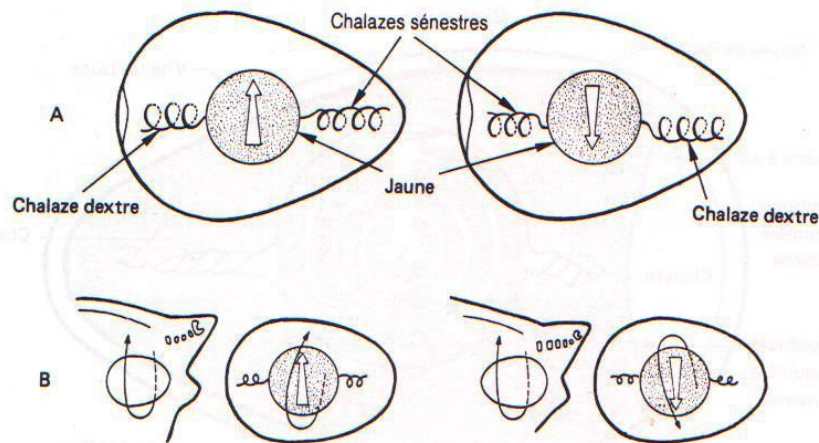


FIG. 40. — Détermination de la polarité céphalo-caudale chez l'embryon d'Oiseau (d'après CLAVERT, 1960). A : Dans un œuf d'oiseau, l'enroulement des chalazes par rapport à l'embryon examiné la tête vers l'avant, est dextre sur la gauche de l'embryon et sénestre sur sa droite. B : Cette orientation est déterminée essentiellement par le sens de rotation des enveloppes dans l'utérus, indépendamment de l'orientation du gros bout et du petit bout de la coquille.

II. Segmentation

La segmentation est partielle, discoïdale : œuf télolécithe. Quelques œufs de type Héterolécithe présentent une segmentation partielle et discoïdale.

Le premier clivage est méridien, avec partage incomplet du blastoderme, qui reste en continuité avec le vitellus. Le deuxième clivage est méridien, perpendiculaire au premier. Le troisième est parallèle au premier, méridien, et se fait suivant 2 plans de coupe. Le 4^{ème} est méridien, perpendiculaire au blastomère, et se fait à la périphérie. Les 5^{ème} et 6^{ème} sont identiques au 4^{ème}. Pour le 7^{ème}, toutes les cellules sont coupées dans le sens longitudinal, ce qui forme un œuf pluristratifié. A ce moment, le blastoderme se surélève du vitellus, reste au contact seulement à la périphérie.

