

# BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

• G I L B E R T •

Traduction de la quatrième édition américaine  
par Renée Tencer et Elyane Baltus  
avec la collaboration de Simone Verdin



De Boeck  Université

# BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

• Scott F. Gilbert •

Traduction de la quatrième édition américaine  
par Renée Tencer et Elyane Baltus  
avec la collaboration de Simone Verdin

BL 223

221 15 2/3



# TABLE DES MATIÈRES

## PREMIÈRE PARTIE INTRODUCTION AU DÉVELOPPEMENT ANIMAL

### 1. Introduction au développement animal 3

- Caractères principaux du développement 4
- Notre héritage d'eucaryotes 6
- Le développement des eucaryotes unicellulaires 8
  - LE CONTRÔLE DE LA MORPHOGENÈSE D'*ACETABULARIA* 8
  - DIFFÉRENCIATION D'UN AMIBOFLAGÈLE *NAEGLERIA* 10
  - LES ORIGINES DE LA REPRODUCTION SEXUÉE 12
- Les eucaryotes coloniaux :
  - L'évolution de la différenciation 16
  - LES VOLVOCALES 16
- DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :*
  - Sexualité et individualité chez Volvox* 18
  - DIFFÉRENCIATION ET MORPHOGENÈSE CHEZ *DICTYOSTELIUM* 21
- DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :*
  - Indices fournis par l'utilisation d'anticorps* 25
- DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :*
  - Comment le grex sait où est son extrémité antérieure* 27
- Modes de développement des Métazoaires 28
  - LES PORIFÈRES 28
  - PROTOSTOMES ET DEUTÉROSTOMES 30

### 2. Gènes et développement Introduction et techniques 34

- Les origines embryologiques de la théorie des gènes 34
  - LE NOYAU OU LE CYTOPLASME : LEQUEL DES DEUX CONTRÔLE L'HÉRÉDITÉ ? 34
  - LE CHROMOSOME X, UN PONT ENTRE GÈNES ET DÉVELOPPEMENT 36
- La scission entre embryologie et génétique 37
- Premières tentatives vers une génétique du développement 38
- Démonstration de l'équivalence génomique 39
  - MÉTAPLASIE 39
  - LE CLONAGE DES AMPHIBIENS : LA RESTRICTION DES POTENTIALITÉS NUCLÉAIRES 41
  - LE CLONAGE DES AMPHIBIENS : LA PLURIPOTENTIALITÉ DES NOYAUX SOMATIQUES 42
- DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :*
  - Le clonage des mammifères - amusement et avantages* 44
- La bactérie *Escherichia coli* et les éléphants : le modèle de l'opéron 46
- Synthèse différentielle de l'ARN 48
- Hybridation des acides nucléiques 53
- Clonage à partir d'ADN génomique 54
- Hybridation de l'ADN. Au sein d'une espèce et entre espèces différentes 57
- Séquençage de l'ADN 58
- Analyse de l'ARNm à l'aide de banques d'ADNc 61
- Techniques de localisation des ARN 63
  - HYBRIDATION IN SITU 63
  - LES TRANSFERTS NORTHERN 63
- Recherche de messagers rares par la réaction de polymérase en chaîne 64
- Etude de la fonction d'un gène :
  - Cellules et organismes transgéniques 67
  - PROCÉDÉS POUR L'INSERTION D'UN ADN NOUVEAU DANS UNE CELLULE 67
  - SOURIS CHIMÈRES 68
  - EXPÉRIENCES D'INACTIVATION DE GÈNES CHILÈS 69
- Etude de la fonction d'un messager :
  - l'ARN antisens 70
- Etude de vieux problèmes à l'aide de nouvelles méthodes 71
- Conclusion et mise en garde 74

### 3. Les bases cellulaires de la morphogénèse

<b>Affinité cellulaire différentielle</b>	77
Affinité différentielle des cellules	79
MODÈLE THERMODYNAMIQUE DES INTERACTIONS CELLULAIRES	83
DONNÉES IN VIVO EN FAVEUR DU MODÈLE THERMODYNAMIQUE	85
Les bases moléculaires de l'adhérence entre cellules	86
LES CLASSES DE MOLÉCULES D'ADHÉRENCE	86
<i>DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :</i>	
<i>Anticorps monoclonaux et génétique inversée</i>	88
Les molécules d'adhérence cellulaire	91
L'IDENTIFICATION DE MOLÉCULES D'ADHÉRENCE CELLULAIRE ET L'ÉTUDE DE LEUR RÔLE DANS LE DÉVELOPPEMENT	91
LES CADHÉRINES	91
<i>DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :</i>	
<i>Régulateurs moléculaires du développement :</i>	
<i>Les cadhérines</i>	94

