

Chapitre 5 : Embryologie des Mammifères

Les mammifères apparaissent au Trias à partir de lignées reptiliennes. Les mammifères actuels apparaissent à la fin du Tertiaire et se divisent en 3 groupes :

A. Protothériens = Monotrèmes

Ils gardent de nombreux caractères reptiliens. La tête se fini par une mâchoire avec un étui corné (bec) constitué de l'allongement des maxilles, pré-maxilles et mandibules. La ceinture scapulaire est de type reptilien. La reproduction est ovipare, les œufs sont télolécithes. Actuellement, de ce groupe ne subsistent que :

- Les ornithorynques (Australie + Tasmanie). Ils ont un bec de canard, vivent dans l'eau, mangent des crustacés et des mollusques, pondent des œufs, les bébés têtent un lait riche en fer.
- Les échidnés. Ils ont un bec cylindrique, une longue langue et mangent des fourmis et des termites.

B. Métathériens

Ce sont les marsupiaux, caractérisés par la marsupie (poche). Il n'y a pas de formation de placenta allanto-chorial, mais un placenta vitellin qui se développe au dépend du sac vitellin. L'évacuation de l'embryon (taille d'un haricot) s'effectue par un pseudo-vagin temporaire (trou fait par le petit dans le ventre), et il tombe dans la marsupie, ou il s'accroche à une mamelle. Le nombre de mamelles est variable. La croissance de l'ex-embryon est très rapide dans la maarsupie.

C. Euthériens

Les œufs ne possèdent presque pas de vitellus, l'embryon est en connexion avec la membrane utérine. Il se nourrit au dépend de sa mère. Un placenta est mis en place (chorion foetal + utérus). Selon la connexion des 2 parties, il y a 4 types de placentas. Les œufs sont toujours de petite taille, chez l'homme par exemple ils font de 120 à 150 µm.

5.1 STRUCTURE DE L'OEUF ET DE SES ENVELOPPES

L'ovocyte des Mammifères supérieurs est **alécithe**. La zone superficielle du cytoplasme, ou cortex, possède un cytosquelette avec un réseau de microfilaments d'actine. Des granules corticaux, dont on a étudié le rôle pendant la fécondation, sont présents chez certaines espèces (lapin, hamster, homme), et absents chez d'autres (rat).

Il existe, dans les très jeunes ovocytes de certaines espèces, une organisation polarisée, l'axe pôle animal-pôle végétatif se matérialisant par la superposition de la vésicule germinative, vers le pôle animal et d'une structure appelée corps vitellin ou **corps de Balbiani** vers le pôle végétatif. Cette dernière, formée par la condensation en proportion variable de mitochondries, de réticulum endoplasmique et de corps de Golgi, se disperse avec la croissance de l'ovocyte. Rien n'indique que la redistribution de ces organites dans le cytoplasme puisse contribuer à fournir une polarité à l'ovocyte mûr.

Cet ovocyte est entouré, à la ponte, par la **zone pellucide**, qui est une enveloppe primaire, et les cellules de la **corona radiata**, qu'on assimile à une enveloppe secondaire. Après la fécondation, l'œuf se segmente dans l'oviducte puis s'implante dans la muqueuse utérine et acquiert des annexes embryonnaires homologues de celles des Sauropsidés (Oiseaux et Reptiles). Ces annexes participent à l'édification du **placenta**, formation qui établit le contact avec l'organisme maternel. Ce placenta n'existe pas chez les Mammifères Monotrèmes (ornithorynquéchidné) qui sont ovipares ; il est rudimentaire chez les Marsupiaux (kangourou, opossum) ; il n'est développé que chez les Mammifères placentaires vrais ou Euthériens, qui seuls seront étudiés ici.

5.2 SEGMENTATION

La segmentation de l'œuf de Mammifère est totale ou holoblastique. Elle est très lente. L'œuf est fécondé entre 12 et 24 heures après la ponte ovulaire et la première division ne survient dans l'oviducte que vers la 30e heure chez la femme, les divisions suivantes se succèdent à des intervalles de plus en plus courts. C'est une morula compacte de 16 blastomères qui atteint la partie supérieure de l'utérus au 4^e jour. L'œuf a perdu progressivement sa corona radiata après la fécondation et ne reste entouré que de la zone pellucide qu'il perd à son entrée dans l'utérus, à la fin du stade morula. Il utilise ses faibles réserves et les sécrétions de l'oviducte jusqu'au moment de la nidation, c'est-à-dire de son implantation dans la muqueuse utérine.

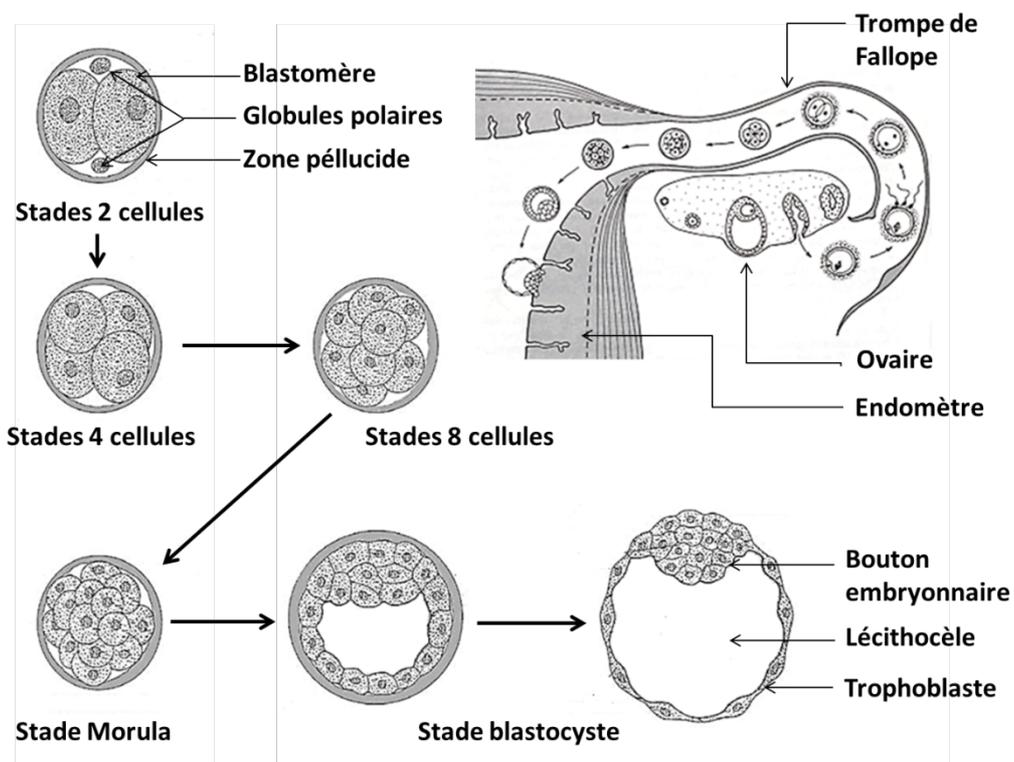


Figure 5.1 – Développement de l'œuf humain depuis la ponte ovulaire jusqu'à son implantation dans la muqueuse utérine.