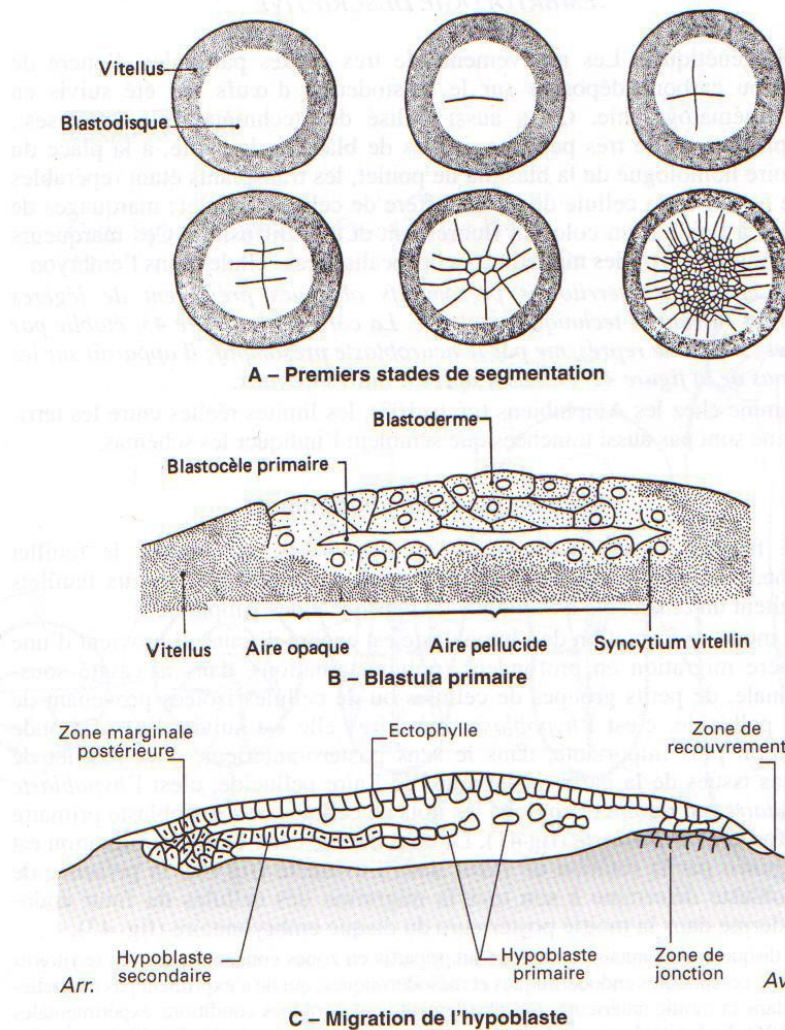


FIG. 41. — Segmentation et formation de la blastula chez l'embryon d'Oiseau. A : Premiers stades de segmentation de l'embryon d'oiseau : Blastodisque, stades 2, 4, 8, 16 et 128 blastomères. B : Jeune blastula : l'aire pellucide et le blastocèle se forment par clivages horizontaux au-dessous des blastomères centraux (stades 32 à 64 cellules). C : Mise en place de l'hypoblaste : ce feuillet provient de l'immigration, dans la cavité sous-germinale, de cellules isolées (hypoblaste primaire), qui sont incorporées dans le feuillet provenant de l'aire postérieure, l'hypoblaste secondaire.

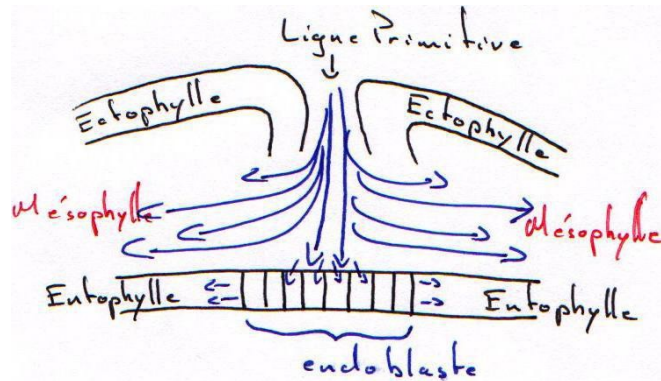
Une cavité sous-germinale se forme : le blastocèle primaire. Les divisions se poursuivent en aboutissant alors à la formation d'une blastule.

La segmentation continue, la blastule a 6 assises cellulaires, et certains blastomères migrent en profondeur selon un processus de délamination.

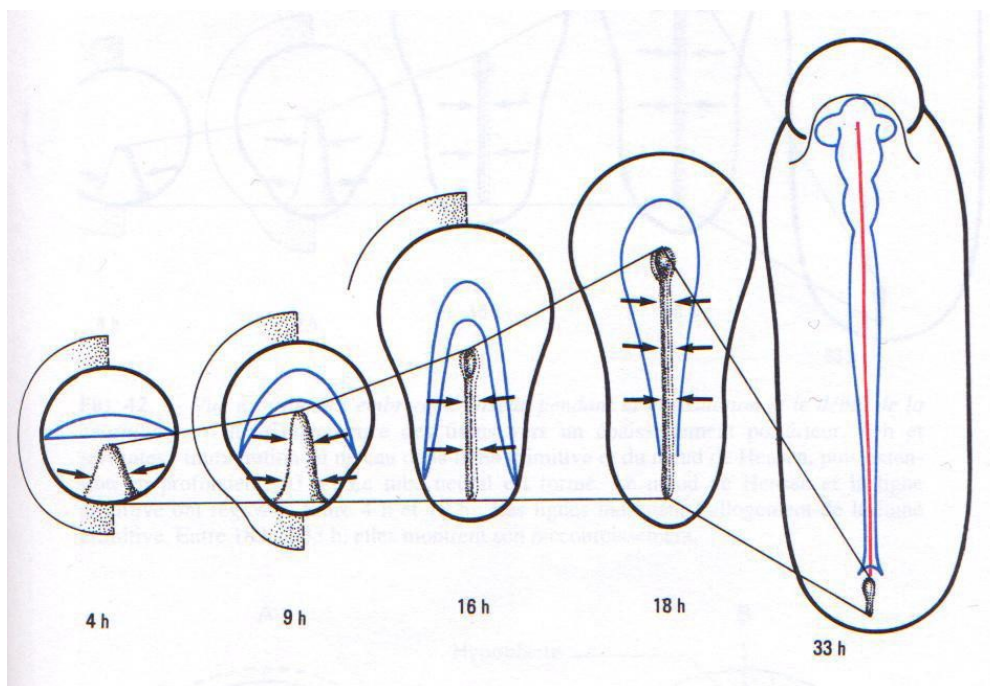
Dans **la zone pellucide**, une membrane divise le compartiment en 2 : blastocèle II et archentéron I. On est alors au stade Blastule II. On voit apparaître le croissant de Koller. Tous ces mouvements donnent 2 catégories de blastomères : l'épiblaste seul qui donne l'embryon, et l'hypoblaste qui donne les éléments des annexes embryonnaires. L'axe dorso-ventral de l'embryon est alors fixé.

