LIVRE NEUVIÈME

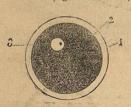
EMBRYOLOGIE ET DÉVELOPPEMENT DE L'HOMME

L'étude du développement peut se diviser en trois sections principales. Dans la première, nous étudierons l'ovule et les modifications primordiales qu'il subit après la fécondation pour former d'une part l'œuf, de l'autre part le nouvel être. Dans la seconde. nous étudierons le développement de l'œuf et des annexes du fœtus. La troisième sera consacrée au développement de l'homme et de ses différents organes et appareils. Le développement des éléments et des tissus n'entre pas dans le cadre de ce livre.

PREMIÈRE SECTION DÉVELOPPEMENT DE L'OVULE APRÈS LA FÉCONDATION

§ I - Structure de l'ovule

L'ovule (fig. 386 et 387), débarrassé des cellules du cumulus proliger, constitue une



Ovule de l'homme (*).

vésicule sphérique de 0mm,14 à 0mm,20 de grosseur. Il a la signification d'une cellule et comprend 1º une membrane d'enveloppe, membrane vitelline ou zone pellucide (1). épaisse (0mm,01), transparente, élastique (1); 2º un contenu ou vitellus, formé par une masse semi-liquide, trouble, granuleuse, de couleur jaunâtre, consistant en novaux fins et en granulations graisseuses: 3º un novau excentrique (3), la résicule germinative, de 0mm,045 de diamètre, sphérique, transparent, très altérable, et dans lequel se voit une granulation arrondie, fortement réfringente, la tache germi-

§ II - Phénomènes qui se passent dans l'ovule depuis la fécondation jusqu'à l'apparition de l'embryon

1º Segmentation du vitellus. - Après la fécondation, la vésicule germinative disparaît avec la tache germinative, et alors commence le phénomène de la segmentation (fig. 388 à 391). Le vitellus se contracte (retrait du vitellus), s'écarte de la paroi interne de la membrane vitelline en même temps que dans son intérieur se forme une vésicule transparente (noyau) avec un nucléole. Bientôt cette masse vitelline s'étrangle circulairement et se divise en deux masses secondaires, globes de segmentation (fig.

(1) Luschka en a isole une membrane mince recouvrant immédiatement le vitellus, et qui serait la véritable membrane d'enveloppe de la cellule; la zone pellucide ne serait alors qu'une formation secondaire provenant probablement des cellules du cumulus proliger. Elle présente dans beaucoup d'espèces des stries radiées (fig. 387) qui paraissent être des canalicules très fins. Dans certains cas, on a constaté la présence d'une ouverture, micropyle, par laquelle s'introduiraient les spermatozoïdes; son existence n'a pas été démontrée d'une façon positive dans l'œuf humain. Balbiani a décrit en outre dans l'ovule une formation speciale, la vésicule embryogène, dont le rôle demande encore de nouvelles recherches.

(*) 1) Zone pellucide. - 2) Sa limite interne et contour externe du vitellus. - 3) Vésicule germinative avec la tache germinative (Grossi 250). - (D'après Kölliker).

de segmentation un ou deux globules clairs, glohules polaires de Robin, dont la signification est encore indéterminée, et

qui, d'après Ollacher. proviendraient de la vésicule germinative.

Les deux globules de segmentation se divisent à leur tour chacun en deux globules nouveaux (fig. 389), et cette segmentation continue ainsi (fig. 390) jusqu'à ce que le vitellus se trouve transformé (fig. 391) en une masse de globules (corps muriforme)pourvus chacun d'un novau et d'une membrane d'enveloppe, globules vitellins.

La segmentation du vitellus paraît être un phénomène de multiplication

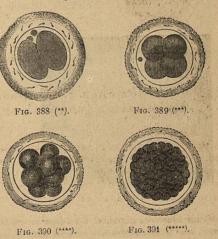
Fig. 387. - Ovule du lapin (*).

cellulaire et débute probablement par le noyau des globes de segmentation.