LES CAMs DE LA SUPERFAMILLE DES IMMUNOGLOBULINES	95
LES JONCTIONS GAP (OU NEXUS) ET LEURS PROTÉINES	100
Les bases moléculaires de la spécificité de migration	101
CHÉMOTACTISME	101
HAPTOTACTISME	102
GALVANOTACTISME	103
EFFETS DU CONTACT SUR L'ORIENTATION ET L'INHIBITION DU MOUVEMENT	103
AFFINITÉ DIFFÉRENTIELLE AVEC LE SUBSTRAT	105
Les bases moléculaires de l'affinité différentielle avec le substrat	105
LA MATRICE EXTRACELLULAIRE	105
LES INTÉGRINES : RÉCEPTEURS CELLULAIRES DE MOLÉCULES DE LA MATRICE EXTRACELLULAIRE	110
RÉCEPTEURS CELLULAIRES DES MOLÉCULES DE LA MATRICE EXTRACELLULAIRE : LES GLYCOSYLTRANSFÉRASES	111
ADHÉRENCE DIFFÉRENTIELLE RÉSULTANT DE SYSTÈMES D'ADHÉRENCE MULTIPLE	112

## DEUXIÈME PARTIE MODES DE DÉVELOPPEMENT

### 4. La Fécondation

<b>La naissance d'un organisme nouveau</b>	121
La structure des gamètes	121
LE SPERMATOZOÏDE	121
L'ŒUF	125
La reconnaissance entre l'œuf et le spermatozoïde :	
Action à distance	128
L'ATTRACTION DU SPERMATOZOÏDE	128
L'ACTIVATION DU SPERMATOZOÏDE :	
LA RÉACTION ACROSOMIALE	128
Reconnaissance entre œuf et spermatozoïde :	
le contact des gamètes	131
RECONNAISSANCE SPÉCIFIQUE CHEZ LES OURSINS	131
<i>DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :</i>	
<i>Action à distance entre les gamètes de mammifères</i>	134
FIXATION ET RECONNAISSANCE DES GAMÈTES CHEZ LES MAMMIFÈRES	135
Fusion des gamètes et entrave à la polyspermie	138
FUSION DES MEMBRANES PLASMIQUES DE L'ŒUF ET DU SPERMATOZOÏDE	138
ENTRAVE À LA POLYSPERMIE	140
Fusion du matériel génétique	146
<i>DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :</i>	
<i>La non-équivalence des pronucléi de mammifères</i>	148

Activation du métabolisme de l'œuf	149
LES RÉPONSES IMMÉDIATES	150
LES RÉPONSES TARDIVES	151
<i>DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :</i>	
<i>Régulateurs moléculaires du développement :</i>	
<i>les protéines G et les phosphoinositides</i>	153
RÉARRANGEMENT DU CYTOPLASME DE L'ŒUF	155
PRÉPARATION À LA SEGMENTATION	158

### 5. La Segmentation

<b>Formation d'un ensemble multicellulaire</b>	164
MODES DE SEGMENTATION EMBRYONNAIRE	165
La segmentation holoblastique radiaire	166
LE CUCURBITACÉ DE MER, SYNAPTA	166
LES OURSINS	167
LES AMPHIBIENS	170
Segmentation spirale holoblastique	172
<i>DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :</i>	
<i>Adaptation par modification de la segmentation   embryonnaire</i>	175
Segmentation holoblastique bilatérale	176
La segmentation holoblastique rotationnelle	177
LA COMPACTION	178

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*La surface cellulaire et le mécanisme de la compaction* 180

FORMATION DE L'AMAS EMBRYOGENE 181

EVASION DE LA ZONE PELLUCIDE 183

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Jumeaux et cellules souches embryonnaires* 184

Segmentation méroblastique 185

SEGMENTATION DISCOÏDALE 185

SEGMENTATION SUPERFICIELLE 187

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Exceptions, généralisations et segmentation d'une guêpe parasite* 190

**LES MÉCANISMES DE LA SEGMENTATION** 191

Le cycle cellulaire de la segmentation et ses contrôles 191

FACTEUR DE MATURATION 192

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Molécules de contrôle du développement :*