5.2.1 Morula et blastula primaire (ou blastocyste primaire)

La segmentation est asynchrone, légèrement inégale dans certaines espèces, et présente des caractéristiques propres à ce groupe quant à l'orientation de ses plans de segmentation et à l'adhérence entre les blastomères.

C'est une segmentation rotationnelle. Son asynchronisme fait qu'on peut observer des morulas avec un nombre impair de cellules. Des observations anciennes ont décrit, chez le chat, une filiation à partir de deux premiers blastomères différant par leur taille et leur coloration, l'un, petit et sombre à segmentation lente étant à l'origine du **bouton embryonnaire** ou **masses cellulaire interne** et l'autre, clair et se divisant plus rapidement, à l'origine de la partie extra-embryonnaire, le **trophectoderme** qui évoluera en **trophoblaste**. Ces observations ne semblent pas avoir été confirmées dans d'autres espèces.

L'adhérence entre les blastomères est très lâche jusqu'au stade 8 cellules, chacun d'eux restant bien distinct avec des surfaces de contact réduites. Au cours du stade 8 survient un changement rapide et profond propre aux Mammifères, la **compaction** qui transforme l'embryon en une morula sphérique où les limites cellulaires sont difficilement discernables. Des jonctions cellulaires de type jonctions serrées se développent alors entre les parois latérales des cellules de la surface externe de la morula ; ces cellules acquièrent ainsi une polarité. Les jonctions assurent l'étanchéité entre le milieu externe et l'intérieur de l'embryon. Au stade 16 cellules, la plupart de ces cellules entrent dans la constitution de l'enveloppe externe qui sera à l'origine du trophectoderme, et quelques cellules internes seulement donneront le bouton embryonnaire. Au stade 32 cellules, chez la souris par exemple, leur orientation vers l'une ou l'autre voie se définit selon la position profonde ou superficielle des cellules et de l'orientation des plans de clivage.

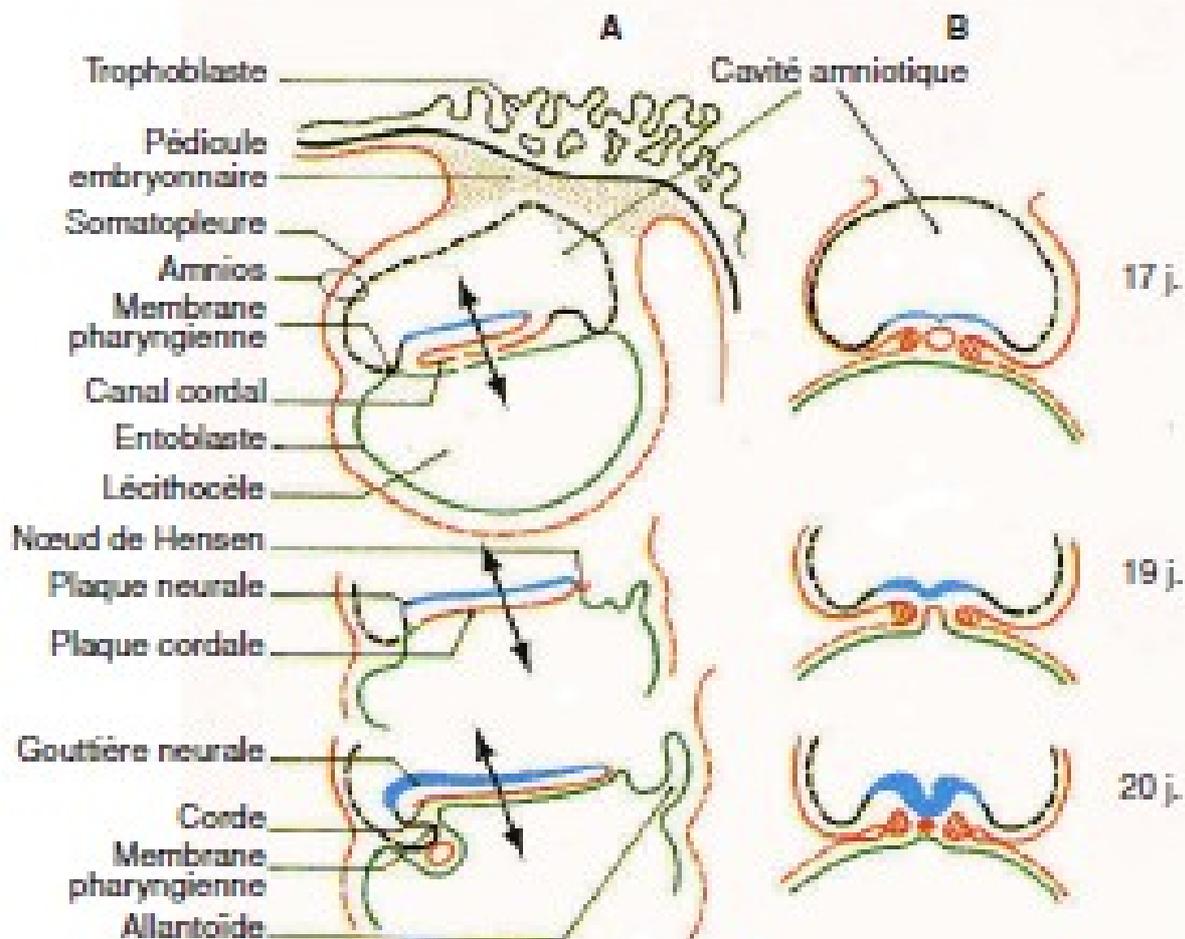


Figure 5.2 – Coupes sagittales (A) et transversales

(B) de gastrulas d'embryon humain à 17, 19 et 20 jours. La corde est d'abord une invagination tubulaire (17 j.) qui s'ouvre et se soude provisoirement à l'entoblaste (19 j.), puis s'isole en corde proprement dite (20 j.). Le pédicule allantoïdien se développe dès le 19e jour. L'ébauche cardiaque est en place à 20 jours.

