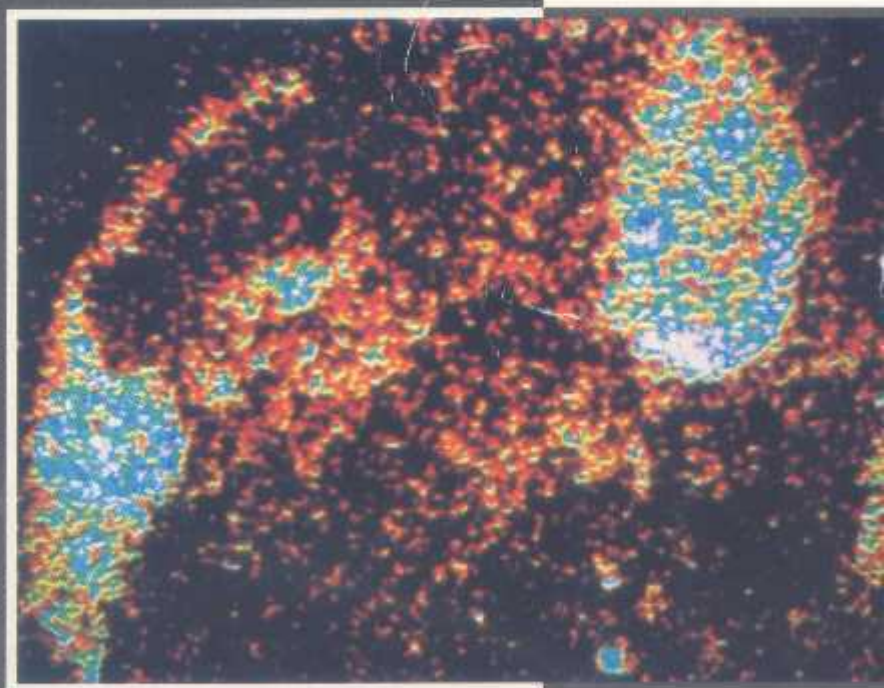


Biologie du développement

Morphogenèse animale
Unité et diversité
des métazoaires



Préface de
Nicole M. LE DOUARIN

Coordonnateur
Jacques HOURDRY

ellipses

BL 193

Biologie du Développement

*Morphogenèse animale,
unité et diversité des métazoaires*

Coordonnateur : Jacques HOURDRY



179 17 1/1



Table des matières

1. Généralités concernant la morphogenèse embryonnaire	J. HOURDRY	17
2. L'embryogenèse chez les invertébrés : une grande diversité de modèles ...	M. PORCHET	19
1. Détermination et régulation		19
1.1. Protostomiens		20
1.2. Deutérostomiens		23
1.3. Fonctions des déterminants		23
2. L'embryogenèse chez les didermiques		24
3. L'embryogenèse chez les tridermiques		26
3.1. Protostomiens		26
3.2. Deutérostomiens		29
4. Un développement totalement identifié : cas de <i>Caenorhabditis elegans</i>		29
4.1. Originalité du développement		29
4.2. La mort cellulaire programmée (apoptose)		30
4.3. Contrôle du développement		31
4.3.1. Les premières divisions		31
4.3.2. Mise en place des feuilletés		32
4.3.3. Détermination cellulaire de la vulve de <i>C. elegans</i>		32
Conclusion		38
3. La drosophile : un modèle de référence en embryologie	B. BOUCHON-LIMBOURG	39
1. Les étapes du développement chez la drosophile		39
2. Première étape : des gradients de morphogènes installent les axes de polarité de l'embryon		40
2.1. Ovogenèse		40
2.2. Développement embryonnaire		40
2.3. Mise en place de l'axe dorso-ventral		40
2.4. Mise en place de l'axe antéro-postérieur		41
2.4.1. Établissements de deux gradients par les gènes maternels		41
2.4.2. Les gènes <i>GAP</i> : première subdivision de l'axe antéro-postérieur		43
2.4.3. Les gènes <i>PAIR-RULE</i> : formation des segments (môtamères)		44
3. Deuxième étape : mise en route des gènes sélecteurs		45
3.1. Délimitation des segments : expression des gènes sélecteurs de polarité segmentale		45
3.2. Identification des segments : expression des gènes homéotiques		45
3.3. Individualisation des cellules précurseurs des disques imaginaux		48
4. Troisième étape : les frontières entre compartiments marquent les zones organisatrices		48
4.1. Construction de l'aile		48
4.1.1. Établissement des gradients de morphogènes		48
4.1.2. Mode de fonctionnement des zones organisatrices		48
4.1.3. Frontière antéro-postérieure du disque imaginal alaire : signal Hedgehog (Hh) et morphogène Decapentaplegic (Dpp)		48
4.1.4. Frontière dorso-ventrale de l'aile : morphogène WINGLESS (Wg)		50

