

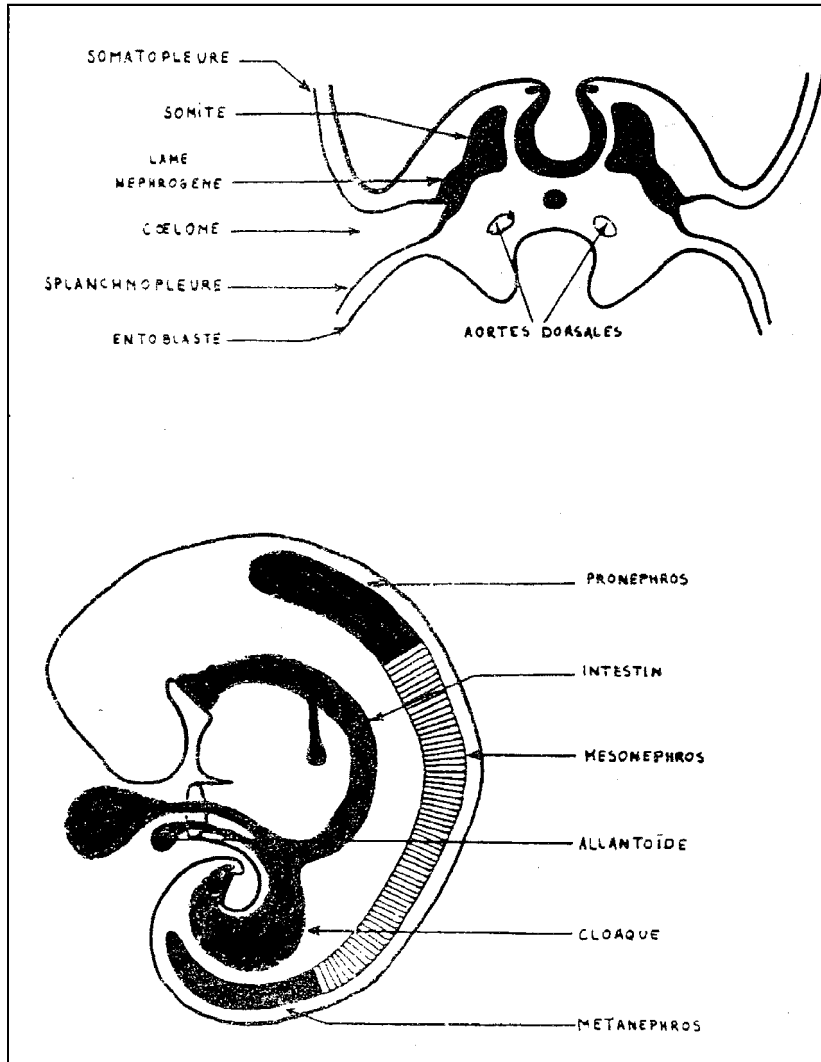
EMBRYOLOGIE DESCRIPTIVE :
à partir de la 4^e semaine

--- IV ---

**Devenir de la lame intermédiaire
et des structures associées
de la 4^e jusqu'à la 8^e semaine**

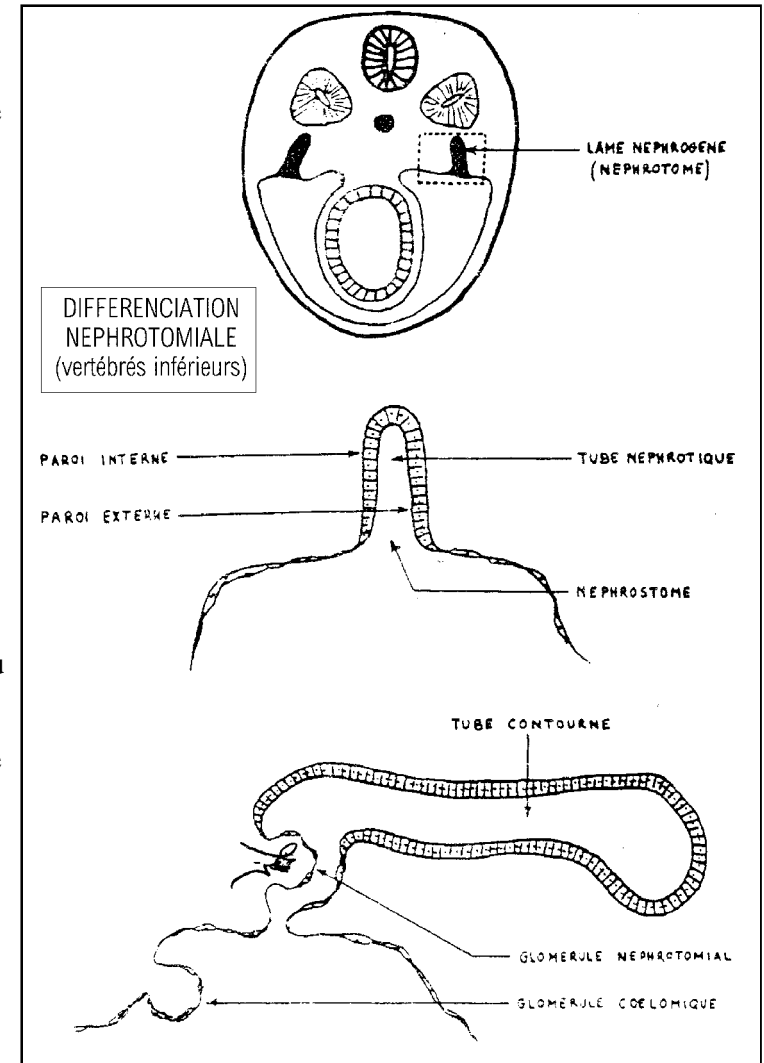
IV-1 GENERALITES ET RAPPELS

Le système urinaire de tous les vertébrés dérive du feuillet mésodermique (figure ci-contre à G). Dans les premiers stades embryonnaires, le mésoderme intra-embryonnaire se divise, de chaque côté de la ligne médiane :



- En une masse para-axiale qui se segmentera par la suite transversalement pour former les somites
 - En une zone latérale qui ne se segmentera pas mais formera les deux feuillets de recouvrement du coelome.
 Nous l'avons vu dans les chapitres précédents, une zone intermédiaire de jonction entre somites et feuillets coelomiques, va être à l'origine, sur sa plus grande étendue, du système excréteur: C'est la lame néphrogène ou lame intermédiaire.

Dans le sens cranio-caudal cette lame néphrogène va successivement, dans le temps et dans l'espace, se différencier au cours du développement ultérieur. On peut ainsi distinguer 3 étages excréteurs au cours de la vie embryonnaire :



- **Le Pronéphros**, céphalique, formation essentiellement embryonnaire qui disparaîtra chez la plupart des vertébrés.

Remarque : Il existe des exceptions : le pronephros persiste chez les protoptères (dipneustes), les cyclostomes (raies) et les téléostéens (poissons osseux)

- **Le Mésonephros** : il succède dans l'évaluation embryonnaire au pronephros.

Rein définitif des vertébrés inférieurs il participera à la formation des gonades, il représente la partie moyenne de la lame néphrogène.

- **Le Métanéphros** : ce sera le rein définitif des vertébrés supérieurs (reptiles, oiseaux et mammifères) et en particulier de l'homme. L'étage métanéphrotique représente le 1/4 caudal de la lame néphrogène.

Il est possible de décrire une organisation d'ensemble de la lame néphrogène bien que des variations importantes apparaissent suivant l'étage considéré (figure ci dessus à D).

La lame néphrogène se sépare des somites et reste simplement en connexion avec la paroi du coelome.

Puis, comme les somites, elle se segmente dans le sens transversal en cordons cellulaires pleins : les néphrotomes.

Le néphrotome représente l'ébauche de l'unité excrétrice et du futur néphron.

Le néphrotome forme ensuite un tube creux fermé à son extrémité dorsale : le tube néphrotique. Son extrémité ventrale peut transitoirement s'ouvrir dans le coelome par un orifice parfois cilié (le néphrostome, jamais observé chez l'homme).