III. Gastrulation

Les mouvements de délamination et de migration des cellules aboutissant à la blastule II constituent déjà le mouvement de gastrulation, accompagné de la formation d'une ligne primitive, observable 5 heures après la fécondation.



La ligne primitive est l'équivalent du blastopore chez les amphibiens : c'est une zone d'invagination cellulaire.



La migration se fait au niveau du nœud de Hansen :

Il y a invagination au niveau de Hansen : convergence superficielle du blastomère, extension interne vers l'avant pour former la corde et vers la partie latérale pour la mise en place du squelette céphalique. Au cours de cette invagination, le nœud recule d'avant en arrière jusqu'à disparition au niveau du sinus rhomboïdal.

Mise en place de l'endoblaste et du mésoblaste

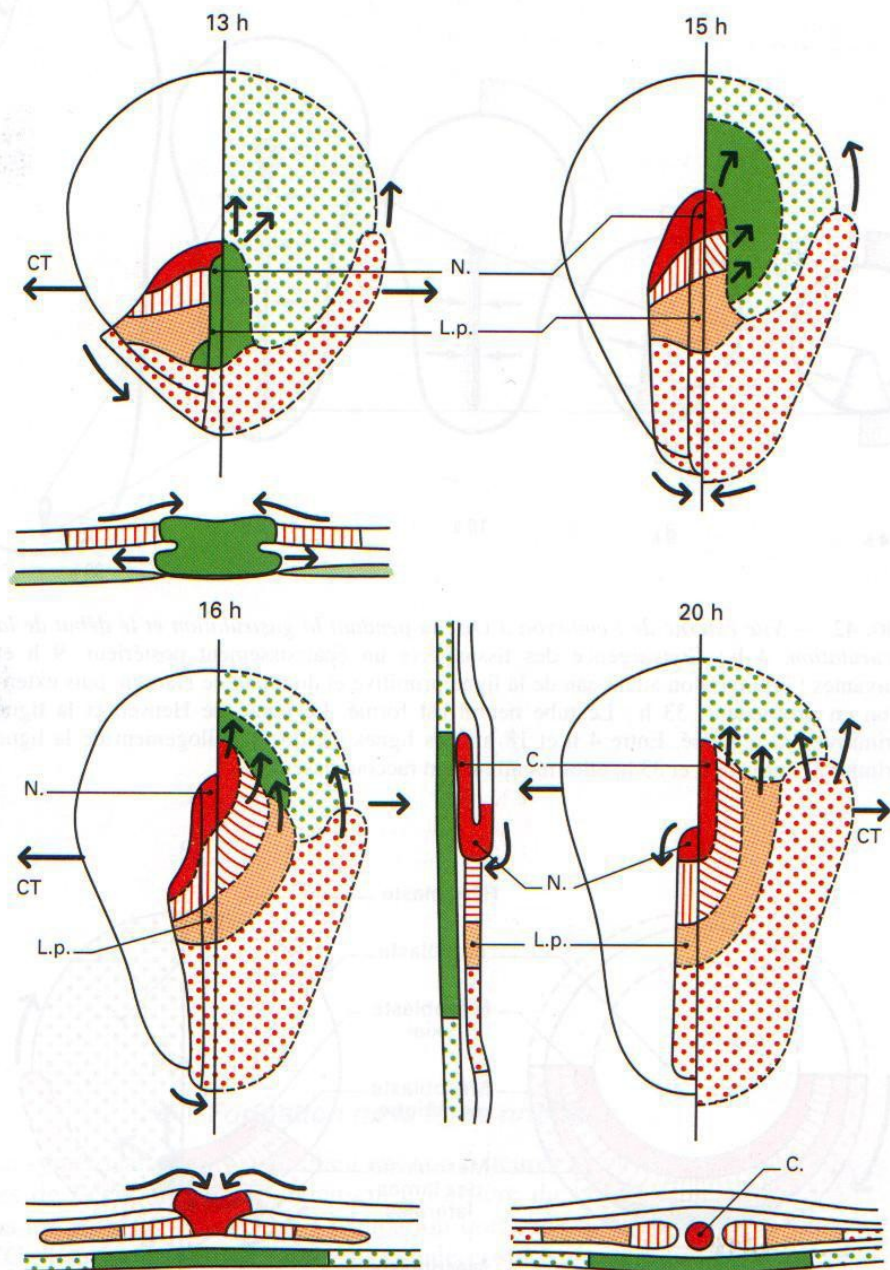


FIG. 44. — Gastrulas d'embryon d'Oiseau vers 13, 15, 16 et 20 heures d'incubation. Mêmes conventions que pour la fig. 43. Les coupes transversales sont établies aux niveaux CT; la coupe longitudinale axiale est celle de l'embryon de 20 h. Les flèches indiquent les mouvements des feuilletts. C. : Corde, N. : nœud de Hensen, L. p. : ligne primitive. A 13 h, l'endoblaste s'insère dans le feuillet hypoblastique (v. coupe transversale).