4.2. Construction de la patte.....	51
Rôles du signal Hedgehog (Hh) et des morphogènes Decapentaplegic (Dpp) et Wingless (Wg).....	51
4.3. Transduction des signaux Hedgehog, Wingless et Decapentaplegic.....	51
4.3.1. Transduction du signal Hedgehog.....	51
4.3.2. Transduction du signal Wingless.....	53
4.3.3. Transduction du signal Decapentaplegic.....	53
Conclusion.....	53
4. Le poisson-zèbre : une embryologie en plein essor.....	J.-S. JOLY..... 55
1. Description du développement.....	56
1.1. La segmentation.....	56
1.2. La gastrulation.....	58
1.2.1. Les mouvements morphogénétiques.....	58
1.2.2. La carte des territoires présomptifs.....	61
1.3. La neurulation et les stades suivants.....	61
2. Mécanismes moléculaires du développement.....	62
2.1. Approche méthodologique.....	62
2.2. Induction du cerveau moyen.....	63
2.3. Induction de structures périchorales.....	64
Rôle inducteur de la protéine Sonic hedgehog.....	65
3. Cas particulier des cellules germinales.....	65
5. Les amphibiens : une embryologie renouvelée.....	J. HOURDRY..... 67
1. Description du développement embryonnaire.....	67
1.1. Les étapes.....	67
1.1.1. La segmentation (1 ^{er} jour après la fécondation à 18 °C).....	67
1.1.2. La gastrulation (2 ^e jour après la fécondation à 18 °C).....	69
1.1.3. La neurulation (3 ^e jour après la fécondation à 18 °C).....	69
1.1.4. Le stade bourgeon caudal (4 ^e jour après la fécondation à 18 °C).....	69
1.2. Analyse de la gastrulation.....	72
1.2.1. L'invagination.....	72
1.2.2. La convergence.....	72
1.2.3. L'épibolie.....	72
1.2.4. La divergence (ou extension).....	72
1.3. Évolution des feuilletts durant la neurulation et au stade bourgeon caudal.....	75
1.3.1. Neurala.....	75
1.3.2. Stade bourgeon caudal.....	75
1.4. Acquisition de la métamérie.....	75
1.5. Évolution ultérieure des feuilletts.....	76
2. Contrôle de l'embryogenèse chez les amphibiens.....	78
2.1. Contrôle de la prolifération cellulaire.....	78
2.2. Contrôle des migrations et des reconnaissances cellulaires.....	78
2.3. Contrôle de la différenciation cellulaire : les inductions embryonnaires.....	80
2.3.1. L'induction mésodermique.....	81
2.3.2. L'induction neurale.....	89
2.3.3. Régionalisation des inductions embryonnaires.....	94
Conclusion.....	97

6. L'oiseau, organisme modèle pour l'ontogenèse du système sanguin.

Apport méthodologique des marquages cellulaires	F. DIETERLEN-LIÈVRE	99
1. Détermination des cellules souches sanguines		101
2. Construction du réseau endothélial		105
3. Relations de développement entre cellules endothéliales et cellules hématopoïétiques		106
4. Existence d'un troisième mécanisme de vascularisation lors du développement de la moelle osseuse ?		106
5. Rôle inducteur de l'endoderme et facteurs de croissance qui peuvent remplacer son influence		107
6. Détermination de l'axe dorso-ventral chez l'embryon		107
Conclusion		108