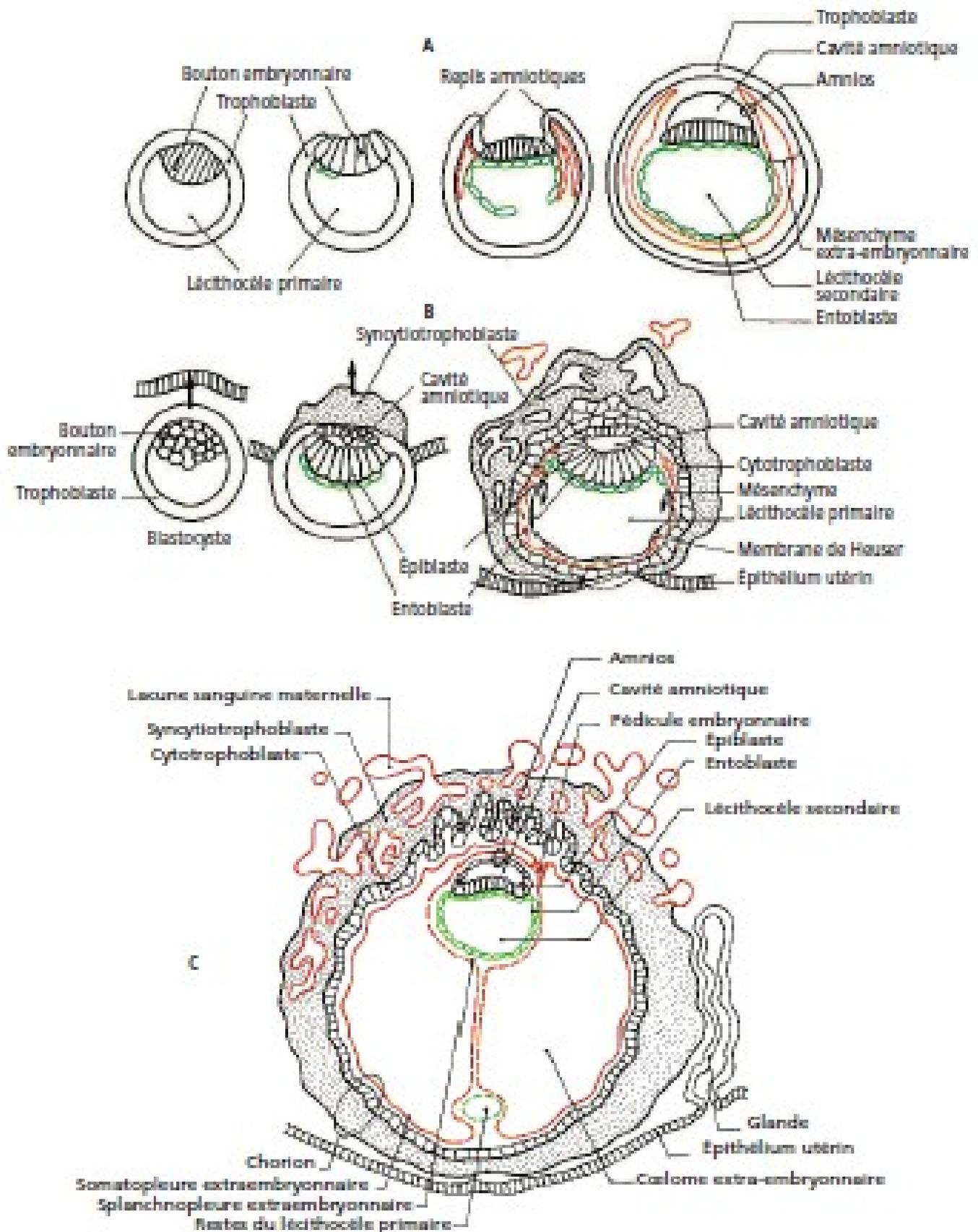


Figure 5.3 – Formation de la cavité amniotique chez l'embryon de Mammifère.

A : Par plissement (type Carnivore) : érosion du trophoblaste au niveau du bouton embryonnaire, apparition de replis amniotiques antérieur et postérieur. Simultanément, développement de l'entoblaste qui tapisse le lécithocèle. Mise en place du mésenchyme extra-embryonnaire et du coelome.

B et C : Par cavitation (homme) : la cavité amniotique apparaît par clivage dans la partie supérieure du bouton embryonnaire. Le syncytiotrophoblaste est hypertrophié et lacunaire. Le lécithocèle est réduit, le coelome extra-embryonnaire est mieux développé que dans le modèle précédent.

La blastula primaire qui se forme comprend deux catégories de cellules bien distinctes chez les Primates :

- Le **trophectoderme**, assise de cellules périphériques à l'origine d'une partie des annexes embryonnaires et qui joue un rôle dans la formation du placenta.
- Le **bouton embryonnaire**, amas cellulaire sous le trophoctoderme regroupant les territoires organo-formateurs de l'embryon.

La blastula se creuse d'une cavité ou **lécithocèle primaire** vers le stade 32 cellules. Elle arrive alors au contact de la muqueuse utérine (6^e jour chez la femme).

Les contacts s'établissent par l'intermédiaire du trophoctoderme après rupture de la membrane pellucide sous l'effet d'une protéase, la trypsin. Le degré d'implantation dans la muqueuse utérine est fonction de la nature du placenta chez l'espèce considérée.

5.2.2 Blastula secondaire (ou blastocyste secondaire)

Comme chez les Oiseaux, l'entoblaste (ou hypoblaste, ou endoderme primaire) se met en place avant la gastrulation. Il apparaît comme une couche de cellules très aplaties sur la face inférieure du bouton embryonnaire. Son origine n'est sans doute pas identique chez toutes les espèces. Il peut être le résultat d'une délamination de la couche basale du bouton embryonnaire (ex. : brebis, femme). Dans d'autres espèces (rat), l'entoblaste proviendrait de la prolifération de cellules originaires du trophoblaste qui s'étalent sous la voûte du lécithocèle au contact du bouton embryonnaire ; cette interprétation (Dalcq, 1954), est fondée sur des caractéristiques cytochimiques des cellules de l'entoblaste qui sont analogues à celles du trophoblaste.

Quoi qu'il en soit, l'embryon est alors didermique. Dans l'espèce humaine, le mésoderme extra-embryonnaire se met en place sous une forme mésenchymateuse cependant que l'entoblaste prolifère en doublant l'intérieur du lécithocèle primaire. Celui-ci, délimité initialement par une structure cellulaire aplatie, la **membrane de Heuser**, devient un lécithocèle secondaire considéré comme l'homologue de la vésicule vitelline des Oiseaux. Le bouton embryonnaire serait à titre de comparaison, l'homologue de l'aire pellucide.

5.3 GASTRULATION

La gastrulation commence lorsque l'amnios et le chorion achèvent de se former, et que la nidation a eu lieu.

L'ébauche de l'embryon ou disque embryonnaire est didermique lorsque la gastrulation commence. En surface il se compose de l'épiblaste, en profondeur, de l'entoblaste. Le disque embryonnaire s'allonge. Près du bord postérieur de l'aire embryonnaire se forme un nodule, le **noeud postérieur**. Plus près du centre un autre épaississement forme le **noeud antérieur** ou **noeud de Hensen**. Une ligne médiane réunit les deux nœuds et marque ainsi le plan de symétrie bilatérale de l'embryon, c'est la ligne primitive qui se creuse en gouttière.

Ce stade correspond à un blastoderme d'Oiseau de 18 heures d'incubation mais qui serait recouvert par l'amnios. Il est atteint chez l'homme vers le 15e ou 16e jour.