La gastrulation commence à la 2ème heure d'incubation mais les premiers feuilletts vont commencer à s'invaginer à 10h d'incubation. Entre ces deux temps, il y aura des mouvements d'extension et de convergence des territoires vers la ligne primitive. Suite à ces mouvements, les premiers territoires qui vont arriver en premiers et s'invaginer seront l'endoderme présomptif et le mésoderme extra-embryonnaire. Cette invagination se fait par un mouvement d'involution et d'immigration → mouvement d'embolie. Ils ne vont pas se retrouver au même niveau de profondeur

dans l'embryon. L'endoderme va repousser progressivement l'hypoblaste et ils seront à la même profondeur alors que le mésoderme extra-embryonnaire va s'invaginer dans la blastocoele secondaire et va créer un feuillet entre l'épiblaste dorsal et l'hypoblaste.

Donc l'épiblaste est le plus dorsal, puis le mésoderme, puis l'hypoblaste et l'endoderme.

Une fois invaginé, l'endoderme va subir des mouvements d'extension vers la région antérieure de l'embryon et un mouvement de divergence vers les régions latérales (extension divergente).

Le mésoderme extra-embryonnaire va également subir ces mouvements.

A partir de 14h d'incubation, tous les autres territoires mésodermiques vont commencer à s'invaginer à leur tour (mésoderme axial → chorde ; mésoderme somitique ; mésoderme des lames latérales ; mésoderme extra embryonnaire). C'est la raison pour laquelle on le voit tous s'aligner le long de la ligne primitive (qui s'est très fortement allongée).

L'endoderme a fini de s'invaginer à 15h d'incubation. Il poursuit son mouvement d'extension vers la région antérieure de l'embryon et a divergé de façon à occuper la moitié médiane de l'embryon.

Le mésoderme extra-embryonnaire poursuit son mouvement : il s'étend vers la région antérieure de l'embryon pour occuper les bords latéraux de l'embryon (sur le blastoderme).

Les autres territoires mésodermiques restent sur l'axe médian (plus antérieur = mésoderme axial, puis mésoderme somitique puis des lames latérales).

A 18h d'incubation (la ligne primitive ne s'allonge plus) mais le blastoderme continue de s'allonger. Le nœud de Hensen va reculer en position postérieure. Il n'y a presque plus de mésoderme présomptif à invaginer. La gastrulation ne se terminera qu'à 48h d'incubation et jusque-là, la ligne primitive va persister (même si elle régresse) mais tant qu'elle existera, il restera toujours un peu de mésoderme présomptifs à invaginer.

L'essentiel de la surface du blastoderme est recouvert par de l'ectoderme (mouvement d'épibolie). Il est substitué en neurectoderme (moitié antérieure de l'embryon seulement, sur la moitié médiane de l'embryon) et en épiderme (bleu ciel. S'étale plus largement sur tout l'axe antéro postérieur et occupe une très large moitié latérale du blastoderme).

Juste sous l'ectoderme et le reliquat de mésoderme présomptifs se trouvent les différents types de mésoderme.

Le mésoderme axial a sa position définitive (extension convergente sur l'axe médian de l'embryon et restera dans cette disposition) : il forme un prolongement céphalique ou chorde.

Juste latéralement à la chorde se trouve le mésoderme somitique qui a aussi sa position définitive (extension convergente vers la région antérieure de l'embryon) et se dispose latéralement par rapport à la chorde et reste disposé sur l'axe médian du blastoderme.

Le mésoderme des lames latérales n'a pas encore sa position définitive. Il a subi un mouvement d'extension vers la région antérieure vers diverge vers les bords latéraux du blastoderme (extension divergente).

Le mésoderme extra embryonnaire occupe une large moitié latérale du blastoderme presque jusqu'à l'extrémité antérieure. La région antérieure externe sans mésoderme est la région du pro-amnios.

Les tissus les plus profonds (endoderme et hypoblaste).

L'endoderme occupe une moitié axiale sur la partie ventrale. L'hypoblaste occupe toute la moitié latérale de l'embryon mais va progressivement reculer.

Le mésoderme axial s'invagine au niveau du nœud de Hensel. Après s'être invaginé, on va le retrouver sous le neur ectoderme. Le mésoderme axial est sous le neur ectoderme

Le mésoderme somitique est plus latéralement puis ensuite le mésoderme des lames latérales.

A 18-20h : dans la moitié antérieure, les trois feuillets primordiaux sont en position, et la neurulation va commencer (à 20h). Dans la moitié postérieure, la ligne primitive est encore présente : la moitié postérieure est encore en gastrulation → les deux processus vont se chevaucher au sein du même blastoderme.

La gastrulation ne prendra fin qu'à 48h d'incubation et la neurulation commence à 20h d'incubation donc elles auront lieu en même temps mais pas au même endroit car pour que la neurulation puisse commencer dans une région, il faut que la gastrulation de cette région soit terminée.