Les phénomènes histologiques de la segmentation, d'après les recherches d'Auerbach,

Butschli, Strassbürger, etc., seraient beaucoup plus compliqués: je renvoic pour les détails aux mémoires originaux et aux traités d'histologie. D'après Van Beneden les deux premiers globules de segmentation n'auraient ni les mêmes dimensions ni les mêmes caractères physico-chimiques, et ces différences subsisteraient dans les globules provenant des segmentations successives; de là la distinction faite par l'auteur entre les globules ou globes ectodermiques et les globules endodermiques, qui se multiplient moins rapidement que les premiers.

2º Formation du blastoderme. -Bientôt un liquide s'accumule au centre de la masse des globules vitellins; en même temps ces globules s'accolent en



(*) a) Cellules ovariennes de la vésicule de Graaf. — b) Membrane vitelline. — c) Vésicule germinative. -d) Tache germinative. -e) Granulations du vitellus. - (D'après Waldeyer).

(* à *****) Segmentation du vitellus, d'après Bischoff. Ovules entourés par la membrane pellucide à laquelle sont adhérents des spermatozoïdes. - (**) Ovule avec deux globes de segmentation et deux globules polaires. La zone pellunide est encore entourée par les cellules de la membrane granuleuse. -(***) Ovule avec quatre globes de segmentation et un globe polaire. - (****) Ovule avec huit globes de segmentation. - (*****) Ovule à l'état de segmentation plus avancée. - (D'après Bischoff, Développement de l'homme et des mammifères).

prenant une forme polygonale et s'appliquent à la face interne de la membrane vitelline en formant une membrane continue constituée par une couche simple de cellules. L'œuf se trouve alors composé de deux membranes (fig. 392): 1º une membrane externe ou chorion primitif (1), constituée par la membrane vitelline amincie; 2º une membrane interne, vésicule blastodermique ou blastoderme (2), constituée par les globules vitellins, qui ont alors le caractère d'un épithélium pavimenteux simple appliqué contre la face interne

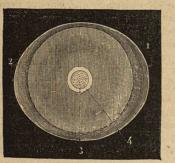


Fig. 392. — Euf avec la tache embryonnaire (1).

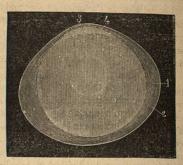


Fig. 393. — Le même œuj, vu de profil (**).

de la membrane précédente. Il reste souvent en un endroit de l'œuf un amas de globules vitellins n'ayant pas subjectte transformation. A ce moment l'œuf a environ huit jours et un diamètre de 1^{mm}, 6.

3º Apparition de la tache embryonnaire et division du blastoderme en trois jeuillets. A l'endroit où se trouvera plus tard l'embryon, paraît alors une tache arrondie (fig. 392, 3), tache embryonnaire ou aire germinative, moins transparente que les parties ambiantes et due à une multiplication des cellules qui constituent à ce niveau la

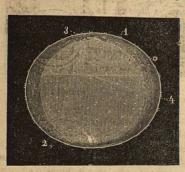


Fig. 394 (***).

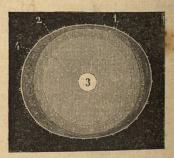


Fig. 395 (****).

vésicule blastodermique, et peut-être au reste des globules vitellins (Coste). En même temps que le blastoderme s'épaissit pour constituer la tache embryonnaire, il se divise

(†) (**) 1) Membrane vitelline. — 2) Blastoderme. — 3) Tache embryonnaire. — 4) Lieu où le blastoderme est déjá divisé en deux feuillets. — (D'après Bischoff).

(***) Œuf dans lequel la division du blastoderme en deux feuillets a atteint près de la moitié de la vésicule blastodermique; vue de profil, d'après Bischoff. — 1) Chorion recouvert de villosités. — 2) Vésicule blastodermique. — 3) Tache embryonnaire. — 4) Endroit jusqu'où arrive la division des deux feuillets.