Les mouvements morphogénétiques et la mise en place des feuilletts (fig. 5.4) sont analogues à ceux des Oiseaux. Les coupes sagittale et transversale précisent l'organisation du disque embryonnaire au début de la gastrulation (fig. 5.2).

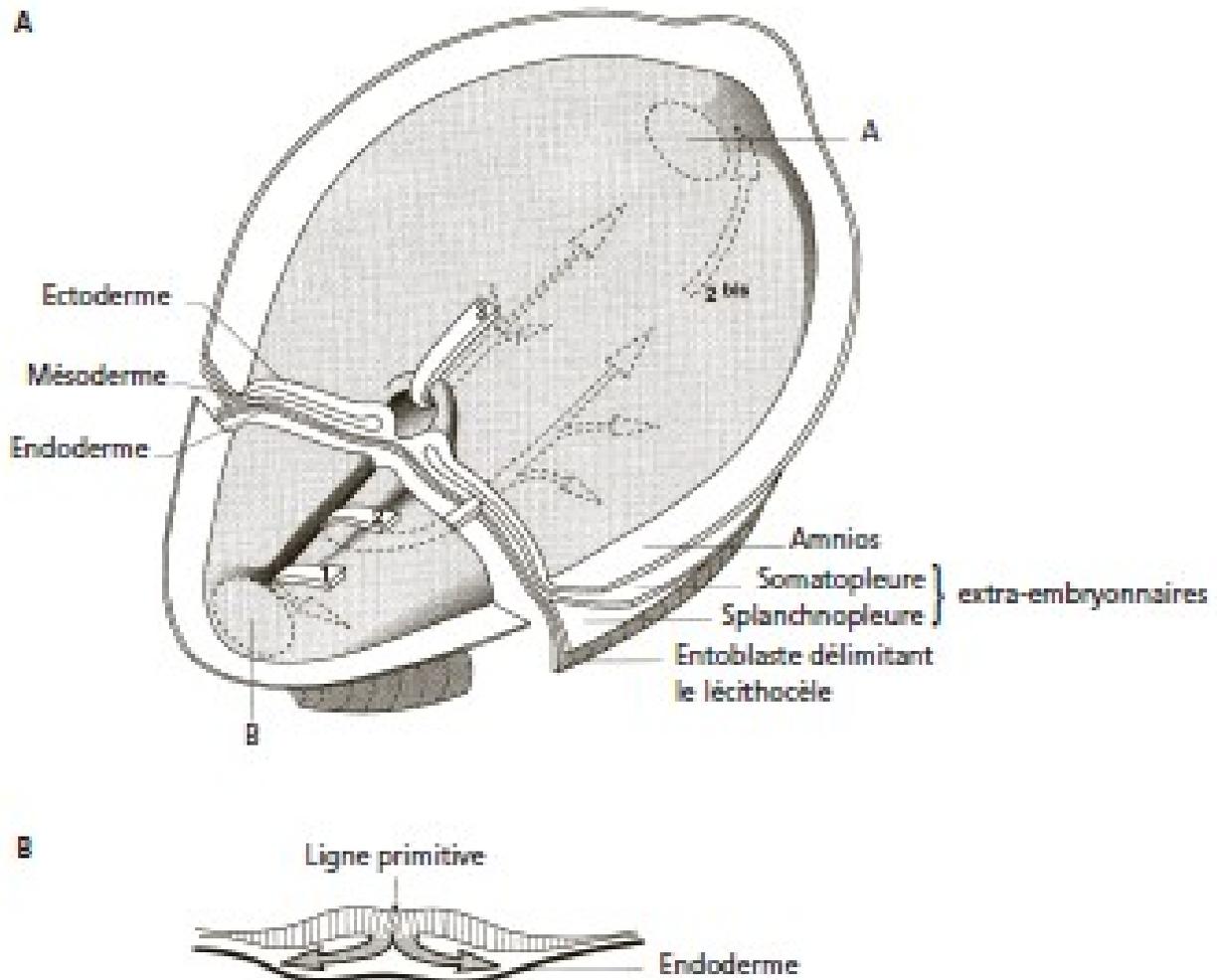


Figure 5.4 – Disque embryonnaire au cours de la gastrulation.

A : Vue externe. Les flèches indiquent le sens des mouvements des feuilletts mésodermiques qui se mettent en place. 1 : mésoderme caudal ; 2 et 2bis : mésoderme latéral ; 3 : canal cordal. A et B : zones des futures membranes pharyngienne et cloacale, dépourvues de mésoderme. B : Mouvements des feuilletts au niveau de la ligne primitive. (D'après Tuchman-Duplessis).

a) Le matériel cordonal mésodermique

Il s'invagine au niveau du nœud de Hensen. Toute la région en avant de celui-ci s'accroît énormément et le nœud de Hensen semble, comme chez les Oiseaux, reculer vers l'extrémité caudale. La corde se situe sous le neur ectoderme qu'elle va induire à former du tissu nerveux. Chez les Mammifères, la corde qui est d'abord une invagination tubulaire, le **canal cordal**, s'ouvre

ventralement et se soude à l'entoblaste pour former une **plaque cordale**. Cette association est transitoire, la corde s'isole à nouveau pour former un cordon cellulaire plein lors de la mise en place de l'endoderme.

b) Le mésoderme des somites et des lames latérales

Il s'invagine latéralement le long de la ligne primitive et s'étend de part et d'autre de la corde. Les somites commencent à se métamériser à la fin de la gastrulation, avec 4 paires à 21 jours chez l'homme. Les lames latérales entrent en continuité avec le mésoderme extra-embryonnaire.

c) L'endoderme

Il proviendrait, au moins pour partie, du matériel épiblastique invaginé lors de la gastrulation, qui s'insérerait dans l'entoblaste. Il est ainsi en continuité avec la vésicule vitelline ; il se forme un pincement endodermique antérieur ou repli céphalique, qui correspond à l'apparition de l'intestin antérieur. L'allantoïde se développe dans la région postérieure de l'endoderme.

Après 17 jours de développement chez un embryon humain, le schéma d'organisation correspond à celui d'un oiseau après une vingtaine d'heures d'incubation.

5.4 NEURULATION

Le neurectoderme situé dans l'axe médian du disque embryonnaire, au-dessus de la corde à la fin de la gastrulation, est induit à former la plaque neurale qui s'épaissit en raquette. Les bords latéraux se soulèvent (gouttière neurale) et se rejoignent formant le tube neural qui achève de se clore d'abord dans le milieu, puis vers l'avant et vers l'arrière, tandis que la ligne primitive achève de régresser. Chez l'embryon humain, le tube neural commence à se former le 21^e jour. Il est fermé le 29^e jour de gestation.