IV. Neurulation

Les plis neuraux apparaissent après 20-21 heures d'incubation, de part et d'autre du neuroblaste, délimitant la plaque neurale et se rencontrent dans l'axe médian au niveau du cerveau moyen après 26 heures. La fermeture progresse vers l'avant, isolant le cerveau antérieur vers 30-33 heures. La fermeture du tube neural s'achève au niveau caudal après 44 heures d'incubation.

L'embryon commence à se détacher de la masse de l'œuf: la région antérieure se soulève au-dessus du blastoderme. Il se forme alors un repli céphalique ectodermique ventral qui entraîne la délimitation de l'intestin antérieur en repliant avec lui l'endoderme sous-jacent. Le même pincement délimitera plus tard l'intestin postérieur; les 2 ébauches se rencontrent au bout de 4 jours; la communication entre le tube digestif et le vitellus est alors réduite à un simple tube, le pédicule vitellin.

Les somites se différencient à partir de la 20ème heure d'incubation, la métamérisation découpant le mésoblaste somitique à raison de 1 paire par heure d'incubation. Les pièces intermédiaires s'individualisent. Les lames latérales se rejoignent ventralement sous le pharynx en avant de la zone des somites. Des ébauches paires qui s'en détachent fusionnent pour former le tube cardiaque.