(****) Le même œuf, vu de face. — 1) Feuillet externe du blastoderme. — 2) Chorion. — 3) Tache embryonnaire. — 4) Feuillet interne du blastoderme.

en deux feuillets: l'un interne (entoderme, hypoblaste), l'autre externe (ectoderme, épiblaste); cette division, limitée d'abord à la région de la tache embryonnaire (fig. 393), s'étend peu à peu au delà de cette tache et finit par gagner toute l'étendue de la vésicule blastodermique (fig. 394 et 395). L'œuf se compose alors de trois vésicules embûtées (fig. 395): une externe, le chorion (2); une moyenne, feuillet externe du blastoderme (1); une interne, feuillet interne du blastoderme (4). Le chorion est à ce moment recouvert de fines villosités amorphes qui donnent à l'œuf un aspect velouté.

Les cellules de l'entoderme sont polygonales, plus aplaties, tandis que celles de l'ectcderme sont plus volumineuses, surtout au niveau de la tache embryonnaire, où l'ectoderme, quoique toujours formé par une seule couche de cellules, présente une certaine épaisseur. En outre, les cellules de l'ectoderme sont pâles, peu granuleuses, tandis que celles de l'entoderme sont plus foncées, moins distinctes, remplies de granulations graisseuses,

4º Apparition des premiers linéaments de l'embryon. — En s'agrandissant, la tache embryonnaire devient pyriforme et à sa partie la plus postérieure paraît la première trace de l'embryon; c'est d'abord une sorte de soulèvement en forme de bouclier (aire embryonnaire) ou plutôt un épaississement arrondi qui s'allonge peu à peu, prend la forme d'une massue, puis d'une strie allongée, ligne primitive (fig. 396, 1), ligne primitive qui se déprime légèrement sur sa face externe pour constituer la gouttière primitive ou sillon dorsal (septième jour, lapin). Au niveau de la ligne primitive, l'ectoderme est

épaissi et présente trois couches de cellules superposées; l'entoderme, au contraire, ne prend pas part à l'épaississement de la ligne primitive et reste toujours composé d'une seule couche de cellules. L'épaississement de l'ectoderme n'est autre chose que la première trace du feuillet moyen du blastoderme, mésoderme ou mésoblaste.

L'aire embryonnaire s'entoure bientôt d'un espace, aire opaque (area vasculosa), souvent symétrique et qui a l'aspect d'une tache sombre dont l'opacité est due aux granulations graisseuses qui remplissent les cellules de l'entoderme. (Eg. 396, 4).

Le sillon dorsal n'occupe d'abord que la partie antérieure de la ligne primitive, dont la moitié postérieure forme une strie opaque en arrière de ce sillon. Bientôt le sillon dorsal, élargi en arrière, paraît entouré de deux zones : 1º une zone interne.

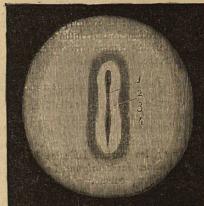


Fig. 396. – Euf avec la première ébauche de l'embryon (*).

bien limitée et où se voient déjà les traces des deux premières protovertèbres (voir plus loin); 2° une zone externe ou pariétale, qui forme les bords de l'ancienne aire embryonnaire et où se voient en avant et de côté deux endroits plus foncés qui ne sont autre chose que les premières ébauches des deux moitiés du cœur. Un peu plus tard (neuvième jour, lapin), la zone pariétale est circonscrite par un espace clair, aire pellucide qui la sépare de l'aire opaque et s'élargit peu à peu, surtout en arrière.