Pendant la formation de l'ébauche de système nerveux central, le mésoderme continue à se découper en somites, en pièces intermédiaires et en lames latérales creusées du coelome. Par le jeu des replis céphalique, caudal et latéraux, l'embryon s'isole des annexes auxquelles il n'est plus relié que par le cordon ombilical contenant les pédicules vitellin et allantoïdien. Le tube digestif a achevé de se refermer ventralement.

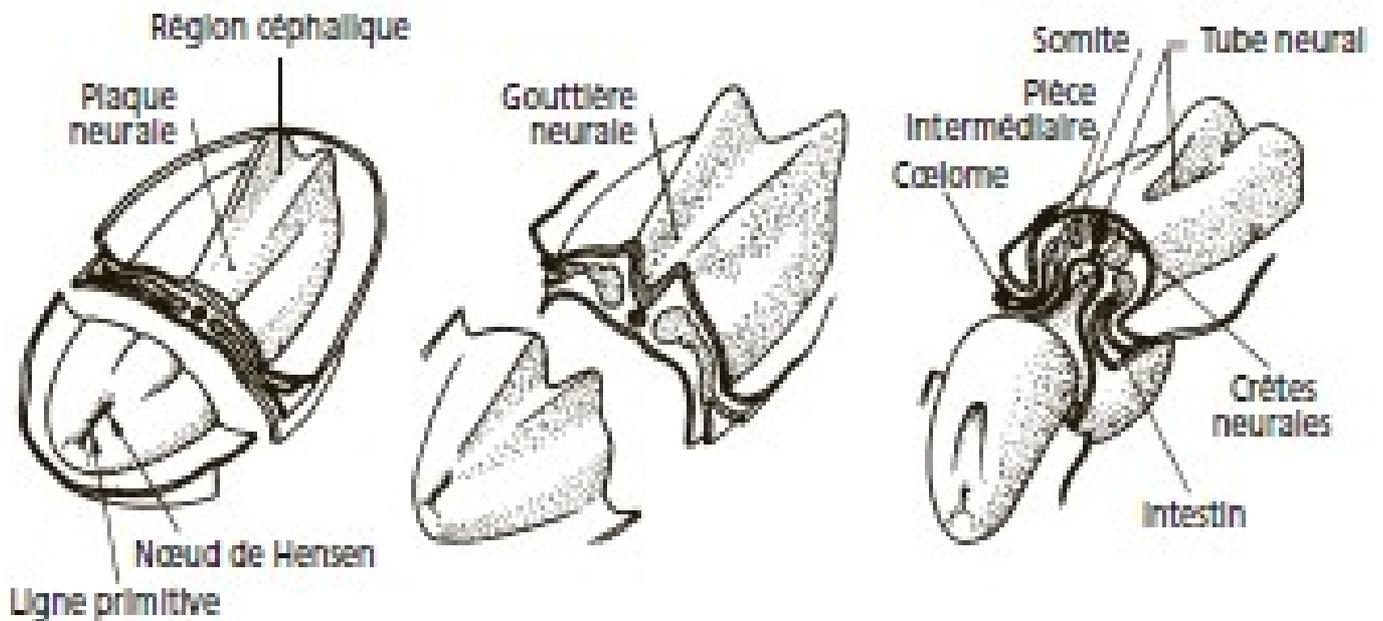


Figure 5.5 – Trois étapes de la neurulation chez l'embryon humain.(D'après Tuchman-Duplessis).

5.5 DÉVELOPPEMENT DE L'AMNIOS ET DE LA VÉSICULE VITELLINE

Chez les Mammifères supérieurs aux œufs dépourvus de réserves, les annexes embryonnaires permettent l'implantation de l'embryon dans la muqueuse utérine **ovulation**, ce qui est indispensable à la survie et aux échanges. Ces annexes vont se développer avant la gastrulation ou en même temps.

5.5.1 Formation de l'amnios

On distingue 3 modalités de formation de l'amnios :

- Par **plissement**, ce qui rappelle les Oiseaux.
- Par **cavitation**, c'est le cas des Primates.
- Par **cystectochorial**, mode propre aux Rongeurs et qui ne sera pas étudié ici.

a) l'amniogenèse par plissement (fig. 5.3A)

Elle se rencontre chez les Carnivores, les Ongulés, les Lagomorphes (lapins) et chez les Primates primitifs (Lémuriens).

Les cellules trophoblastiques de la couche enveloppante qui recouvraient le bouton embryonnaire disparaissent par exfoliation, de telle façon que les cellules de celui-ci affleurent à la surface de l'embryon. Comme chez les Oiseaux, il se forme à la périphérie du bouton embryonnaire des replis qui vont à la rencontre l'un de l'autre tandis que le bouton s'enfonce dans le blastocyste. Les replis se soudent et délimitent une cavité amniotique.

b) l'amniogenèse par cavitation (fig. 5.3B, C)

On l'observe chez les Insectivores (hérisson, musaraigne), les Chiroptères (chauvesouris) et chez les Primates (singes, homme).

Le trophoblaste s'étale sur toute la surface externe de l'embryon, y compris le bouton embryonnaire. Entre la zone la plus externe cytotrophoblastique et l'épiblaste du bouton embryonnaire, des vacuoles se forment, confluent et donnent une cavité amniotique, vers le 8^e jour chez la femme.

Le mésoderme extra-embryonnaire, sous la forme d'un mésenchyme, tapisse le trophoblaste. On ignore s'il provient de la délamination du cytotrophoblaste ou de l'entoblaste. Ce mésenchyme se condense en une lame externe appliquée contre le cytotrophoblaste : la somatopleure extra-embryonnaire, et une lame interne appliquée contre l'entoblaste qui délimite le lécithocèle : la splanchnopleure extra-embryonnaire.

Ces deux feuilletts se confondent au niveau du **pédicule embryonnaire**. Le coelome extra-embryonnaire est la cavité délimitée par les feuilletts mésodermiques.

5.5.2 Formation de la vésicule vitelline

Pendant ou avant l'amniogenèse, le trophoblaste va se trouver entièrement doublé intérieurement par la prolifération de l'entoblaste puis du mésoderme. L'organisation de la vésicule vitelline ou lécithocèle secondaire est alors comparable à une petite vésicule vitelline d'oiseau ne contenant pas de vitellus. On peut considérer que cette annexe est une réminiscence des ancêtres reptiliens. Elle est d'ailleurs réduite chez les Mammifères supérieurs et notamment chez l'homme. C'est un sac contenant du liquide physiologique. La vésicule vitelline a sans doute un rôle respiratoire à l'origine, ce qui explique l'importante circulation sanguine dans les premiers stades ; c'est d'ailleurs dans la splanchnopleure extra-embryonnaire qui double la vésicule vitelline que se constituent les premiers éléments sanguins, comme chez les Oiseaux.

5.5.3 L'embryon à la fin de l'amniogenèse

Lorsque le trophoblaste est doublé de la somatopleure extra-embryonnaire, le chorion est formé. Il correspond à la séreuse des Oiseaux qui s'applique sous la coquille. Ici, le **chorion** s'applique contre la muqueuse utérine, en épouse les cryptes et en digère plus ou moins profondément la paroi, suivant le type de placentation.