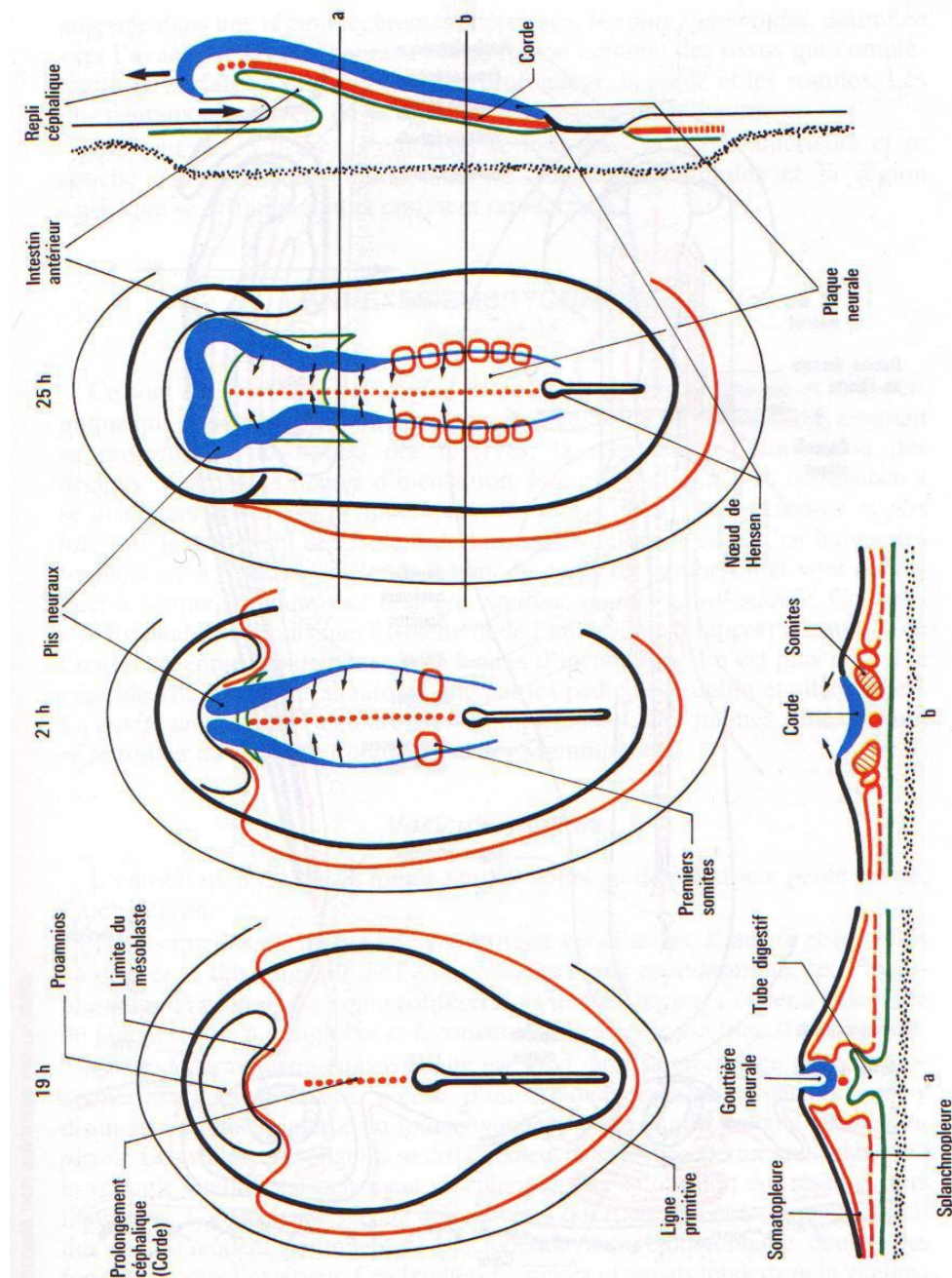


FIG. 45. — Neurulation chez l'embryon d'Oiseau. 3 stades sont représentés : 19 h, 21 h et 25 h. La coupe sagittale (à droite) et les 2 coupes transversales (a et b en bas) correspondent au stade 25 heures. L'embryon étant translucide, les différents niveaux sont visibles. Les lignes a et b permettent de situer le niveau des structures observées sur les coupes a et b.

Les lames latérales extra-embryonnaires s'insinuent dans l'aire opaque à la périphérie du blastoderme. C'est dans la paroi de leur splanchnopleure que se différencient les îlots sanguins avec les premières cellules sanguines. Ces îlots se ramifient et fusionnent en une aire vasculaire extra-embryonnaire. Les lames latérales extra-embryonnaires entreront dans la constitution des annexes embryonnaires.

La ligne primitive continue de reculer et de se raccourcir en direction caudale, tandis que la gastrulation se poursuit. Elle se trouve finalement enserrée dans une région légèrement déprimée, le sinus rhomboïdal, délimitée vers l'avant par les plis neuraux; cette région contient des tissus qui compléteront en surface le tube nerveux, en profondeur, la corde et les somites. Les plis neuraux n'achèvent de se rejoindre qu'au bout de 44 heures.

Au bout de 33 heures, l'embryon se tord dans sa partie antérieure et se couche sur la gauche, tandis que les vésicules cérébrales et la région cardiaque se différencient et croissent rapidement.