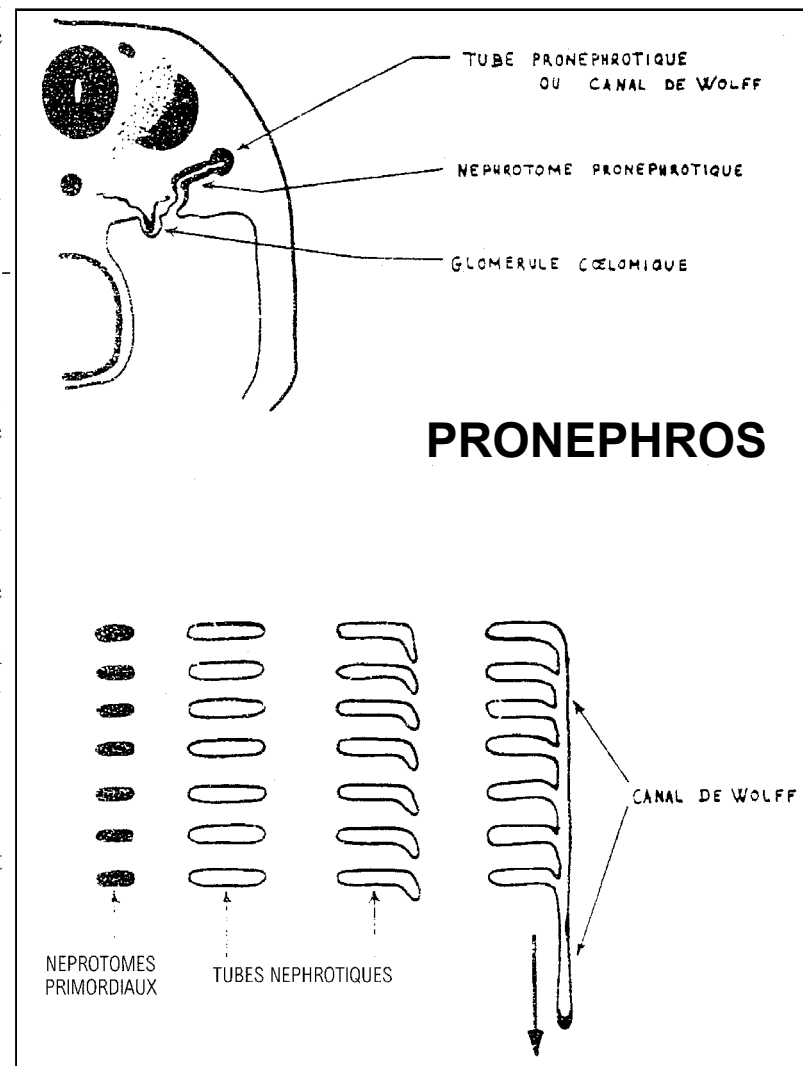
Par la suite, la paroi latéro externe du néphrotome prolifère, s'évagine et va former un tube contourné au rôle sécréteur. Ce tube contourné pourra se jeter dans un canal collecteur, dérivé des néphrotomes sus-jacents (pronéphrotiques).

La paroi médiane interne du néphrotome est invaginée par des anses capillaires (provenant de l'aorte dorsale et collectées par la veine cardinale postérieure).

Cette invagination représente l'ébauche d'un glomérule rénal ou glomérule néphrotomique. (Au niveau du pronephros un glomérule coelomique transitoire peut se former dans le mur coelomique adjacent ou néphrotome. Ce glomérule n'est jamais fonctionnel).

IV-2 PRONEPHROS

Il dérive de la lame néphrogène et apparait chez l'embryon au stade 8 à 10 somites, immédiatement après la formation des premiers somitomères (Stade Carnegie 10 précoce). Il dégénère très rapidement au fur et à mesure de l'apparition des somites sous jacents.



La première ébauche est constituée par une masse cellulaire compacte située entre le bord ventro latéral des somites et la zone de réflexion des feuillets de recouvrement du coelome. Cette ébauche à l'aspect d'une lame forme une mince surélévation transitoire sur la surface de l'embryon. La lame dans cette zone se segmente en néphrotomes, 7 néphrotomes en général. Chaque néphrotome se différencie alors et forme 1 tube néphrotique.

La paroi interne du tube forme une vésicule qui ne s'organise jamais totalement en un glomérule néphrotomial. La paroi latéro externe prolifère et forme un tube néphrotique. Rapidement, le premier tube néphrotique s'incline caudalement et entre en contact avec l'extrémité dorsale du tube néphrotique sous-jacent. La répétition segmentaire de ce processus aboutit à la formation d'un canal longitudinal "collecteur" : le canal de Wolff qui continue à progresser vers la région caudale où il s'ouvrira sur les faces latérales du cloaque.

Sauf chez quelques vertébrés inférieurs, le pronephros n'est jamais fonctionnel.

Cependant, il joue un rôle essentiel dans l'organogénèse du système génito-urinaire car il est un précurseur indispensable au développement ultérieur du système uro-génital par ce seul dérivé qui persiste par la suite : le canal de Wolff. En effet, on a pu montrer que le canal de Wolff jouait le rôle d'inducteur pour la différenciation ultérieure des étages sous-jacents, méso et métanéphrotique.

Chez l'homme, le développement du pronephros est peu documenté : La rapidité de développement (associée à un manque de matériel expérimental) est telle que le pronephros doit être considéré comme une structure très fugace, décrite par assimilation aux observations faites sur des espèces plus inférieures.

Le tube pronéphrotique pourrait même se former directement, in-situ, à partir d'une colonne cellulaire mésenchymateuse dorso-externe du territoire pronéphrotique inférieur. Cette colonne deviendrait ensuite tubulaire. A partir du niveau du 14ème somite, le tube continuerait ensuite sa progression vers le cloaque par accroissement actif de son extrémité caudale, constituant le canal de Wolff qui traverse alors la totalité de la zone mésonephrotique, puis métanéphrotique pour s'aboucher dans le cloaque.

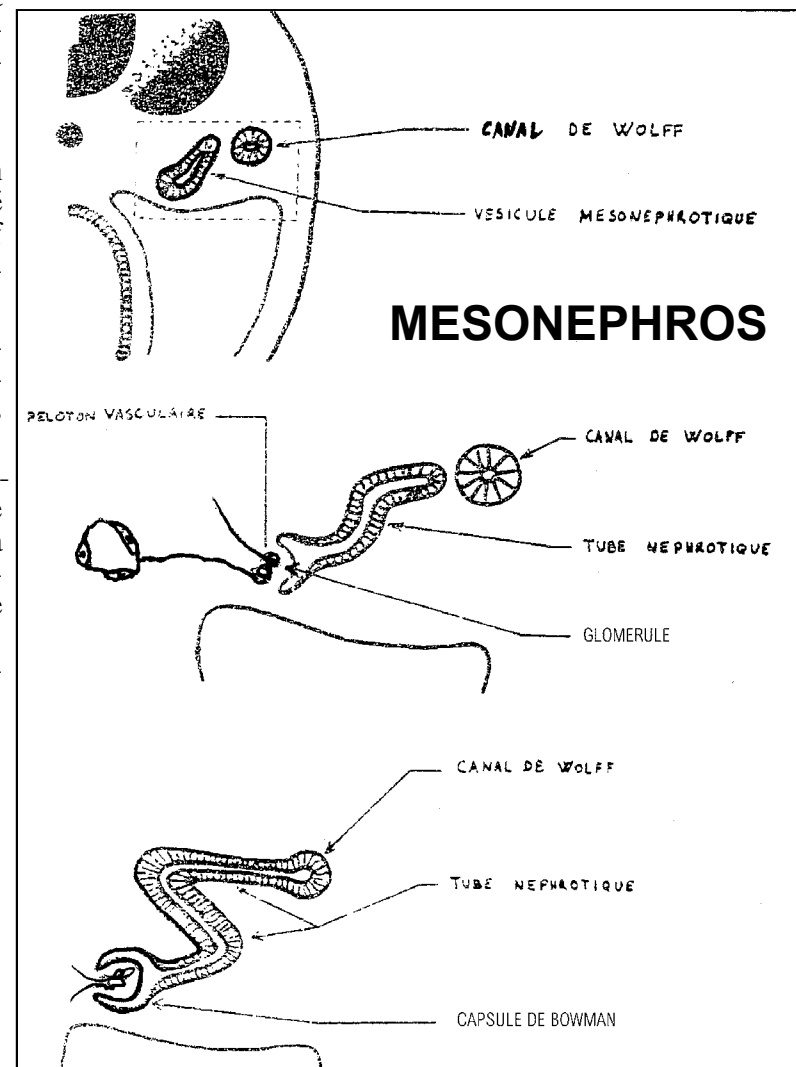
Pour les raisons exprimées dans l'alinéa précédent, le canal de Wolff est actuellement dénommé canal mésonéphrotique (et non plus canal de Wolff pronephrotique) par les auteurs anglo-saxons.

IV-3 MESONEPHROS

Quatre éléments essentiels vont distinguer le Mésonéphros du Pronephros.

Dans le mésonéphros :

- Sauf dans sa zone supérieure (dorso-céphalique), le mésonéphros n'atteint pas la différenciation complète en néphrotomes fonctionnels,



- Les tubes mésonéphrotiques différenciés (étage supérieur) se jettent dans le canal de Wolff, déjà formé et devenu canal mésonéphrotique

- Dès la fin du stade Carnegie 10, l'extension du mésonéphros est beaucoup plus grande que celle du Pronephros car il occupera la plus grande partie de la lame néphrogène. A son plein développement l'ensemble du mésonéphros (néphrotomes, mésenchyme indifférencié, vaisseaux) distendent extérieurement la paroi du coelome sous forme d'une colonne ovoïde aux deux extrémités, appelée le corps de Wolff ou colonne mésonéphrotique (particulièrement développée au stade Carnegie 13 et 14).

- Déjà définitif pour certains vertébrés (à développement larvaire libre) il est fonctionnel au moins à une période de la vie embryonnaire dans toutes les classes des vertébrés.

- Le mésonéphros se différencie instantanément après le pronephros (cette notion étant discutable chez l'homme, eu égard à un stade pronephrotique quasiment avorté). Il poursuit ses mécanismes de différenciation alors que l'étage sous jacent métanéphrotique a déjà entamé sa propre évolution induite par le diverticule urétéral apparu au stade 12 (voir plus loin).

Dès le stade Carnegie 13, le mésonéphros s'étend du 6ème segment cervical jusqu'au 3ème segment lombaire. Il recouvre ainsi partiellement la zone très fugace de l'étage pronephrotique.

Les néphrotomes mésonéphrotiques ne sont jamais en communication avec le coelome par une néphrostome et se différencient *in situ* dans la zone mésenchymateuse du corps de Wolff.