À la fin de l'amniogenèse, l'embryon se trouve au stade de la **ligne primitive**. L'intestin est encore largement ouvert sur la vésicule vitelline mais déjà une évagination de l'endoderme repousse les tissus mésodermiques, c'est l'ébauche de la **vésicule allantoïdienne** qui reste réduite chez l'homme.

5.6 ÉVOLUTION DES ANNEXES EMBRYONNAIRES ET FORMATION DU PLACENTA

5.6.1 Évolution de l'amnios

Établi par plissement ou par cavitation, il délimite une cavité où baigne l'embryon, emplie d'un liquide riche en fructose et en hormones comme l'oestradiol et qui atteint chez l'homme une contenance de 1 à 1,8 litres à la naissance. L'emploi d'isotopes radioactifs permet de montrer que ce liquide est continuellement absorbé par l'embryon par voie buccale et évacué vers l'allantoïde

par les reins. À mesure que se développe l'amnios, le coelome extra-embryonnaire se réduit et l'amnios s'accroît au chorion sur une étendue de plus en plus grande (fig. 5.6).

5.6.2 Évolution de la vésicule vitelline

C'est une formation de caractère primitif ; importante chez les Oiseaux et les Reptiles. Elle est encore bien développée chez les Marsupiaux où elle est en contact avec le chorion. Elle est très vascularisée et la circulation vitelline apporte alors des substances nutritives au fœtus. Le placenta à vascularisation vitelline est un **omphaloplacenta (placentation vitello-chorionique)**.

La vésicule vitelline, chez les Carnivores, subsiste pendant toute la gestation, mais n'entre pas en contact avec le chorion. Chez les Ruminants, elle régresse précocement. Chez l'Homme, c'est une poche qui reste très réduite (fig. 5.6), elle a sans doute un rôle respiratoire au début du développement, en raison de son importante circulation sanguine.

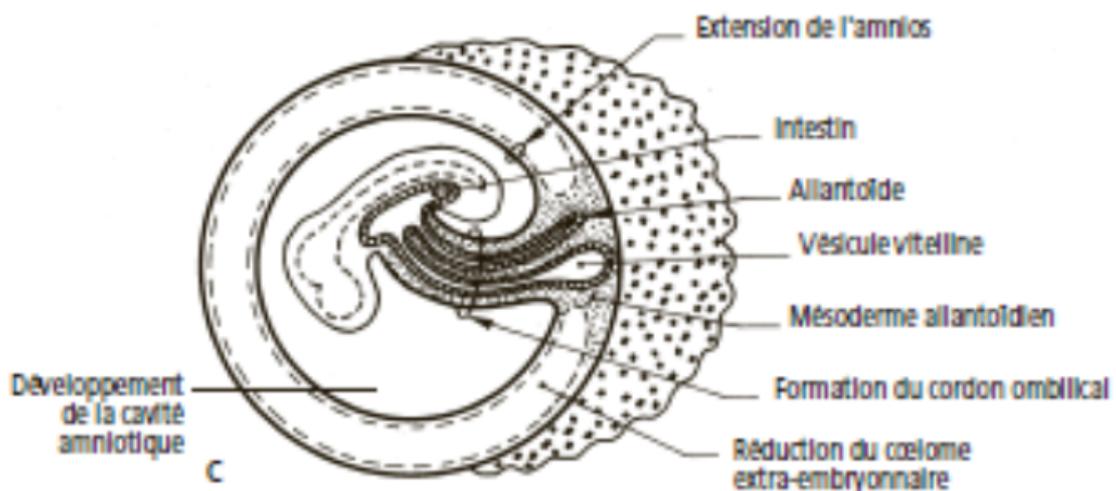
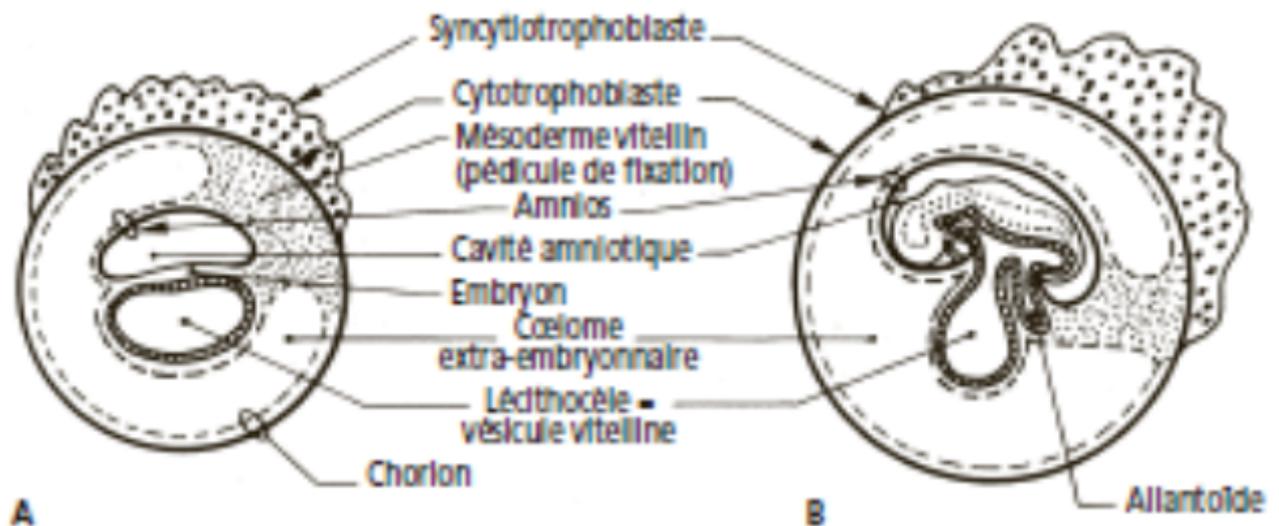


Figure 5.6 – Formation des annexes embryonnaires chez un embryon de Mammifère (homme).

A : 2 à 3 semaines; B : 4 semaines; C : 8 semaines.

5.6.3 Évolution de l'allantoïde

Cette formation est l'homologue de celle des Oiseaux. Son importance relative par rapport à la vésicule vitelline varie avec les espèces. Chez les Monotrèmes il n'y a pas de relation avec le chorion et pas de rôle respiratoire. Chez les Marsupiaux, l'allantoïde est d'importance égale ou inférieure à la vésicule vitelline. Chez les Carnivores, elle est très développée. Chez les Primates, elle régresse très tôt. Dans l'espèce humaine (fig. 5.6), son développement atteint son maximum au bout de 2 à 3 semaines de gestation, puis il y aura oblitération. Dans tous les cas se développent dans la paroi splanchnopleurale, des vaisseaux allantoïdiens qui vont coloniser le chorion et le vasculariser. La participation de l'allantoïde à la formation du placenta constitue une caractéristique des Mammifères placentaires (**placentation allanto-chorionique**).