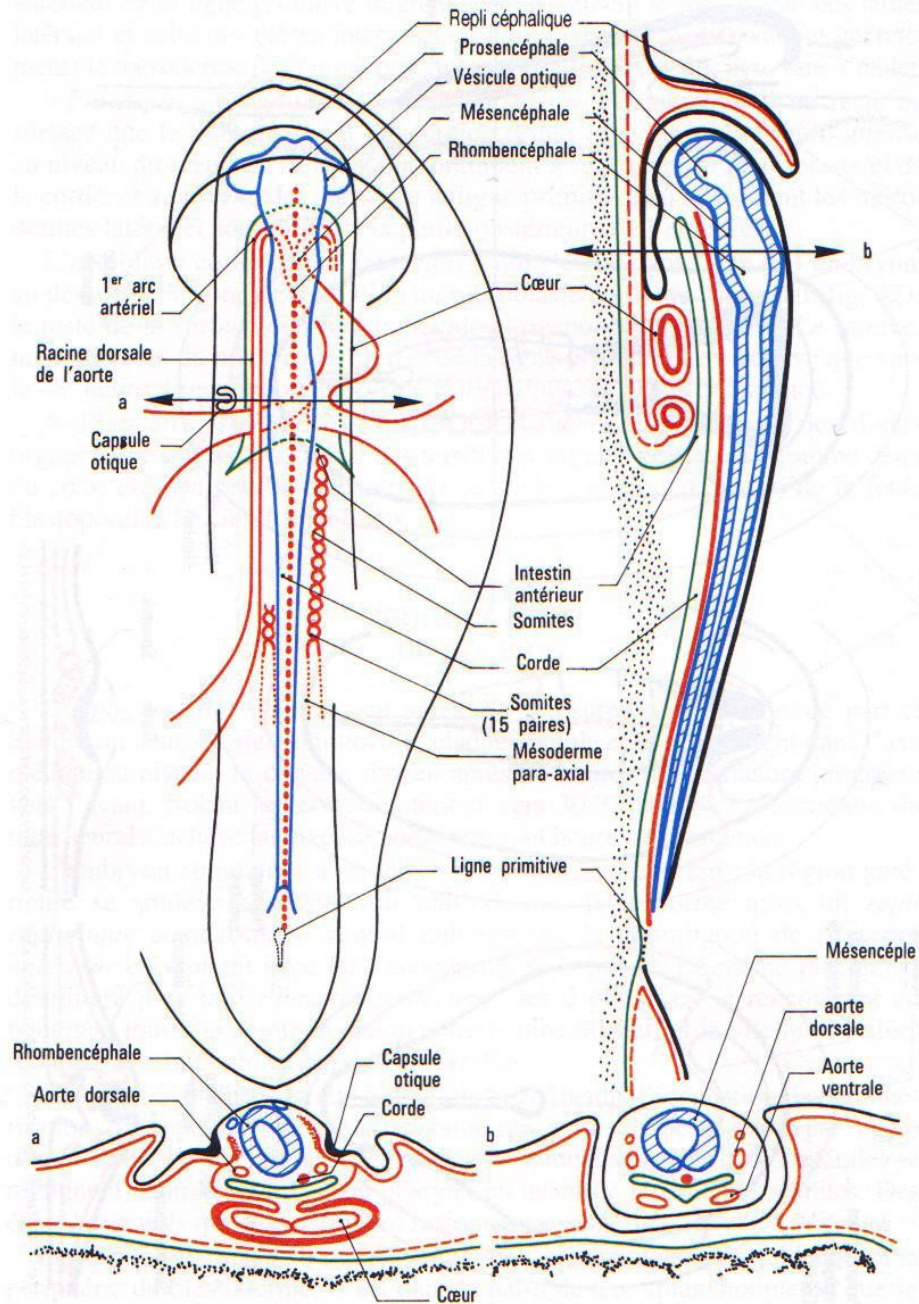


FIG. 46. — Embryon d'Oiseau de 33 heures en vue dorsale et coupe sagittale. L'organogénèse a commencé : l'encéphale se découpe en 3 vésicules cérébrales, les vésicules optiques sont formées. Le cœur est déjà fonctionnel. L'intestin antérieur est délimité. Le repli céphalique (amniotique) recouvre la tête.

V. Les annexes embryonnaires

Le développement de l'embryon chez l'oiseau nécessite des structures annexes : situées en dehors du corps de l'embryon et non organogène. Ces structures annexes sont appelées annexes embryonnaires ou extra embryonnaires.

Elles se développent simultanément dans l'embryon lui-même et dans le prolongement de ses feuillets constitutifs

Le tube neural, la crête neurale, La corde, les somites, le mésoderme des pièces intermédiaires.

L'endoderme va donner l'intestin qui va s'étendre au-delà des régions embryonnaires sous forme d'endoderme extra embryonnaires.

Les feuillets des lames latérales (somatopleure et splanchnopleure) vont se prolonger en extra-embryonnaire sans frontière entre les parties embryonnaires et extra embryonnaire.

Ces annexes embryonnaires sont des structures transitoires qui vont être éliminées à l'éclosion ou durant les jours qui vont suivre. Ces annexes sont au nombre de trois :

- La vésicule vitelline
- L'amnios
- L'allantoïne

Ces annexes assurent la protection de l'embryon durant son développement et son autonomie métabolique (nutrition, respiration, excrétion).

1) VESICULE VITELLINE

Va envelopper tout le vitellus. Elle commence à se former au milieu de la gastrulation (vers 24h d'incubation) et sera complètement fermée au 6ème jour d'incubation. Les annexes sont toujours formées de deux feuillets accolés. Ici, c'est l'endoderme extra-embryonnaire et la splanchnopleure extra-embryonnaire.

La vascularisation extra embryonnaire :

Le vitellus va servir à nourrir l'embryon pendant son développement grâce aux cellules de l'endoderme extra embryonnaire qui possèdent des enzymes qui vont permettre la dégradation du vitellus. Les molécules solubles issues de cette dégradation vont passer dans le splanchnopleure extra embryonnaire et vont remonter jusqu'à l'embryon afin de nourrir ses cellules.

Le reliquat de vitellus va se rétracter dans l'intestin du poussin pour le nourrir pendant les deux à quatre jours suivant l'éclosion.

2) AMNIOS

L'amnios va se former au bout de 33h d'incubation et sera complètement formé au 4ème jour.

Les deux feuillets qui vont le former sont l'ectoderme extra-embryonnaire et la somatopleure extra-embryonnaire

La somatopleure et l'ectoderme ne se vascularisent pas donc l'amnios ne sera pas vascularisé.

Il commence par se former par le repli amniotique céphalique de la région ventrale vers la région dorsale

Ensuite il y a la formation d'un repli céphalique caudal qui va fusionner avec l'autre.

Le liquide amniotique provient de la déshydratation de l'albumen.

Deux rôles :

- Protection mécanique de l'embryon.

- Protection de l'embryon contre la déshydratation (création d'un milieu aquatique → grande étape de l'évolution qui a permis de s'affranchir du milieu aquatique)

Amnios et séreuse vont être éliminés au moment de l'éclosion.