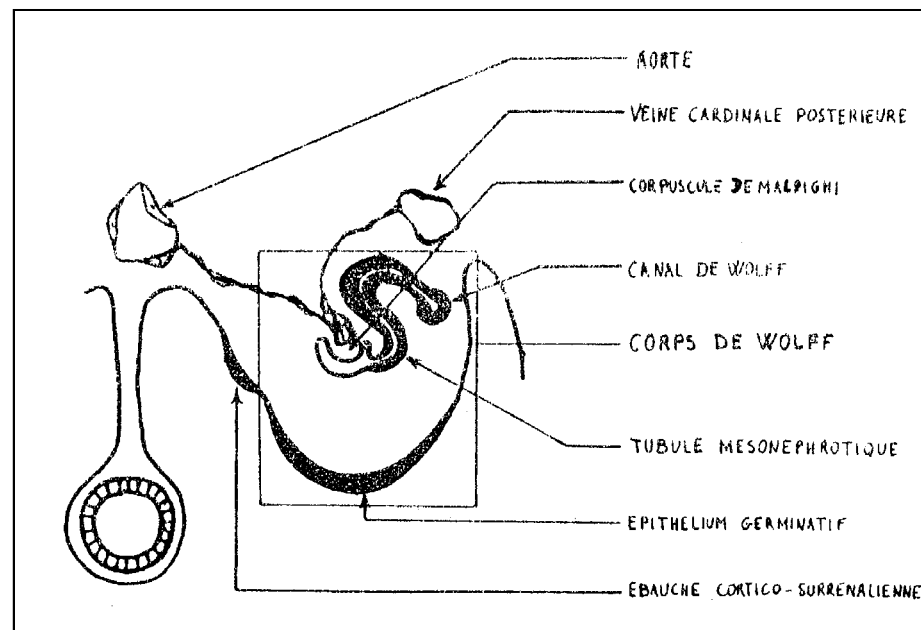
Chaque néphrotome s'organise d'abord en une vésicule. Il existe une vésicule pour chaque segment. Mais par la suite on en compte plusieurs, peut-être par bourgeonnement ou division des vésicules initiales.

Les vésicules vont alors subir une série de modifications. Elles prennent un aspect piriforme, développent un court tube latéral, qui s'unit au canal mésonéphrotique préexistant. Le mur interne de chaque vésicule s'élargit et est invaginé par des anses capillaires qui forment ainsi un glomérule néphrotomial.

Le néphrotome mésonéphrotique prend alors une configuration en "S".

Le devenir ultérieur du mésonéphros sera envisagé avec l'organogénèse de la gonade. Toutefois, disons qu'à partir de la moitié de la 5ème semaine le mésonéphros commence à dégénérer jusqu'à la 8ème semaine. Quelques tubes persistent et formeront des reliquats embryonnaires. Cette dégénérescence fait suite à l'exclusion du peloton vasculaire hors de la capsule de Bowmann.

Le mésonéphros humain est transitoirement fonctionnel et élimine l'urine. Mais le débit urinaire est excessivement faible. Ceci s'explique par la basse pression artérielle dans la circulation embryonnaire.



Par ailleurs, dans la future zone génitale, une partie des tubes persiste et peut être subdivisée en 2 zones :

- la zone craniale ou épigénitale : 5 à 12 tubes persistent. Ils sont à l'origine des tubes droits du testicule et des cones efférents.

Les deux tubes supérieurs sont à l'origine de vestiges embryonnaires : les canaux aberrants supérieurs.

- la zone caudale, ou paragénitale, se sépare du canal de Wolff pour former :

- le paradidyme chez le male
- le paraophore chez la femelle

Certains néphrotomes restent fixés au canal de Wolff et forment les canaux aberrants inférieurs (dans les deux sexes).

IV-4 - METANEPHROS

C'est l'ébauche du rein définitif des reptiles, oiseaux, mammifères. Il a deux origines :

- Le bourgeon urétéral ou diverticule métanéphrotique, évagination de la partie caudale du canal de Wolff, qui apparaît au stade Carnegie 12 approximativement au niveau du 28^e somite

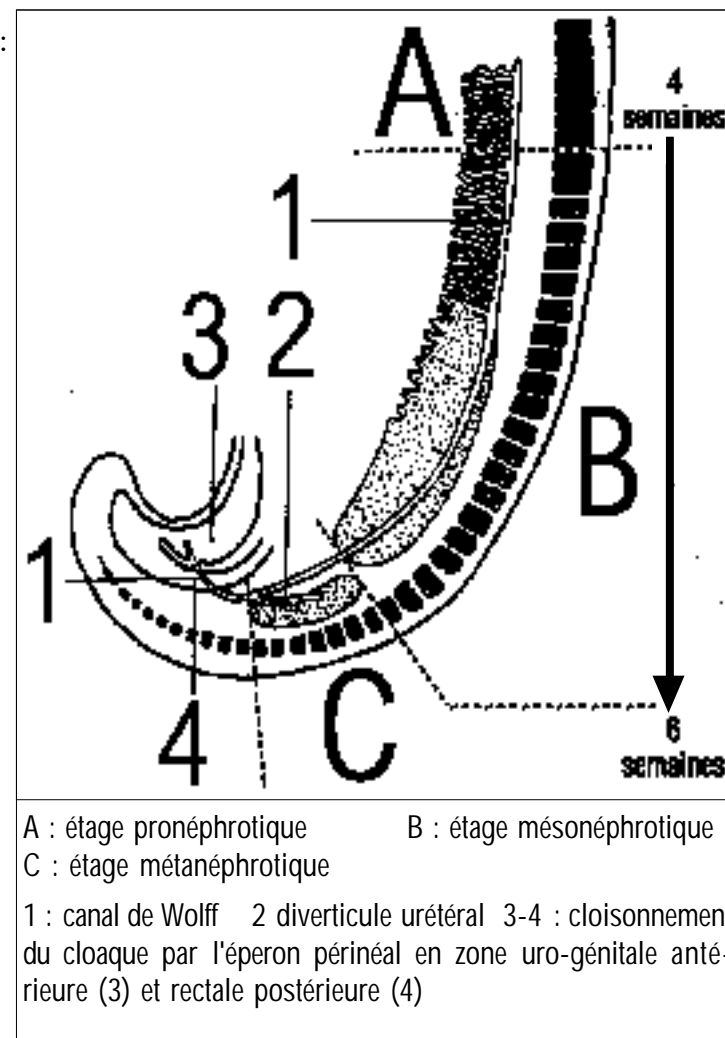
- Le tissu métanéphrogène ou blastème métanéphrogène, épaissement de la partie caudale de la lame métanéphrogène dans la zone sous-jacente au mésonephros.

Au stade Carnegie 12/13 (Fin de 4^e, tout début de 5^{ème} semaine), un bourgeon creux se forme dans la zone postéro médiane du canal de Wolff et à sa jonction avec le cloaque : le bourgeon ureteral.

Ce bourgeon se développe et s'accroît dorsalement puis prend une direction craniale. En même temps son point de jonction avec le canal de Wolff se déplace pour devenir postero-latéral au canal mésonephrotique. Ainsi se forme le diverticule ureteral. L'élongation du bourgeon ureteral est surtout consécutive à l'accroissement actif de son extrémité craniale

Peu après, la partie craniale du diverticule ureteral s'élargit en massue et entre en contact avec le tissu métanéphrogène encore de type blastématique. Le blastème métanéphrogène s'étage sur le 1/4 caudal de la lame néphrogène et va commencer à se différencier dès la fin de la 5^e semaine (Carnegie 14/15).

Le blastème métanéphrogène subit alors un déplacement vers le haut ("ascension" du rein, voir plus loin) qui l'amène dans une zone dorsale par rapport à la partie caudale du mésonephros (mais il reste en avant de l'artère ombilicale).



Dès qu'elle est entrée en contact avec le blastème métanéphrogène, l'extrémité du diverticule urétéral subit des modifications.

Cette extrémité se divise en deux, en un bourgeon caudal et un bourgeon cranial qui vont être l'ébauche des 2 grands calices du rein définitif.

Rapidement (plein essor à la 7ème semaine), chaque bourgeon, par dichotomisations successives, va donner naissance à plusieurs générations de rameaux (une trentaine de générations ou même plus) qui pénètrent et envahissent le blastème métanéphrogène.

Cette dichotomisation pourra se poursuivre jusqu'au 5ème mois de la vie foetale.

Par ses rameaux de divisions, le diverticule urétéral est ainsi à l'origine des voies collectrices du rein. Le mécanisme précis est illustré sur la figure ci-contre, avec la légende correspondante associée.

Les extrémités (1) des branches du diverticule urétéral (DU) repoussent le blastème métanéphrogène (BM) qui se condense en coiffes métanéphrogènes (2). La coiffe métanéphrogène s'applatit et deux masses se détachent latéralement formant les vésicules rénales (3)

Chaque vésicule rénale s'allonge et s'unit à la branche adjacente du diverticule urétéral qui deviendra alors un tube collecteur (de l'urine produite par chaque néphron).