7. L'embryogenèse précoce de la souris.

Un exemple de flexibilité du développement	J. AGHION	109
1. Ovogenèse et la fécondation		109
2. Description du développement de l'embryon de souris		111
2.1. La segmentation		111
2.2. L'activation du génome embryonnaire		111
2.3. Mise en place d'asymétries et position des blastomères dans l'embryon		112
2.4. Morphologie du blastocyste		116
2.5. L'œuf cylindre		116
2.6. La gastrulation		117
2.7. La neurulation		118
2.8. Le retournement (« <i>TURNING</i> »)		118
3. Parthénogenèse et empreinte parentale		119
4. La totipotence chez l'embryon de souris		120
Conclusion		121

8. Rôle de la matrice extracellulaire dans la morphogenèse

J.-L. DUBAND

123

1. Les molécules des matrices extracellulaires des molécules modulaires, multifonctionnelles et à géométrie variable		126
1.1. Organisation des molécules de la matrice		126
1.2. L'adhérence cellulaire		128
1.3. Quelques cas particuliers		128
Conclusion		129
2. Les intégrines : des récepteurs aux composantes de la matrice extracellulaire		129
2.1. Présentation des intégrines et structure		129
2.1.1. Région extracellulaire		129
2.1.2. Région intracellulaire		130
2.2. Mécanismes d'action		131
2.3. Régulation de l'activité des intégrines		132
Conclusion		132
3. Rôle joué par la matrice extracellulaire au cours du développement		133
3.1. L'inactivation de gènes par recombinaison homologue : le concept de compensation et ses implications		133
3.2. Matrice extracellulaire et migration cellulaire		136
3.2.1. Migration des cellules des crêtes neurales		136

3.3	Matrice extracellulaire et différenciation cellulaire	138
3.4	Matrice extracellulaire et mort cellulaire programmée (apoptose)	138
	Conclusion générale	140
9.	Les polarités corporelles H. DENIS	141
1.	Polarité des didermiques	141
1.1.	Embryons	141
1.2.	Symétrie et orientation des adultes vis-à-vis de la pesanteur	142
2.	Polarités des tridermiques	142
2.1.	Embryons	142
2.2.	Polarités et orientation des adultes vis-à-vis de la pesanteur	143
2.3.	La dissymétrie controlatérale	143
3.	Établissement de la polarité primaire au cours de l'ovogénèse	144
3.1.	Ovocyte de xénope	144
3.1.1.	Détermination de la polarité animale-végétative	144
3.1.2.	Localisation des ARN messagers	145
3.1.3.	Comparaison avec d'autres espèces	146
3.2.	Ovocyte de drosophile	146
3.2.1.	Détermination de la polarité antéro-postérieure	146
3.2.2.	Localisation des ARN messagers	146
3.2.3.	Quelques particularités	147
4.	Polarité antéro-postérieure (primaire) de l'embryon	148
5.	Polarité dorso-ventrale (secondaire) de l'embryon	148
5.1.	Cas du xénope	148
5.1.1.	Polarisation dorso-ventrale de l'œuf fécondé	148
5.1.2.	Différenciation dorso-ventrale au cours de l'embryogénèse	149
5.1.3.	Comparaison avec d'autres espèces	149
5.2.	Cas de la drosophile	149
5.2.1.	Polarisation dorso-ventrale de l'ovocyte	149
5.2.2.	Différenciation dorso-ventrale de l'embryon	151
5.2.3.	Particularités de la drosophile	153
6.	Un essai de synthèse	153
	Conclusion	154
10.	Larves et métamorphoses J. HOURDRY, P. CASSIER, J.-L. D'HONDT ET M. PORCHET	157
1.	La vie larvaire	157
1.1.	Diversité des formes larvaires	157
1.1.1.	Les larves aquatiques et pélagiques	157
1.1.2.	Les larves terrestres	162
1.2.	Événements cellulaires liés la vie larvaire	163
1.3.	Alimentation des larves	164
1.4.	Limites de la notion de larve	165
2.	Les métamorphoses : caractères généraux et distribution chez les métazoaires	166
2.1.	Caractères généraux	166
2.2.	Distribution chez les métazoaires	166