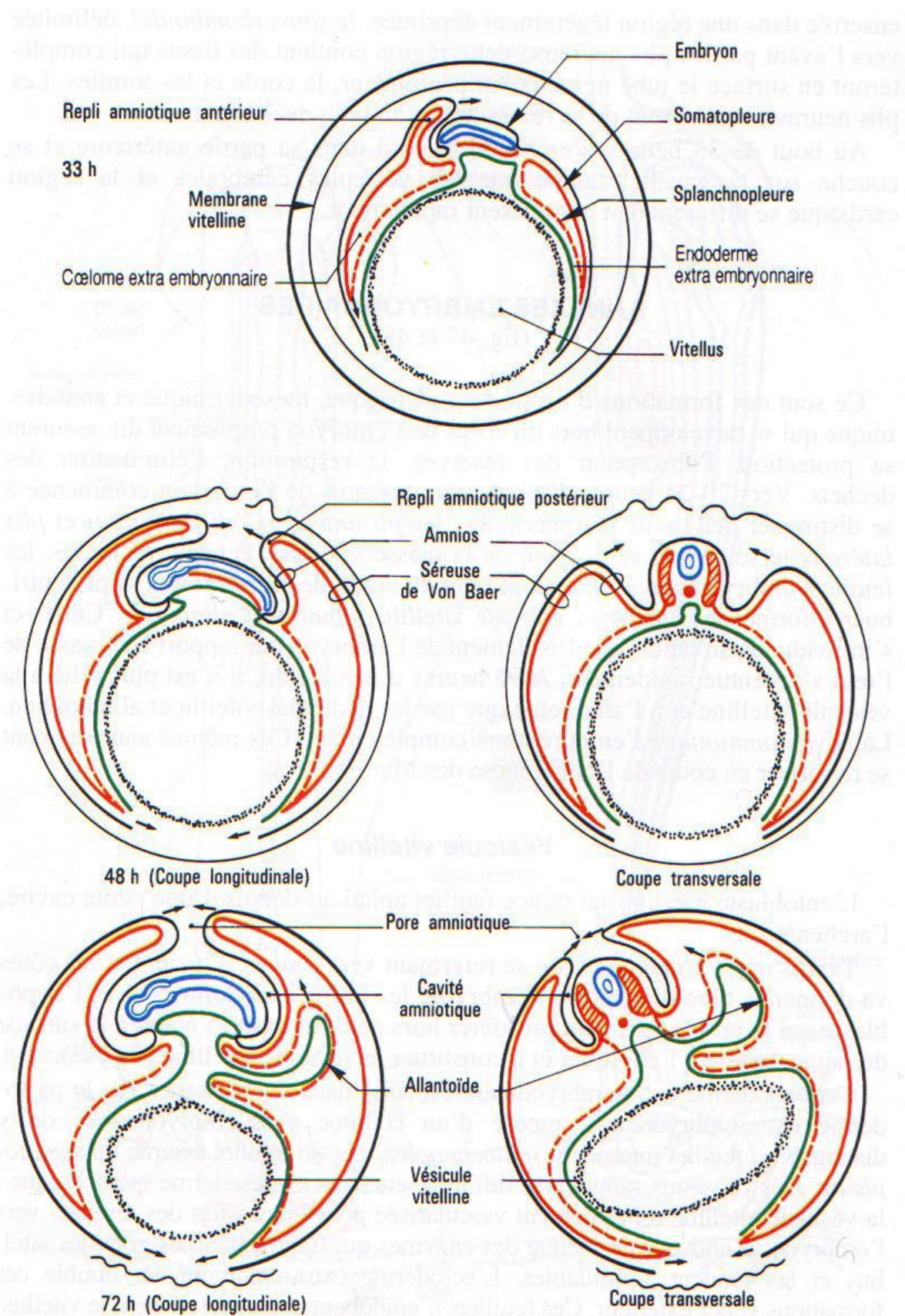


FIG. 47. — Formation des annexes embryonnaires à 33 h, 48 h et 72 h. La taille de l'embryon et celle des annexes ont été exagérées par rapport à celle du vitellus. Les stades 48 et 72 h sont représentés en coupes transversales et longitudinales.

3) L'ALLANTOÏDE

Commence à se former à 60h d'incubation et finit à 14 jours. Les deux feuillets extra embryonnaires sont l'endoderme et la splanchnopleure extra embryonnaire (donc vascularisation car présence de splanchnop)

L'allantoïde commence à se former par la formation du diverticule ventral qui va prendre énormément de place

La paroi de l'allantoïde va remplir tout l'espace laissé libre au sein de l'oeuf (= coelome extra embryonnaire). La partie externe de l'allantoïde est également accolée contre la séreuse et la membrane

Roles :

- Echanges gazeux entre milieu extérieur et embryon (au travers de la coquille calcaire).
- Nutrition : dégradation de l'albumen (paroi de l'allantoïde accolée à l'albumen et prélève l'eau et certaines molécules issues de la dégradation de l'albumen → vont passer dans la splanchnopleure puis circulation sanguine extra-embryonnaire puis remonter vers l'embryon)
Absorption du calcium au niveau de la coquille calcaire
Fragiliser la coquille calcaire (plus de facilité pour l'éclosion)
- Excrétion : élimination du CO₂ par voie inverse de l'oxygène (embryon → circulation embryonnaire → circulation extra-embryonnaire → coquille calcaire). Déchets non gazeux stockés dans l'allantoïde jusqu'à la fin du développement de l'embryon