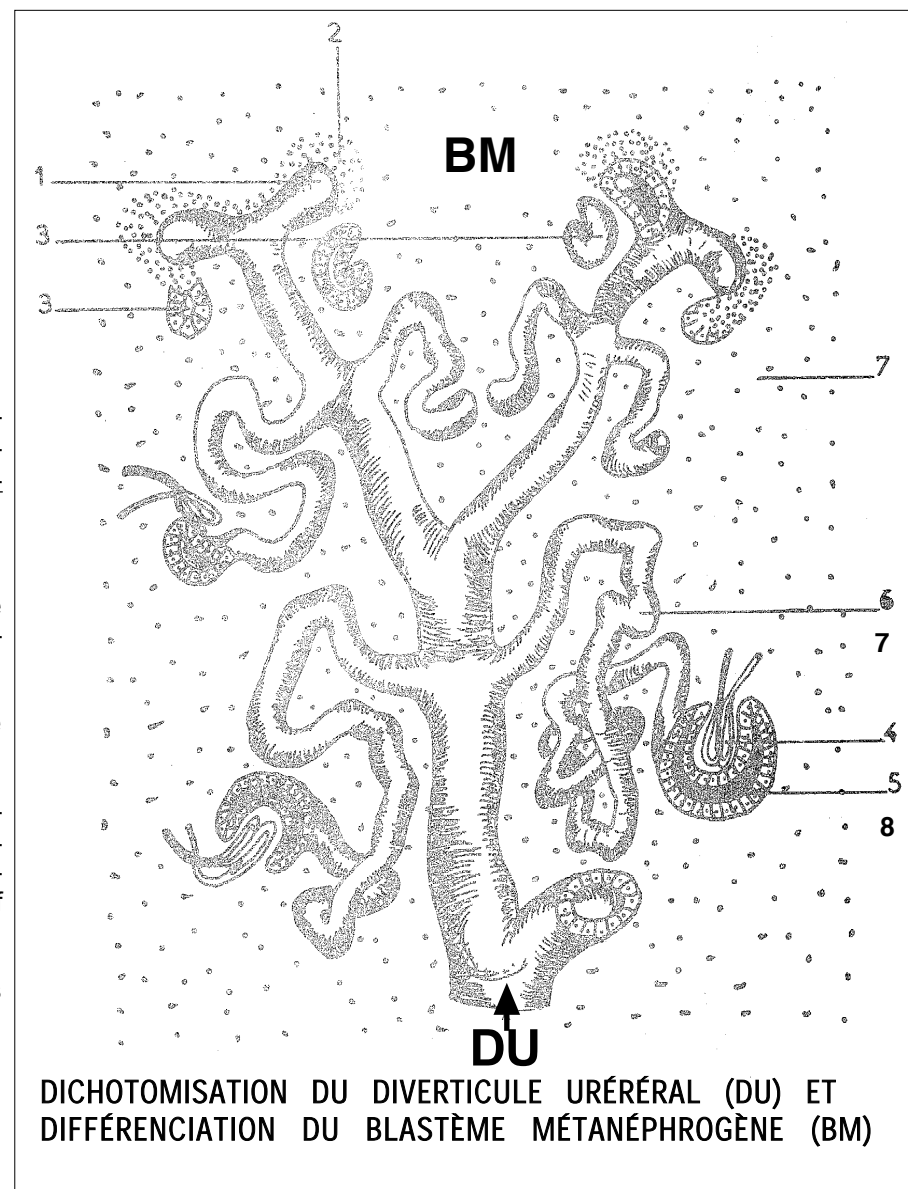
L'extrémité borgne de chaque vésicule est invaginée par un peloton vasculaire (4) et se transforme en capsule rénale (5) ; l'ensemble (capsule + peloton vasculaire = 4 + 5) forment les corpuscules de Malpighi du rein définitif (5).

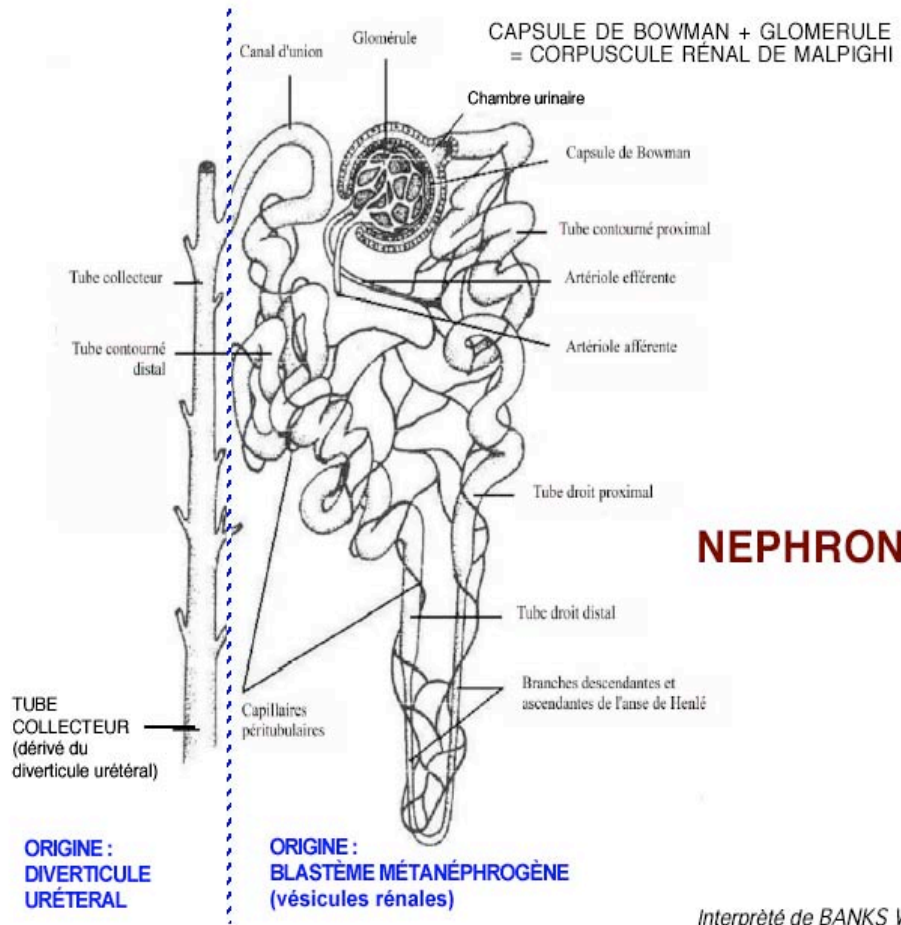
Simultanément, chaque vésicule rénale s'allonge et forme plusieurs segments : le tube contourné distal (6), le tube contourné proximal (7) ; et entre les deux, l'anse de Henlé (8).

La répétition segmentaire du processus aboutit à la formation de plusieurs générations de néphrons (corpuscule + tube proximal + anse de Henlé + tube distal), issus du blastème métanéphrotique mais débouchant dans les canaux collecteurs qui ne sont pas autre chose que les branches de division du diverticule urétéral (donc d'origine mésonéphrotique ou même pronéphrotique si on retient la possible initiation du canal de Wolff dans le pronéphros).

Ainsi se constitue le rein définitif, sachant que les premières générations de division du diverticule urétéral sont partiellement abortives, se dilatent et sont à l'origine des cavités internes du rein (calices rénaux).

Le diverticule ureteral proprement dit, formera l'uretère. La zone de première division craniale du diverticule est à l'origine du bassinnet. Les rameaux de 1ère division constituent l'ébauche des grands calices du rein.





Interprété de BANKS W.J. (1993)

Quant à la seconde génération de division du tube urétéral, elle sera à l'origine des petits calices.

Le blastème métanéphrogène va alors se différencier sous la poussée des extrémités craniales des rameaux de division du diverticule ureteral. Il formera progressivement la corticale du rein définitif.

Le schéma ci-contre fournit une schématisation des néphrons, structures fonctionnelles du rein définitif, avec les origines embryologiques respectives.

L'organogénèse et l'histologie du rein définitif sera reprise dans le cours d'histologie spécialisée (L-2).

EMBRYOLOGIE DESCRIPTIVE :
à partir de la 4e semaine

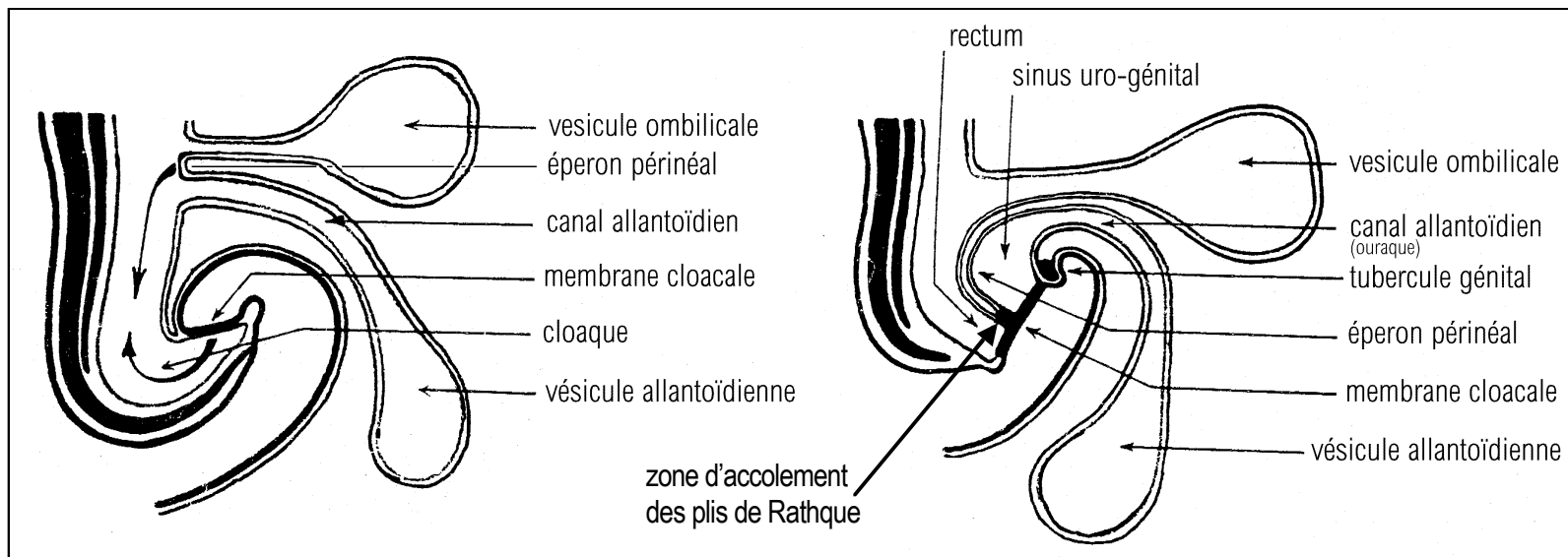
--- V ---

**Devenir de
l'entoblaste postérieur :
transformation du cloaque**

La partie terminale de l'intestin postérieur primitif est dilatée et forme le cloaque.