5.6.4 Développement du placenta

À la nidation, l'embryon s'implante au stade blastocyste dans la muqueuse utérine hypertrophiée et très vascularisée. Cet état résulte de l'action préparatoire des oestrogènes élaborés dans le follicule ovarien. Il est maintenu pendant la grossesse sous l'action de la progestérone sécrétée par le corps jaune. Cette muqueuse utérine forme la **partie maternelle du placenta**.

L'embryon s'implante par son pôle embryonnaire. Les cellules du **trophoblaste** prolifèrent. La partie la plus externe devient syncytiale, formant le **syncytiotrophoblaste** (fig. 5.3a,b). Il s'enfonce dans la muqueuse utérine, par digestion plus ou moins poussée des tissus maternels, suivant le type de placenta. Chez la femme, la pénétration de l'embryon à l'intérieur de la muqueuse utérine est totale au 13^e jour de gestation.

Le trophoblaste est doublé par la somatopleure extra-embryonnaire, l'ensemble formant le **chorion** qui constitue la **partie foetale du placenta**. Le chorion développe des villosités vascularisées sur toute sa surface. C'est le **chorion villeux**. Plus tard, ces villosités ne se développeront plus que dans des régions déterminées qui dépendent du type de placentation. La vascularisation placentaire est celle qui s'est développée dans la splanchnopleure de la vésicule vitelline, ou celle de l'allantoïde (voir *supra*) ; ces annexes assuraient les échanges maternels au début du développement.

Chez les Primates et les Rongeurs, le chorion assure toutes les fonctions placentaires alors que le sac allantoïdien est vestigial ou a disparu. Les vaisseaux allantoïdiens constituent une partie essentielle de l'allantoïde vestigiale et ce sont eux qui irriguent le chorion. Le placenta est donc fondamentalement allanto-chorionique, même si le sac allantoïdien est resté insignifiant.

Le chorion est doublé intérieurement par les parois des annexes. Suivant les régions, et avec une plus ou moins grande extension suivant les espèces, cette doublure est soit le feuillet ecto-mésodermique de l'amnios, soit le feuillet endomésodermique de l'allantoïde. La formation à 4 feuillets qui en résulte est dans le premier cas un **amnio-chorion**, dans le second un **allanto-chorion**.

5.7 RAPPORTS ENTRE LES PARTIES MATELLESET EMBRYONNAIRES DU PLACENTA

Ils sont variables suivant les espèces¹.

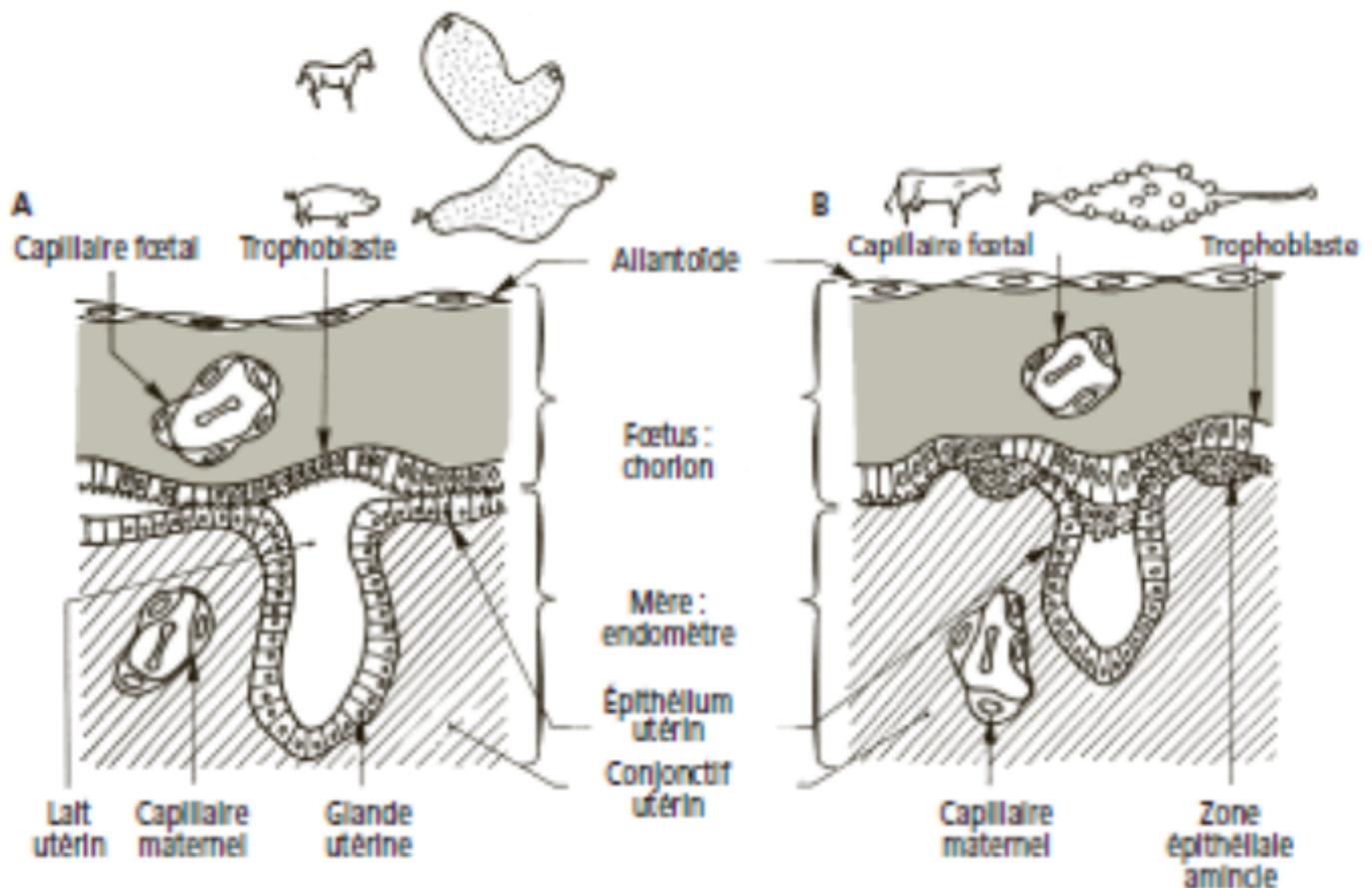
5.7.1 Placentas indécidué(s)(fig. 5.7A, B)

L'implantation de l'embryon n'entraîne aucune lésion vasculaire au niveau des tissus utérins et l'expulsion du placenta se fait sans hémorragie. L'épithélium utérin demeure intact pour tout ou partie, et se trouve accolé au trophoblaste embryonnaire.