§ III — Développement des trois feuillets du blastoderme (Fig. 397 et 398)

Le blastoderme se composait d'abord de deux feuillets, le feuillet externe ou ectoderme, le feuillet interne ou entoderme. Bientôt entre les deux paraît un troisième feuillet,

(*) 1) Gouttière primitive. — 2) Aire embryonnaire. — 3) Aire transparente. — 4) Aire opaque grossie 10 fois). — (D'après Bischoff, Développement de l'homme et des mammifères).

feuillet moyen ou mésoderme. On admettait autrefois et certains auteurs l'admettent encore, que le feuillet moyen est forméaux dépens du feuillet interne; mais d'après des recherches plus récentes, le mésoderme serait constitué par les cellules les plus internes de l'ectoderme qui se sépareraient peu à peu du feuillet externe, sauf au niveau du sillon dorsal, où les deux feuillets, externe et moyen, restent soudés. Le mésoderme s'étend jusqu'à la limite de l'aire opaque et se termine là par un rebord épaissi qui constituera plus tard le sinus terminal. (Voir : première circulation). Un fait à noter, c'est l'irrégularité du développement du mésoderme dans les premiers temps de sa formation.

Le blastoderme se trouve alors composé de trois feuillets :

1º Le feuillet externe, ou ectoderme (épiblaste, feuillet séreux, feuillet animal, feuillet sensitif, etc.);

2º Le feuillet moyen, ou mésoderme (mésoblaste, feuillet vasculaire, feuillet germinatif, etc.);

3º Le feuillet interne, ou entoderme (hypoblaste, feuillet muqueux, feuillet intestino-glandulaire, etc.).

Ces trois feuillets du blastoderme contribuent à former l'embryon et une partie des enveloppes de l'œuf. Nous allons suivre successivement chacun de ces feuillets dans son évolution.

I. FEUILLET EXTERNE DU BLASTODERME

Ce feuillet forme: 1º comme parties appartenant au fœtus, le système nerveux central, ainsi que la rétine, le labyrinthe et l'épiderme cutané avec ses annexes (poils, ongles, glandes, etc.); 2º comme enveloppes du fœtus ou parties extrafœtales, l'amnios et la vésicule séreuse.

1º Parties fœtales formées par le feuillet externe du blastoderme

Au niveau de la gouttière primitive, les feuillets externe et moyen du blastoderme, après s'être soudés l'un à l'autre pendant un certain temps, s'isolent pour suivre chacun son évolution spéciale.

La partie du feuilet externe qui répond à la gouttière primitive a reçu le nom de la mes médullaires; les parties latérales qui répondent au reste de l'aire embryonnaire forment les lames épidermiques. Les premières constitueront les centres nerveux; les secondes l'épiderme cutané.

A. Lames médullaires. — La gouttière primitive s'agrandit et devient un sillon asser large et profond, sillon dorsal ou gouttière médullaire (fig. 397, B, 5), limité de chaque côté par deux saillies linéaires, crêtes dorsales ou médullaires, qui ne sont autre chose que le lieu de réunion des lames médullaires et des lames épidermiques. Peu à peu ces crêtes dorsales se rapprochent et finissent par se souder sur la ligne médiane, en allant du milieu de la gouttière médullaire vers ses extrémités. Cette gouttière se trouve ainsi transformée en un canal fermé, canal médullaire (fig. 397. C, 5), qui présente à sa partie antérieure une, puis plusieurs dilatations, vésicules cérébrales, et en arrière un élargissement, sinus rhomboïdal.

B. Lames épidermiques (lames cornées). — Ces lames forment le revêtement épidermique de toute la surface cutanée de l'embryon. Du côté dorsal, elles se soudent sur la ligne médiane en même temps que les crêtes dorsales et les lames médullaires (fig. 307, C) et sont d'abord adhérentes au point de soudure du canal médullaire; puis elles s'isolent de ce canal (D) et passent directement d'un côté à l'autre de l'embryon en constituant l'épiderme du dos. Du côté ventral, elles se recourbent peu à peu en dedans, comme les autres feuillets du blastoderme, vers un point idéal, qui constituera plus tard l'ombilic, et forment ainsi l'épiderme des parties latérales et de la face ventrale de l'embryon. Outre l'épiderme cutané, ces lames épidermiques constituent les poils, les ongles, les glandes cutanées, le cristallin, et présentent, au niveau des bourgeons qui forment

l'ébauche des membres futurs, un épaississement remarquable. Plus tard, cette lame épidermique se déprime aux deux extrémités de l'embryon pour constituer les dépressions buccale et anale, qui par la suite se mettent en communication avec la cavité intestinale, de sorte que l'épithélium de ces cavités provient encore du feuillet externe du blastoderme. Enfin, dans le cours du développement, ces lames épidermiques se creusent de fentes transversales au nombre de quatre, fentes pharyngiennes, qui donnent accès dans le pharynx et qui s'oblitèrent plus tard, sauf la première, destinée à former le conduit auditif externe et la caisse du tympan.