Le cloaque ne débouche pas à l'extérieur du corps de l'embryon car il est limité dans la zone inféro-ventrale par la membrane cloacale, où se juxtaposent les feuillets ento et ectodermiques. A la limite supéro-ventrale du cloaque, débouche le canal allantoïdien, sous le canal vitellin. Le canal allantoïdien met en communication l'intestin primitif avec

la vésicule allantoïdienne.



La zone située entre le canal allantoïdien et le canal vitellin, formée d'un revêtement entodermique interne et mésodermique externe, s'abaisse rapidement à l'intérieur du cloaque; cette zone constitue alors l'éperon perineal.

Sous l'ouverture du canal allantoïdien, au dessus de la membrane cloacale apparaît le tubercule génital. Il est constitué par un épaississement et une prolifération de la zone de réflexion du feuillet mésodermi-

que dans cette région ; cet épaississement est recouvert par le feuillet ectodermique. Il sera à l'origine d'une partie des organes génitaux externes (voir le cours de biologie de la reproduction).

Comme nous l'avons déjà vu, entre le stade 4 et 8 mm (début 5ème semaine), le canal de Wolff vient s'aboucher sur la face latérale du cloaque à la limite entre la ligne médiane et le tiers antérieur de la paroi latérale du cloaque.

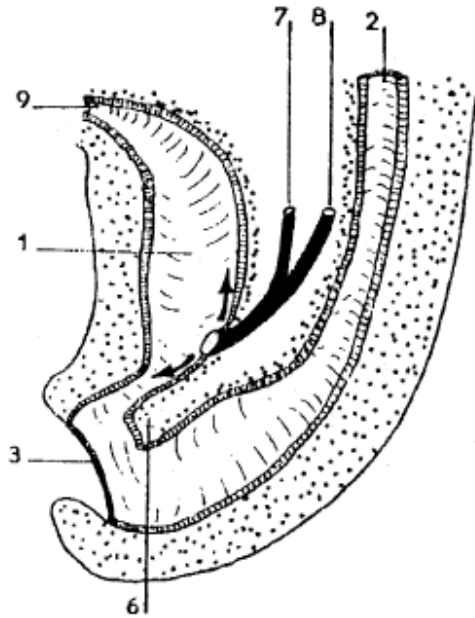
Dès ce stade, l'éperon périneal s'accroît et s'abaisse dans la cavité cloacale.

Au stade Carnegie 12 (avant la fin de la 4ème semaine), l'extrémité inférieure de l'éperon perineal est au niveau de l'abouchement du canal de Wolff.

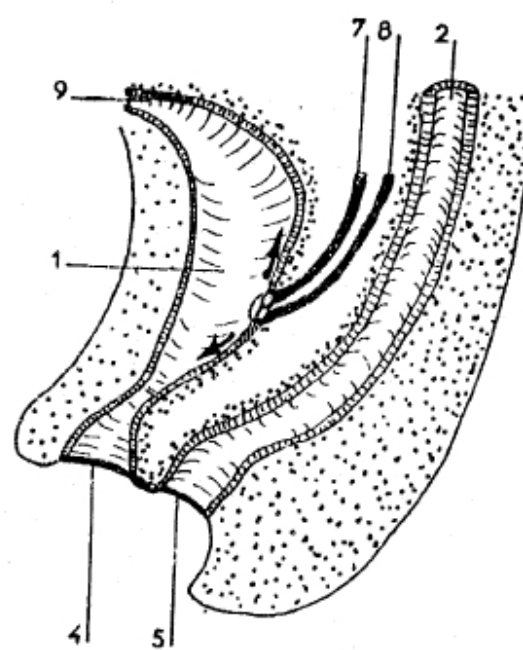
Au stade Carnegie 14 (fin de la 5ème semaine) il ne reste qu'une très étroite continuité entre le rectum et la cavité uro-génitale : le passage cloacal.

Au stade Carnegie 17 (6ème semaine), l'éperon périneal rejoint la membrane cloacale, mais en fait sans réellement l'atteindre. La fusion de l'éperon périnéal avec l'endoderme de la membrane cloacale s'effectue par l'intermédiaire de 2 replis latéro-internes à la membrane, les plis de Rathque (Droit et Gauche).

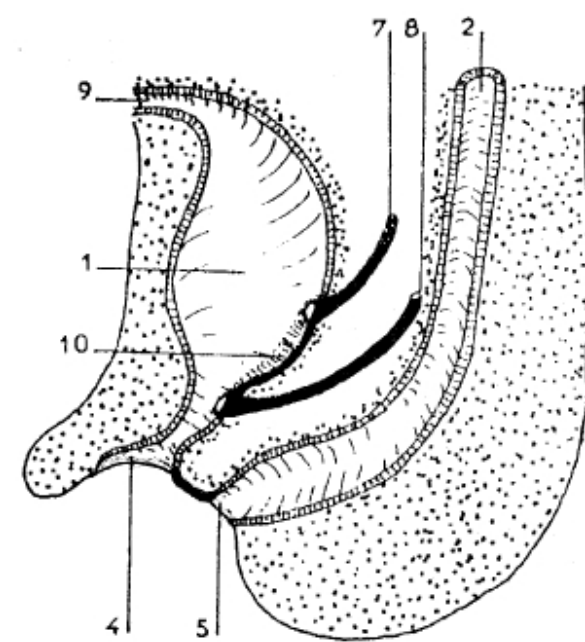
C'est la fusion des plis de Rathque D et G avec l'éperon périnéal qui assure la séparation complète entre la zone urogénitale antérieure et la zone rectale postérieure (voir aussi un complément d'information page 118 dans l'exposé sur la tératologie où un schéma permet de mieux observer le phénomène).



Carnegie 13



Carnegie 17



Carnegie 23

PARTIE BASSE DU CORPS DE L'EMBRYON : Stades 13, 17 et 23

- formation de la zone urogénitale et rectale
- mise en place des voies basses urinaires et génitales

- 1 : zone vésicale du sinus urogénital
- 2 : rectum
- 3 : membrane cloacale
- 4 : membrane uro-génitale (disparue avant le stade 23)
- 5 : membrane anale (disparue avant le stade 23)

- 6 : éperon périnéal
- 7 : diverticule urétéral
- 8 : canal de Wolff
- 9 : canal allantoïdien (ouraque)
- 10 : zone du trigone

L'éperon périneal participe ainsi largement à la division du cloaque primitif en deux cavités :

- cavité postérieure et dorsale, ébauche du rectum et du canal anal.
- cavité antéro ventrale : le sinus urogénital primitif.

La membrane cloacale est alors elle-même subdivisée

- en une zone postérieure : la membrane anale
- en une zone antérieure : la membrane uro-génitale

La zone de fusion entre membrane cloacale et éperon perineal représente l'ébauche du périnée.¹

Dès la fin de la 6ème semaine, il est possible de nettement distinguer 3 étages dans le sinus urogénital primitif.

- un étage supérieur, urinaire qui sera à l'origine de la vessie
- un étage moyen, plus rétréci, en regard de l'abouchement des canaux de Wolff ; c'est la zone pélvienne à l'origine de l'urèthre membraneux et pelvien
- un étage inférieur qui s'évase et est à l'origine du sinus uro-génital proprement dit.

Au cours de ce développement, la membrane cloacale subit une rotation : primitivement dans le prolongement de la paroi ventrale abdominale, elle vient ensuite faire face à la région caudale et postérieure. Cette rotation facilite la division du cloaque en rapprochant la membrane cloacale de l'extrémité inférieure de l'éperon périnéal (cf les flèches sur la figure de la page 71).

Par suite du développement du cloaque et de la zone vésicale, la partie basse du canal de Wolff est incorporée à la paroi vésicale. Le canal de Wolff est incorporé à la paroi postérieure de la vessie dans sa portion comprise entre l'abouchement primitif du cloaque et le diverticule ureteral. Du fait de cette incorporation, les canaux de Wolff et les uretères s'abouchent séparément dans la paroi du sinus uro-génital. (figure de la page suivante)

- Les canaux de Wolff, dont les deux orifices dans le sinus restent adjacent, s'abouchent dans la zone pélvienne du sinus uro-génital, futur urètre membraneux.
- Quant aux uretères, ils remontent et se latéralisent sur la paroi vésicale.

En outre, par suite de cette incorporation une partie du mur dorso-postérieur de l'étage vésical et de l'étage pelvien sont constitués d'un revêtement mésodermique, après formation des vésicules séminales : cette incorporation mésodermique correspond à la zone du Trigone, zone triangulaire dont les deux sommets latéraux sont représentés par les orifices d'abouchement des uretères, le sommet inférieur par l'orifice adjacent des canaux de Wolff devenus alors les canaux éjaculateurs.