3. Événements cellulaires associés aux métamorphoses	167
3.1. Dégénérescence programmée des organes larvaires (apoptose)	167
3.1.1. Amphibiens anoures	167
3.1.2. Urochordés	170
3.1.3. Insectes	170
3.1.4. Mollusques	171
3.1.5. Bryozoaires	171
3.2. Construction de nouveaux organes	171
3.2.1. Amphibiens	171
3.2.2. Insectes	171
3.2.3. Mollusques gastropodes	173
3.2.4. Bryozoaires	173
3.2.5. Annelides	174
3.2.6. Némertes	174
3.3. Organes remaniés	174
3.3.1. Amphibiens anoures	174
3.3.2. Lamproies	178
3.3.3. Urochordés	179
3.3.4. Insectes	179
3.3.5. Annelides	181
3.3.6. Némertes	181
3.4. Inversions de polarité	181
3.4.1. Crustacés	181
3.4.2. Kamptozoaires (ectoproctes)	181
3.5. Altérations de la symétrie	183
3.5.1. Acquisition d'une dissymétrie : cas des poissons plats	183
3.5.2. Passage à la symétrie radiaire : cas des échinodermes	183
3.6. Besoins énergétiques et plastiques	184
3.6.1. Amphibiens	184
3.6.2. Insectes	184
3.6.3. Incidences des dépenses énergétiques sur la préservation de l'espèce	185
3.7. Métabolisme des acides nucléiques	185
Conclusion	185
4. Conséquences écologiques et éthologiques de la métamorphose	186
5. Métamorphose et dispersion de l'espèce	187
6. Déterminisme des métamorphoses	188
6.1. Amphibiens anoures	188
6.1.1. Les hormones thyroïdiennes et variation de leur taux	188
6.1.2. Mécanismes d'action des hormones thyroïdiennes	188
6.1.3. Participation d'autres hormones	192
6.1.4. Action des facteurs externes	193
6.2. Poissons plats	193
6.3. Insectes	194
6.3.1. Rappel anatomique	194
6.3.2. Déterminisme de la métamorphose	195
6.3.3. Les neurohormones	197
6.3.4. Ecdysone et ecdystéroïdes	199
6.3.5. Les hormones juvéniles (JH) (fig. 10.41)	203

6.4. Crustacés.....	204
6.4.1. Rappel anatomique.....	204
6.4.2. Données expérimentales.....	204
Conclusion.....	207
7. Disparition de la métamorphose et prolongation de l'état larvaire : la néoténie.....	208
7.1. Fréquences et degrés de la néoténie.....	208
7.2. Déterminisme de la néoténie.....	209
7.2.1. Contrôle hormonal.....	209
7.2.2. Bases génétiques de la néoténie.....	209
7.2.3. Néoténie et protection contre le milieu.....	209
8. Arrêt du développement larvaire : la diapause.....	210
8.1. Adaptations aux variations saisonnières.....	210
8.2. Déterminisme de la diapause <i>lato sensu</i>	210
8.2.1. Photopériode.....	211
8.2.2. Température.....	212
8.2.3. Facteurs endocriniens.....	212
9. Signification des métamorphoses.....	212
11. La morphogenèse sexuelle..... P. CASSIER, J. HOURDRY, C. PIEAU ET M. PORCHET.....	215
1. Le gonochorisme : différentes étapes.....	215
1.1. Gonadogenèse.....	215
1.1.1. Les cellules germinales.....	215
1.1.2. Phase indifférenciée de la gonadogenèse.....	219
1.1.3. Différenciation testiculaire.....	219
1.1.4. Différenciation ovarienne.....	219
1.2. Développement des voies génitales.....	220
1.2.1. Phase indifférenciée.....	220
1.2.2. Différenciation des voies génitales mâles.....	221
1.2.3. Différenciation des voies génitales femelles.....	221
1.2.4. Cas des cyclostomes (lamproies) et des téléostéens.....	223
1.3. Dimorphisme sexuel.....	223
1.3.1. Vertébrés.....	223
1.3.2. Invertébrés.....	223
1.3.3. Puberté.....	224
1.3.4. Métamorphoses pubertaires et retour au milieu originel.....	225
2. Déterminisme génétique de la morphogenèse sexuelle chez les espèces gonochoriques.....	229
2.1. Vertébrés.....	229
2.1.1. Les gènes de la gonadogenèse.....	229
2.1.2. Inactivation de l'un des chromosomes X dans les cellules des mammifères femelles.....	231
2.2. Invertébrés.....	231
2.2.1. Intorsexualité.....	232
2.2.2. Gynandromorphisme.....	232
3. Déterminisme épigénétique de la morphogenèse sexuelle chez les espèces gonochoriques.....	232
3.1. Vertébrés.....	232
3.1.1. TSD chez les poissons.....	233
3.1.2. TSD chez les amphibiens.....	233
3.1.3. TSD chez les reptiles.....	234
Conclusion.....	235
3.2. Invertébrés.....	235