2 Parties extrafœtaies formées par le feuillet externe du blasto derme

Les lames épidermiques se continuent d'abord sans ligne de démarcation avec le reste du feuillet externe du blastoderme (fig. 397 B, C); mais à mesure que l'aire embryonnaire se délimite mieux du reste de l'œuf et que ses parties périphériques s'incurvent en dedans vers l'ombilic, la séparation s'accuse de mieux en mieux et aboutit à la production de l'amnios et de la vésicule séreuse, constitués par toute la partie du feuillet blastodermique externe qui ne prend point part à la formation de l'embryon.

A. Amnios. — Pour bien comprendre la production de l'amnios, il faut l'étudier sur des coupes antéro-postérieures et sur des coupes transversales.

1º Sur des coupes antéro-postérieures (fig. 398), on voit que l'embryon s'incurve en dedans vers l'ombilic par ses deux extrémités céphalique et caudale, entraînant avec lui (B) la partie extrafœtale du feuillet blastodermique externe : en même temps ce feuillet s'avance aussi du côté dorsal de l'embryon vers un point central idéal (B, 8) de façon à former aux deux extrémités de l'embryon deux replis, capuchons céphalique (B, 8) et caudal; ces deux replis marchent peu à peu à la rencontre l'un de l'autre et finissent par se souder à leur point de rencontre, ombilic postérieur, situé vis-à-vis du milieu du dos de l'embryon (C, 8').

2º Sur des coupes transversales (fig. 397), on voit les parois ventrales se recourber en dedans vers l'ombilic et entraîner de la même façon les parties avoisinantes du feuillet blastodermique externe; il se forme de même aux côtés de l'embryon deux replis, capuchons latéraux, qui marchent vers le côté dorsal de l'embryon pour se souder enfin avec les capuchons céphalique et caudal et compléter l'amnios (D, E, F, 7,7').

L'amnios se continue au niveau de l'ombilic avec l'épiderme cutané.

B. Vésicule séreuse (fig. 397 et 398, 2'). Elle est formée par la partie du feuillet blastodermique externe qui ne prend point part à la formation de l'amnios. D'abord incomplète (fig. 397, F 2 et 398, B, 2') et continue avec l'amnios au niveau des replis amniotiques (capuchons céphalique et caudal et capuchons latéraux) et de l'ombilic postérieur, elle ne lui est plus rattachée, au moment de la fermeture de l'amnios, que par un fin pédicule (fig. 398, C, 8') qui ne tarde pas à disparaître. La vésicule séreuse se trouve alors complètement indépendante de l'amnios et constitue pour l'œuf une enveloppe concentrique au chorion primitif. Quand ce chorion primitif a disparu (fig. 398, D), la vésicule séreuse forme la couche la plus externe de l'œuf et représente la couche épithéliale du chorion secondaire (voy. Membrane de l'œuf).

II. FEUILLET INTERNE DU BLASTODERME

Ce feuillet constitue : 1° comme parties intrafœtales, l'épithélium de l'intestin avec les glandes qui lui sont annexées, y compris l'arbre aérien et la couche épithéliale de la vessie avec les reins : comme partie extrafœtale, la couche épithéliale de la vésicule ombilicale et de l'allantoïde.

1° Formation de la cavité intestinale et de la vésicule ombilicale

A mesure que les parties périphériques de l'aire embryonnaire se recourbent en dedans vers le côté ventral de l'embryon, celui-ci s'incurve en forme de barque ou de sa-