Dans la suite du développement, la zone vésicale s'aplatit dans le sens dorso-ventral pour former la vessie définitive, sous la poussée et le développement de la masse intestinale.

Les feuilletts mésodermiques et ectodermiques sus-jacents au tubercule génital et situés au-dessous du canal allantoïdien constituent le mur sous-ombilical de la paroi abdominale. Le canal allantoïdien s'obturera et formera un cordon fibreux (l'ouraqué) qui relie la partie supérieure de la vessie à l'ombilic.

Le devenir de l'étage pelvien du sinus uro-génital et sa zone basse seront envisagés avec le développement des glandes sexuelles annexes et avec la formation des organes génitaux externes (cours de l'unité de maïeutique).

¹ Cette zone de jonction est en fait beaucoup plus complexe. Des replis formés à partir de la zone basse et latérale du cloaque participent au processus de fusion avec l'éperon périnéal : voir le chapitre térotogénèse et déficits de cloisonnement du cloaque

PARTIE BASSE DU CORPS DE L'EMBRYON : 8ème SEMAINE

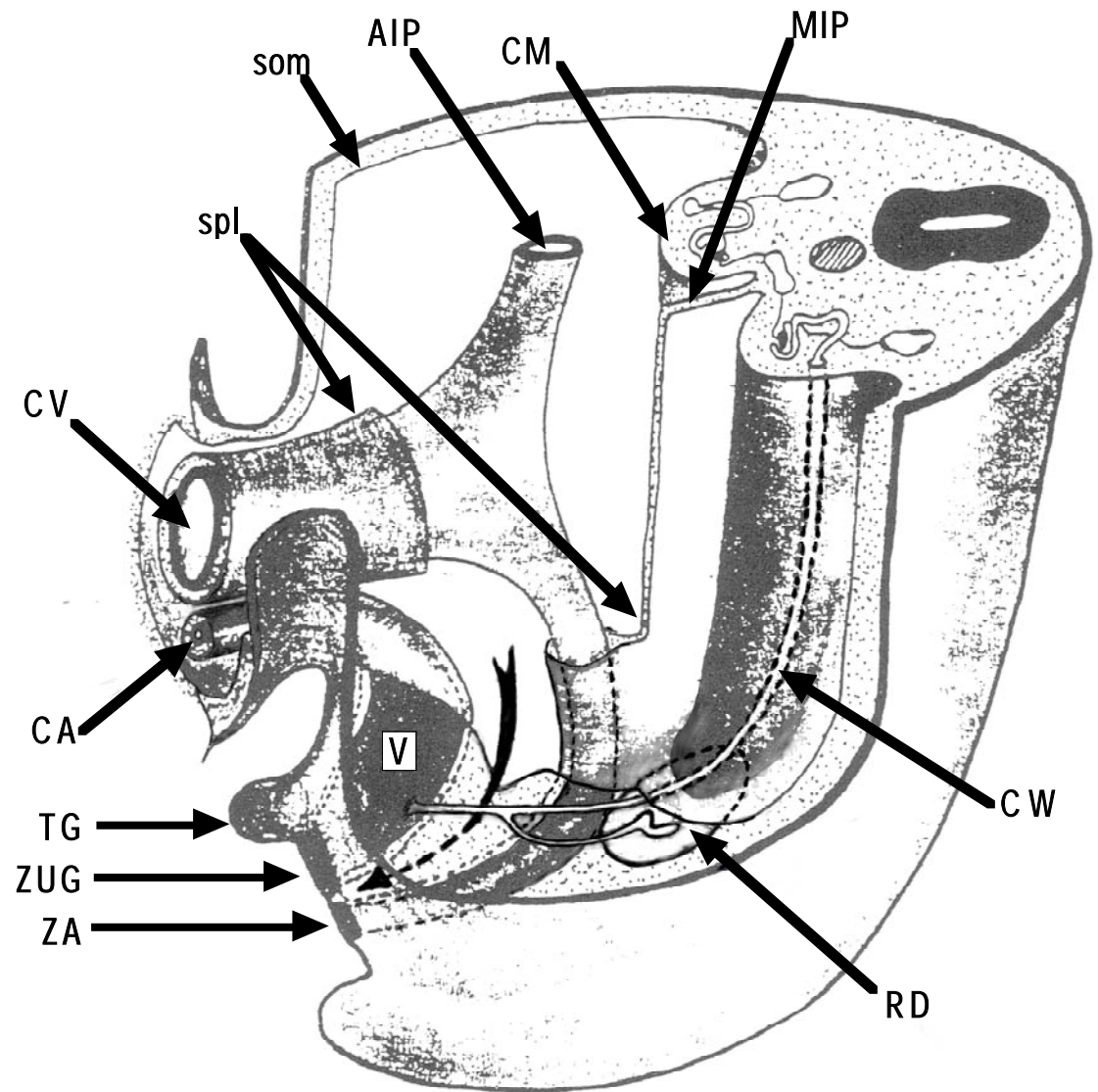
Représentation spatiale du cloisonnement du cloaque (flèche) par l'éperon périnéal (approximativement stade Carnegie 21/22).
Noter :

- 1 - la position de la colonne mésonéphrotique (corps de Wolff ; CW) au sein duquel on reconnaît les néphrons mésonéphrotiques et le canal mésonéphrotique (canal de Wolf) qui va déboucher dans la zone dilatée de la future vessie (V),
- 2 - le début d'ascension du métanéphros (rein définitif ; RD) sous la poussée du diverticule urétéral (DU) ; le rein métanéphrotique commence à s'insinuer sous la colonne mésonéphrotique.
- 3 - l'individualisation de la zone anale (ZA) et uro génitale (ZUG). Le tubercule génital est clairement visible (TG), sans préjuger du sexe à ce stade.

Bien d'autres éléments figurent sur ce schéma (mais risquent d'être gommés par la technique de reproduction).

Il est en particulier possible de suivre les rapports de la splanchnopleure (spl) et somatopleure (som) avec respectivement l'entoblaste de l'anse intestinale primitive (AIP) et la paroi ectodermique.

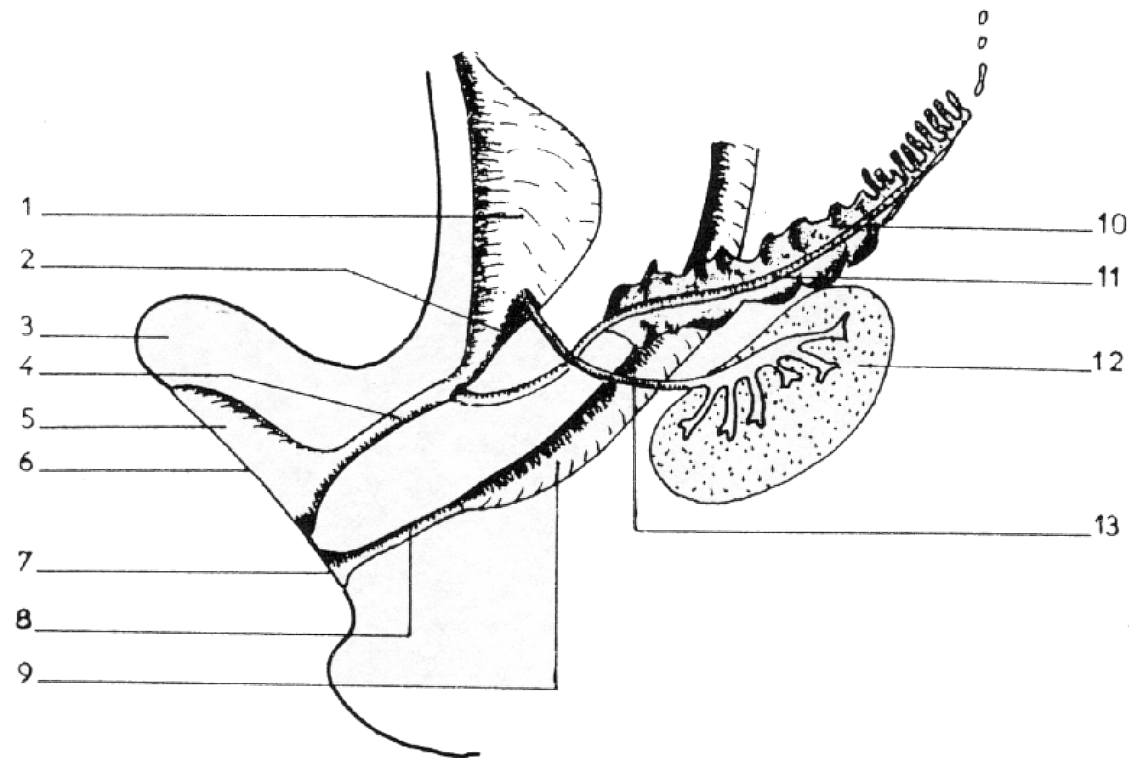
Le mesentère intestinal primitif (MIP) est aussi bien visible, de même que les positions respectives du canal vitellin (CV) et allantoïdien (CA). (NOTA: la zone génitale du mésonéphros n'est pas représentée)



S T A D E 23 : FIN DE LA 8ème SEMAINE

- 1 - vessie (zone vésicale du sinus urogénital)
- 2 - zone du trigone
- 3 - tubercule génital
- 4 - zone pelvienne du sinus urogénital (urètre)
- 5 - Sinus urogénital proprement dit
- 6 - membrane urogénitale
- 7 - membrane anale
- 8 - canal anal
- 9 - rectum
- 10 - mésonéphros (transformation gonadique)
- 11 - canal de Wolff
- 12 - métanéphros
- 13 - canal urétéral

ST A D E C A R N E G I E 23



EMBRYOLOGIE DESCRIPTIVE :
à partir de la 4e semaine

--- VI ---

**Premiers stades de
developpement de la gonade**

Au cours de la différenciation de la gonade deux stades successifs peuvent être envisagés :

1 - un premier stade ou stade indifférencié :

De l'embryon à la 4e semaines (Carnegie 11), à la fin de la 6e semaine (fin du stade Carnegie 17)
A ce stade on ne peut encore préjuger du sexe de l'embryon

2 - un deuxième stade de différenciation, dans le sens mâle ou femelle.