4. Contrôle hormonal de la morphogénèse sexuelle chez les espèces gonochoriques.....	236
4.1. Gonadogénèse chez les vertébrés.....	236
4.1.1. Réalité d'un tel contrôle.....	236
4.1.2. Implication des stéroïdes sexuels dans la différenciation des gonades.....	237
4.1.3. Rôle clef de l'aromatase dans la différenciation des gonades.....	240
Conclusion.....	241
4.2. Développement du tractus génital chez les vertébrés.....	241
4.2.1. Approche expérimentale.....	241
4.2.2. Des hormones des testicules différenciés du fœtus masculinisent le tractus génital.....	242
4.2.3. Mécanisme d'action de la testostérone et de la 5 α -dihydrotestostérone.....	243
4.2.4. L'hormone antimüllérienne.....	244
4.2.5. Contrôle de l'activité endocrine des gonades fœtales.....	244
Conclusion.....	245
4.3. Invertébrés.....	245
4.3.1. Hydre d'eau douce.....	245
4.3.2. Némertes.....	246
4.3.3. Échinodermes.....	246
4.3.4. Crustacés.....	247
4.4. Puberté.....	248
4.5. Métamorphose pubertaires.....	248
5. Parthénogénèse.....	249
5.1. Parthénogénèse facultative.....	249
5.2. Parthénogénèse cyclique.....	250
6. Hermaphroditisme.....	251
6.1. Déterminisme génétique.....	252
6.2. Déterminisme hormonal.....	252
Conclusion générale.....	252

12. Altérations morphogénétiques associées au parasitisme

P. CASSIER, J. DEUTSCH ET J. HOURDRY..... 253

1. Régression d'organes.....	254
2. Fixation des parasites.....	255
3. Prise de nourriture.....	256
4. Modifications favorisant la reproduction.....	257
4.1. Hypertrophie de l'appareil reproducteur et des organes annexes.....	257
4.2. Dimorphisme sexuel.....	257
4.3. Multiplication asexuée.....	258
4.4. Formes d'attente et vie ralentie.....	258
4.5. Incidences de l'âge de l'hôte.....	259
5. Parasitisme protélien.....	259
6. Altérations de la morphologie chez l'hôte parasité.....	259
7. Contrôle génétique.....	260
Conclusion.....	260

13. Une morphogénèse réparatrice : la régénération..... *J. HOURDRY*..... 261

1. Distribution.....	261
2. Caractères généraux.....	262

3. Amphibiens urodèles.....	262
3.1. Membre.....	262
3.1.1. Étapes cytologiques.....	262
3.1.2. Les filiations cellulaires dans le régénérat.....	263
3.1.3. Le blastème est déterminé et possède une mémoire de position.....	263
3.1.4. Rôle de la matrice extracellulaire.....	264
3.1.5. Participation des gènes homéotiques.....	264
3.2. Queue.....	264
3.2.1. Étapes cytologiques.....	264
3.2.2. Régénération de la moelle épinière caudale.....	266
3.3. Rétine nerveuse.....	266
3.4. Cristallin.....	267
4. Poissons.....	268
4.1. Nageoires.....	268
4.2. Écailles.....	269
4.2.1. Écailles élaméidos.....	269
4.2.2. Écailles ganéidos.....	269
4.3. Rétine nerveuse.....	271
5. Contrôle de la régénération.....	271
5.1. Amphibiens.....	271
5.1.1. Rôle du système nerveux.....	271
5.1.2. Effets des agents morphogènes.....	273
5.2. Poissons téléostéens.....	274
Conclusion.....	274