On distingue généralement deux degrés :

a) Type épithélio-chorial (ex. : porc, cheval, Cétacés)

Les villosités choriales nombreuses et développées s'insèrent entre les digitations de la muqueuse utérine. C'est un **placenta diffus** parce que les villosités s'étendent sur toute la surface du trophoblaste.



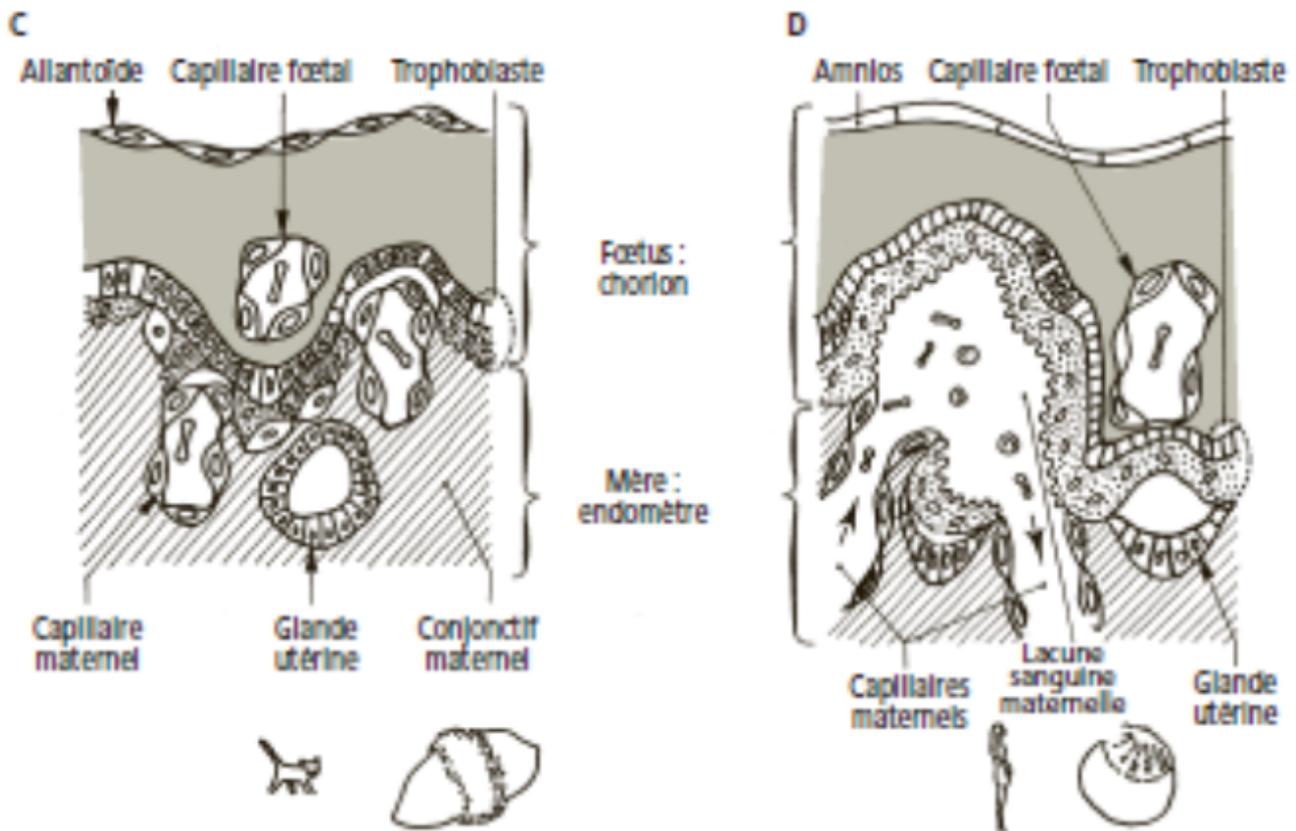


Figure 5.7 – Principaux types de placentation chez les Mammifères.

A-B : Placentation indécidué. **A** : épithélio-choriale (placenta diffus). **B** : conjonctivo-chorial (placenta cotylédonaire). **C-D** : Placentation décidué. **C** : endothéliochoriale(placenta zonaire) **D** : hémochoriale (placenta discoïdal).

b) Type conjonctivo-chorial (ex. : Ruminants)

Dans ce type de placenta encore parfois désigné sous le terme de syndesmochorial, l'épithélium maternel est corrodé et devient discontinu. Les échanges sont plus intimes : cinq couches cellulaires seulement séparent le sang foetal du sang maternel. Les villosités sont localisées au niveau de plages ou **cotylédons**. C'est un **placenta cotylédonaire**.

5.7.2 Placentas décidués (fig. 5.7C, D)

Le trophoblaste pénètre profondément dans la muqueuse utérine, une partie de l'endomètre est détruite ou rejetée lors de la parturition. C'est la **décidue** ou **caduque**. Elle s'accompagne d'hémorragie. On distingue, là encore, deux degrés :

a) Type endothélio-chorial (ex. : Carnivores)

Au niveau de l'endomètre, l'épithélium a disparu et le conjonctif a en partie été résorbé. Il ne subsiste que l'endothélium des capillaires formant barrière entre le trophoblaste et le sang maternel. Il y a hémorragie à la parturition. Les villosités sont réparties en une ceinture autour du sac embryonnaire. C'est un **placenta zonaire**.

b) Type hémo-chorial (ex. : Rongeurs, Insectivores, Primates)

Les villosités choriales détruisent les parois des capillaires maternels. Il se forme des lacunes sanguines dans lesquelles elles baignent directement. Les villosités ne subsistent qu'en une aire discoïdale. C'est un **placenta discoïdal**.

5.7.3 Physiologie du placenta

a) Le placenta est une zone d'échanges materno-foetaux

L'intensité des échanges s'accroît avec la diminution de l'épaisseur des barrières placentaires. Les échanges sont donc plus importants dans les placentations déciduées.

D'autre part, comme la barrière placentaire s'amincit au cours de la grossesse, c'est qu'à partir d'un certain stade (4^e mois chez la femme) que se trouve acquise la structure la plus favorable pour les échanges.

La barrière placentaire présente une perméabilité sélective, et les échanges se font non seulement par diffusion mais surtout par transfert actif. De la mère vers l'enfant peuvent passer oxygène, eau, sels, protéines, glucides, lipides, hormones, vitamines, anticorps, certains médicaments et de nombreux virus. Le fœtus élimine CO₂, eau et urée, des déchets et des hormones.

b) Le placenta est aussi un organe endocrine

Les hormones placentaires contrôlent la grossesse en conjugaison avec les hormones ovariennes et hypophysaires. Le site d'élaboration des hormones est essentiellement le syncytiotrophoblaste. Une **gonadotrophine chorionique** apparaît rapidement après la nidation. L'**hormone lactogène placentaire** a une activité analogue à celle de l'hormone de croissance hypophysaire ; des **hormones oestrogènes** et de la **progestérone** augmentent régulièrement jusqu'à la fin de la grossesse.