Ce stade débute au 45 ème jour environ (après le stade 17)

VI - 1 STADE INDIFFÉRENCIÉ

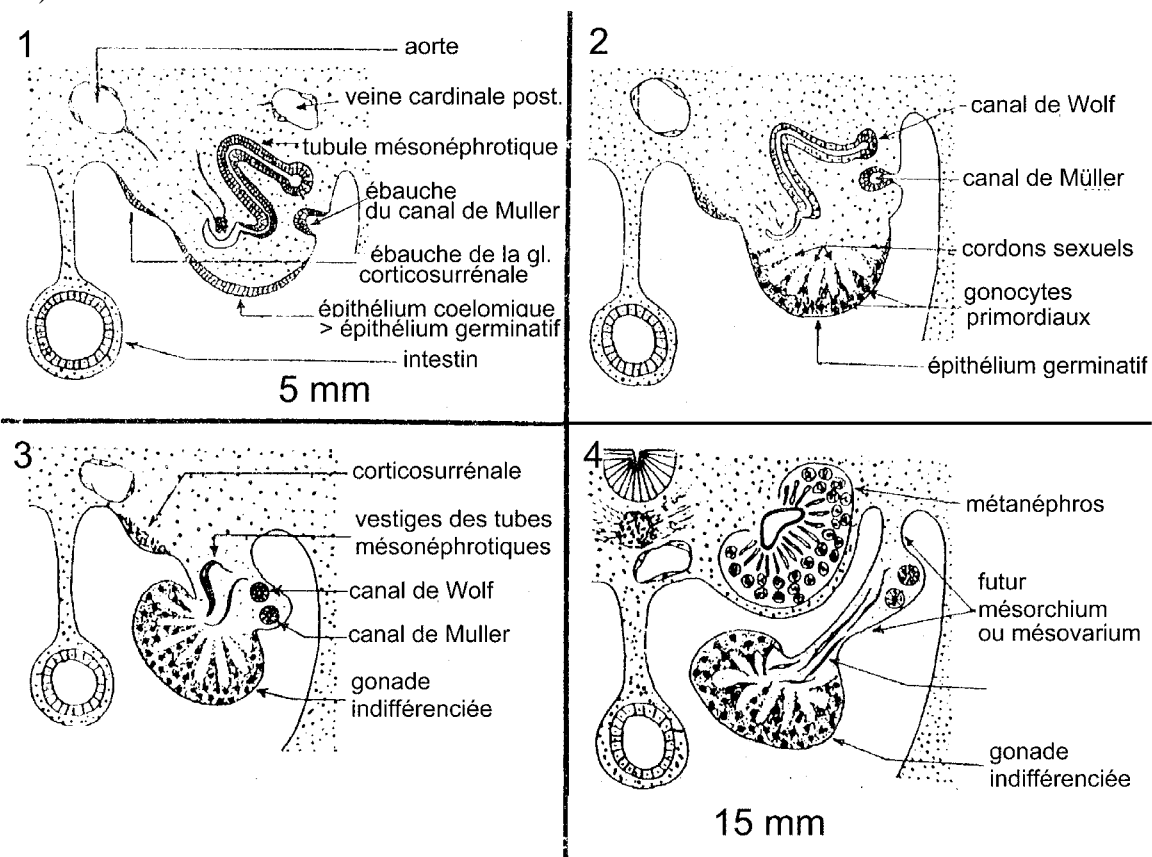
Les éléments primaires de l'ébauche gonadique dérivent :

- de l'épithélium germinatif épaissement d'abord unistratifié de l'épithélium coelomique en regard de la partie moyenne du mésonéphros
- des cellules germinales dont nous envisagerons l'origine ultérieurement
- d'une contribution mésonéphrotique.

La première ébauche reconnaissable de la gonade apparaît au stade 5 à 6 mm (fin de la 5ème semaine ; Carnegie 14/15).

Le feuillet mésenchymateux de recouvrement de la colonne mésonéphrotique (corps de Wolff) dans sa partie moyenne (1/4 médian) se transforme en un épithélium : l'épithélium coelomique. Cet épithélium coelomique s'accroît rapidement formant un épithélium pluristratifié : l'épithélium germinatif.

En même temps la basale de l'épithélium disparaît et des cordons cellulaires prolifèrent à partir de l'épithélium : ce sont les cordons sexuels I. Ces cordons sexuels pénètrent à l'intérieur du mésenchyme indifférencié de la zone ventrale du corps de Wolff; on assiste en même temps à une condensation du mésenchyme de la zone d'interpénétration.



Au cours de ce développement, les cellules germinales sont venues coloniser l'épithélium germinatif et les cordons sexuels.

Les cellules germinales dérivent d'une zone entoblastique extraembryonnaire située sur le versant caudal (plancher) de la vésicule ombilicale (ou vitelline), à proximité de la zone de réflexion qui la sépare de la vésicule allantoïdienne (au stade Carnegie 11).

Les cellules germinales primordiales migrent ensuite entre splanchnopleure et épithélium entoblastique de l'intestin primitif, puis dans le mésentère intestinal primitif (voir aussi figure page 89 pour mieux situer ce parcours), pour venir rejoindre le corps de Wolff dans le territoire où va se différencier l'épithélium germinatif (également appelé zone de la crête génitale)

L'épithélium germinatif, les cordons sexuels I, le mésenchyme associé constituent ainsi l'ébauche de la gonade encore indifférenciée.

Un sillon se creuse à la périphérie de la gonade la séparant du corps de Wolff proprement dit. Au cours de l'individualisation de la gonade, les derniers canaux mésonéphrotiques du corps de Wolff poursuivent leur régression. Le sillon limitant la gonade continue à se creuser tandis que le corps de Wolff régresse. Ce phénomène aboutit à la formation d'un méso : c'est le futur mesorchium ou mesovarium. Ce méso relie l'ébauche de la gonade à la paroi postérieure du coelome embryonnaire.

Dans la paroi du méso persistent des vestiges des tubules mésonéphrotiques : ils constitueront les premières voies excrétrices du testicule chez le mâle et ne persistent qu'à l'état de reliquats embryonnaires chez la femelle.

Par la suite,

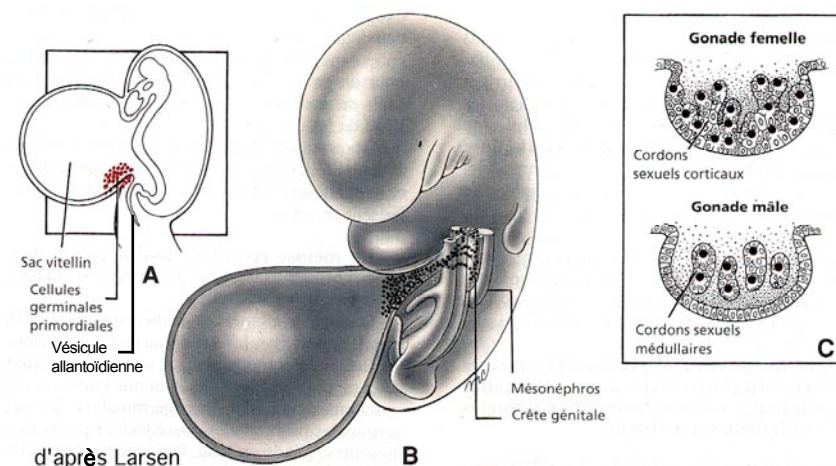
- le développement de la surrénale
- l'ascension du métanéphros (il est bien visible sur la figure 4 de la page précédente)
- ainsi que l'augmentation de taille de la gonade, latéralisent cette dernière à l'intérieur de la cavité coelomique.

VI - 2 DÉVELOPPEMENT DANS LE SENS MÂLE ET FORMATION DU TESTICULE. (figure page suivante : 1 et 2)

Déjà dès le stade 15 mm lorsque l'évolution se fait dans le sens mâle, le mésenchyme séparant les cordons sexuels I se condense pour former des faisceaux fibreux qui lobulent la glande. Vers le stade Carnegie 20, un tissu fibreux dense sépare l'épithélium germinatif des cordons sexuels : ce tissu constitue la future albuginée testiculaire.

Exclu du restant de la gonade l'épithélium germinatif dégénère. Les cordons sexuels, où ont migré les cellules germinales forment les cordons testiculaires (futurs tubes séminifères). Les cellules germinales sont incluses dans la paroi des cordons testiculaires.

Les cordons testiculaires se dirigent dans le mesorchium, où ils s'anastomosent pour former un réseau : le rete testis. Le rete testis ne se canalise ensuite que tardivement chez le fœtus. Il vient s'anastomoser avec les tubules restant de la zone épigénitale du mésonéphros qui constituent les cones efférents du testicule. Les cones efférents sont en continuité avec le canal de Wolff qui représentera le canal déférent, canal excréteur du testicule.



d'après Larsen

(A) Les cellules germinales primordiales se différencient dans la couche entoblastique du sac vitellin au cours des semaines 4 à 6 du développement et elles migrent vers la paroi dorsale du corps. (B) Entre les semaines 6 et 12, les cellules germinales primordiales induisent la formation des crêtes génitales. (C) Les cellules des cordons sexuels se différencient et envahissent les cellules germinales primordiales.