14. La transgénèse et sa contribution à l'étude de la morphogénèse chez les mammifères..... **J. JAMI**..... **275**

1. La morphogénèse comparative, voie d'accès à la morphogénèse chez les mammifères.....	275
2. Les voies spécifiques d'accès à l'étude de la morphogénèse chez l'homme.....	276
3. Importance des nouveaux marqueurs utilisés en histologie.....	276
4. La transgénèse classique.....	277
5. Les souris transgéniques obtenues par recombinaison homologue.....	279
6. Enseignements tirés des études récentes sur la morphogénèse chez la souris.....	282

15. Apports de la phylogénèse à la compréhension de la morphogénèse..... **H. LE GUYADER ET J. HOURDRY**..... **283**

1. Morphogénèse, systématique et phylogénie.....	283
1.1. Avantages et limites des phylogénies moléculaires.....	283
1.2. Importance des gènes homéotiques.....	284
1.3. Utilisation d'une phylogénie curieuse : exemple des céphalochordés.....	285
1.4. Un exemple de systématique controversée : les plathelminthes.....	286
Conclusion.....	287
2. L'appendice des vertébrés : un exemple de morphogénèse éclairée par la phylogénie.....	287

Conclusions générales : unité et diversité de la morphogenèse	J. HOURDAY	291
La diversité morphologique		291
Les symétries : une première tendance unitaire		292
Didermiques		292
Tridermiques		293
Un petit nombre d'événements cellulaires préside à la morphogenèse		293
Nature des événements cellulaires		293
Ressources énergétiques et plastiques		294
Contrôle de la morphogenèse		294
Les champs morphogénétiques		295
Les signaux initiateurs de la morphogenèse		295
Facteurs de croissance		295
Glycoprotéines de la matrice extracellulaire		296
Hormones		296
Les gènes et leurs produits d'expression		297
Les proto-oncogènes		297
Les gènes homéotiques		297
Facteurs impliqués dans la morphogenèse sexuelle précoce		298
Relativité de la notion de polarité corporelle		298
Morphogenèse et colonisation des biotopes		298
Bibliographie		301
INDEX DES MATIÈRES		305
INDEX TAXINOMIQUE		315
INDEX DES GÈNES ET DES PROTÉINES CODÉES		319

PAR une démarche qui se veut **synthétique**, cet ouvrage collectif aborde l'étude du développement animal depuis le niveau **moléculaire** et l'expression des gènes, jusqu'au plan de l'**organisme**, tributaire de son milieu de vie. Les étapes morphogénétiques sont envisagées tout au long du **cycle vital**, puisque les unes concernent l'embryon, et les autres, les phases post-embryonnaires. Le développement fascine par son **unité** : il est étonnant de constater que la grande diversité morphologique remarquée dans le monde animal pour chaque individu, qu'il s'agisse d'un jeune embryon qui gastrule, d'une larve en métamorphose ou d'un adulte qui achève son cycle vital, n'est que la résultante d'un petit nombre d'**événements cellulaires** universellement répandus chez les métazoaires. La réalité d'une unité est également suggérée par l'examen des **contrôles** qui président à ces événements et modèlent les organisations corporelles. Quel que soit le stade de développement, des signaux morphogènes (facteurs de croissance, hormones...) déclenchent des étapes métaboliques comparables et reprogramment les expressions de gènes, dont certains ont des séquences très conservées et interviennent selon une véritable combinatoire.

Cet ouvrage est destiné aux étudiants des premier et second cycles des universités, ainsi qu'aux élèves des classes préparatoires et des centres de préparation aux concours de l'enseignement secondaire (CAPES, agrégation).

Illustration de couverture : Expression du proto-oncogène *c-myc* dans la partie antérieure d'un embryon d'amphibien (*Xenopus laevis*) au stade *bourgeon caudal*. Les messagers *c-myc* de cette coupe sub-frontale sont hybridés avec une ribosonde marquée au soufre 35, puis visualisés au terme d'un protocole radioautographique. La fréquence des grains d'argent est transformée en un gradient de couleurs. Une forte expression du gène *c-myc*, illustrée par des plages bleutées, est remarquée à gauche, dans la placode cristallienne qui s'épaissit aux dépens de l'épiderme céphalique et, à droite, dans la cupule rétinienne issue du cerveau. X 200 (D'après un document de J. Hourdry, A. Brullert, M. Gusse, D. Schovaert, M.V. Taylor et M. Méchali, *Development*, 104, 1988, p. 631-641).



9 782729 848255

ISBN 2-7298-4825-8