VI - 3 DÉVELOPPEMENT DANS LE SENS FEMELLE ET FORMATION DE L'OVAIRE.

(figure 3 et 4.)

La différenciation dans le sens femelle est plus tardive. Les cordons sexuels I, moins segmentés que chez le male, vont être refoulés vers le centre de la gonade où ils sont fragmentés en amas par le tissu mésenchymateux environnant. Ils vont progressivement dégénérer pour former, au centre de la gonade, un élément vestigial : le rete ovarii.

Le centre lui-même de l'ébauche de la gonade (ou médullaire) va progressivement prendre l'aspect d'un stroma vasculaire.

Contrairement à la différenciation du testicule, l'épithélium germinatif conserve ses potentialités : il émet une nouvelle génération de cordons cellulaires, les cordons sexuels corticaux ou cordons de de Pflüger, plus massifs qui restent dans la zone corticale de l'ovaire.

Ces cordons cellulaires secondaires contiennent également des gonocytes. Les gonocytes donneront les ovogonies tandis que les cellules de l'épithélium donneront les cellules folliculaires.

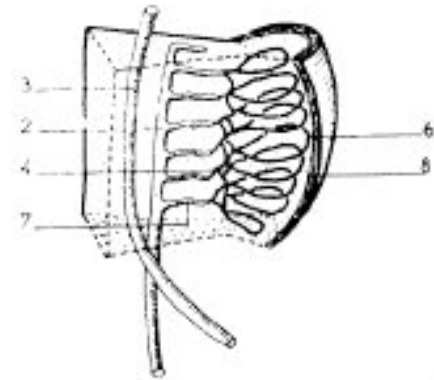
GONADE : Différenciation dans le sens male (1, 2)
et femelle (3, 4)

1 : métanéphros ; 2 : canal mésonéphrotique (c. Wolff) ;
3 : canal paramésonephrotique (c. Müller) ; 4 : *Rete Testis* ;
5 : *Rete Ovarii* ; 6 : cordons testiculaires ; 7 : cones efférents ;
8 : albuginée testiculaire ; 9 : cordons sexuels corticaux ;
10 : follicules primordiaux ; 11 : vestiges mésonéphrotiques ("structure en peigne" de Rosenmüller)

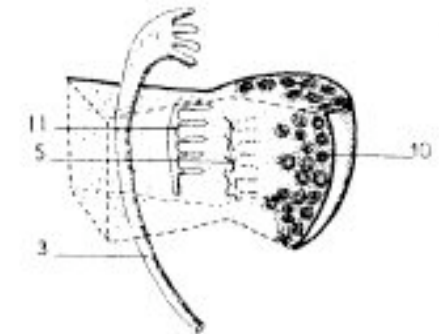
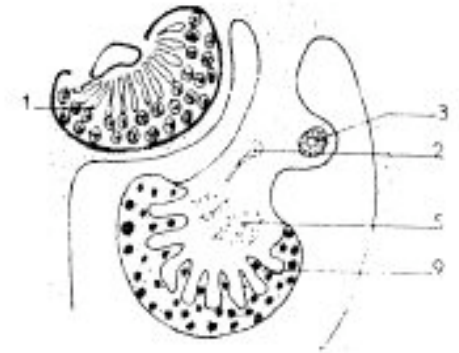
Différenciation testiculaire



1 3
2 4



Différenciation ovarienne



EMBRYOLOGIE DESCRIPTIVE :
à partir de la 4^e semaine

--- VII ---

**Premiers stades de développement
des voies génitales**

Les voies génitales ont pour ébauche

- Le canal de Wolff dont nous avons déjà vu le développement
- Le canal de Müller

Au cours du stade indifférencié, ces deux formations sont également représentées. Ce n'est qu'au cours de la différenciation dans le sens mâle ou femelle que des modifications se produisent :

- Les canaux de Wolff persistent chez le mâle pour former les canaux déférents. Les canaux de Müller regressent pour n'être plus représentés que par des vestiges embryonnaires.
- Au contraire, chez la femelle ce sont les canaux de Müller qui persisteront pour former les trompes, l'utérus et une partie du vagin. Les canaux de Wolff dégénèrent et ne laissent que quelques reliquats embryonnaires.

VII - 1 DEVENIR GENITAL DU CANAL DE WOLFF (Canal mésonéphrotique)

VII - 1.1. CHEZ L'HOMME

Comme nous l'avons vu, il débouche au niveau du cloaque. Plus tard, le développement de la partie haute du sinus uro-génital (zone vésicale) provoque l'incorporation de la partie basse du canal de Wolff dans la paroi du sinus. Ainsi, urètre et canal de Wolff débouchent séparément dans le sinus urogénital et le canal de Wolff (futur canal déférent et canal éjaculateur) débouche dans la partie moyenne du sinus urogénital primitif qui sera à l'origine de l'urètre pelvien et membraneux.

Quant à la partie haute du canal de Wolff, elle s'est connectée avec le rete testis par l'intermédiaire des tubes droits et cones efférents, dérivés de tubules mésonéphrotiques au cours de leur dégénérescence au plan de la fonction urinaire.

Cette zone supérieure du canal de Wolff s'allonge considérablement, prend un aspect contourné en pelotte et forme, avec les cônes efferents l'épididyme. Les tubes mésonéphrotiques restants, non connectés avec le canal de Wolff persistent sous forme de vestiges.

VII - 1.2 CHEZ LA FEMME.

Le canal de Wolff commence à dégénérer à partir du stade Carnegie 23. Cette régression se poursuit ultérieurement jusqu'à la dixième semaine.

Cependant, avant le stade Carnegie 23, l'inclusion de la partie basse du canal de Wolff avait été à l'origine du trigone de la vessie, le diverticule urétéral s'étant développé antérieurement pour former l'urètre.

VII - 2 DEVENIR DU CANAL DE MÜLLER (Canal paramésonephrotique)

VII - 2.1 CHEZ LA FEMME.

La première ébauche du canal de Müller apparaît chez l'embryon entre les stades Carnegie 12 et 13. Cette première ébauche débute par un épaississement de l'épithélium coelomique qui s'invagine et pénètre le corps de Wolff (colonne mésonephrotique) près de son extrémité craniale. Cet épaississement va rapidement former une colonne pleine et descendante, parallèle au canal de Wolff, et progressant vers la région caudale en suivant une direction parallèle et externe au canal de Wolff.

Au cours de son accroissement caudal, la colonne se canalise : elle forme alors le canal de Müller ou canal paramésonephrotique.

La zone primitive d'invagination de la colonne constitue l'orifice d'ouverture du canal de Müller dans la cavité abdominale: c'est le futur orifice tubaire, avec le pa-villon de la trompe.

Au niveau de l'extrémité caudale du corps de Wolff, le canal de Müller croise ventralement le canal de Wolff, rejoignant la région médiane de l'embryon où il s'accolé longitudinalement avec le canal de Müller symétrique à la fin du stade 17.

Dans cette zone basse, les canaux de Müller fusionnent partiellement et un septum temporaire sépare les deux lumières. Ce septum disparaît beaucoup plus tard chez le fœtus de 3 mois. Il se forme ainsi dans la zone basse des canaux de Müller, un canal unique, le canal utéro-vaginal limité par un épithélium cubique.

Ce canal utéro-vaginal est situé en arrière de la zone haute du sinus uro-génital (zone vésicale). Son extrémité caudale borgne entre directement en contact avec le mur postérieur de la région basse du sinus uro-génital proprement dit où elle forme une surélévation bombant à l'intérieur de la cavité du sinus : le tubercule müllerien.

On peut dès lors reconnaître 3 zones dans le canal de Müller :

- La zone supérieure, verticale
- La zone médiane, horizontale
- La zone inférieure, verticale, fusionnée avec le canal de Müller symétrique.

Les deux premières zones sont à l'origine des trompes. La dernière, ou canal utéro-vaginal, formera la totalité de la muqueuse utérine, mais aussi, par sa partie la plus basse, le 1/5 supérieur du vagin.

VII - 2.2 LE CANAL DE MÜLLER CHEZ L'HOMME

Jusqu'au stade Carnegie 22, le développement est identique dans les 2 sexes.

Par la suite le canal de Müller dégénère dans sa presque totalité.

L'extrémité supérieure des canaux persistera sous une forme vestigiale : l'hydride sessile du testicule. La partie moyenne disparaîtra en totalité. Quant à la partie basse et fusionnée des canaux de Müller, elle formera un reliquat : l'utricule prostatique.

DEVENIR DU CANAL DE WOLFF ET DU CANAL DE MÜLLER

A la 6ème semaine les canaux de Wolff et de Müller sont à leur maximum de développement (Carnegie 17).

Noter chez le mâle, la connexion entre le canal de Wolff (4) le mésonéphros et la glande génitale (2). Chez la femelle l'ovaire (1) n'entre pas en continuité avec le système Wolffien.

La partie basse du canal de Müller (3) fusionne avec le canal adjacent pour former le canal utéro-vaginal. L'extrémité basse du canal utéro-vaginal est fermée et bombe dans le sinus urogénital au niveau du tubercule Müllérien (5).

Par la suite :

- Le canal de Wolff dégénère chez la femelle. Seuls persistent les vestiges des zones hautes et basses du canal
- Le canal de Müller dégénère chez le mâle. Seuls persistent des vestiges de la partie haute, ainsi qu'une partie du canal utéro-vaginal.