*le MPF et ses facteurs de contrôle* 192

Interventions du cytosquelette dans la mitose 195

LA FORMATION DE NOUVELLES MEMBRANES

PLASMIQUES 197

Résumé 198

**6. La gastrulation**

**La réorganisation des cellules embryonnaires** 202

La gastrulation dans l'oursin 203

INGRESSION DU MÉSENCHYME PRIMAIRE 204

ENVAGINATION DE L'ARCHENTÉRON : PREMIER STADE 208

FORMATION DE L'ARCHENTÉRON : DEUXIÈME ET

TROISIÈME ÉTAPES 209

La gastrulation chez les amphibiens 211

MOUVEMENTS CELLULAIRES PENDANT LA GASTRULATION

DES AMPHIBIENS 211

LA POSITION DU BLASTOPORE 214

MOUVEMENTS CELLULAIRES ET ÉDIFICATION DE

L'ARCHENTÉRON 216

MIGRATION DU MÉSODERME EN INVOLUTION 219

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET SPECULATIONS :**

*Régulateurs moléculaires du développement :*

*La fibronectine et les chemins de migration du mésoderme* 220

EPIBOLIE DE L'ECTODERME 222

La gastrulation des oiseaux 223

VUE D'ENSEMBLE 223

MÉCANISMES DE LA GASTRULATION DES OISEAUX 228

La gastrulation chez les mammifères 234

ADAPTATIONS AU DÉVELOPPEMENT DANS UN AUTRE

ORGANISME 234

FORMATION DES MEMBRANES EXTRAEMBRYONNAIRES 237

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Gènes et gastrulation des mammifères* 240

**7. Le développement des vertébrés : la neurulation et l'ectoderme** 244

La neurulation : une vue d'ensemble 245

Les processus de la neurulation 248

LA PLAQUE NEURALE 249

FERMETURE DU TUBE NEURAL 250

Différenciation du tube neural 252

FORMATION DES RÉGIONS DU CERVEAU 253

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Régulateurs moléculaires du développement :*

*les protéines pax* 255

ARCHITECTURE TISSULAIRE DU SYSTÈME NERVEUX

CENTRAL 256

L'ORGANISATION DU CERVELLET 258

L'ORGANISATION DU CERVEAU 262

Les types neuronaux 264

LE DÉVELOPPEMENT DE L'ŒIL DES VERTÉBRÉS 267

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Pourquoi les bébés ne voient pas bien* 270

La crête neurale et ses dérivés 272

La crête neurale troncale 273

VOIES DE MIGRATION DES CELLULES DE LA CRÊTE NEURALE

TRONCALE 273

LA MATRICE EXTRACELLULAIRE ET LA MIGRATION DES

CELLULES DE LA CRÊTE TRONCALE 277

**DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Des souris tachetées et les facteurs de croissance* 279

LE POTENTIEL DE DÉVELOPPEMENT DES CELLULES DE LA

CRÊTE TRONCALE 280

La crête neurale céphalique 283

LES VOIES DE MIGRATION DES CELLULES DE LA CRÊTE

NEURALE CÉPHALIQUE 283

POTENTIALITÉS DE DÉVELOPPEMENT DES CELLULES DE LA

CRÊTE NEURALE CÉPHALIQUE 285

La crête neurale cardiaque 286

L'épiderme et l'origine des structures cutanées 286

L'ORIGINE DES CELLULES ÉPIDERMIOUES 286

APPENDICES CUTANÉS 288

Résumé 289

## TROISIÈME PARTIE

# LES MÉCANISMES DE LA DIFFÉRENCIATION CELLULAIRE

- 10. Le contrôle transcriptionnel de l'expression des gènes : les facteurs de transcription et l'activation de promoteurs spécifiques** 371
- Exons et introns 371
  - Promoteurs et amplificateurs 375
    - LA STRUCTURE DU PROMOTEUR 376
    - LA FONCTION DU PROMOTEUR 377
  - DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Contrôles moléculaires du développement : la polymérase de l'ARN et les facteurs de régulation, qui agissent en trans, dans la région du promoteur* 379
  - La structure et la fonction de l'amplificateur 382
    - LES AMPLIFICATEURS CONTRÔLENT LES PROGRAMMES DE TRANSCRIPTION DANS LE TEMPS ET DANS L'ESPACE 383
  - Les facteurs de transcription : les régulateurs des promoteurs et des amplificateurs qui agissent en *trans* 384
    - LES PROTÉINES À HOMÉO-DOMAINES 384
    - LES FACTEURS DE TRANSCRIPTION JOU 385
  - DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Contrôle de la transcription des gènes des chaînes légères d'immunoglobulines* 389
    - LES FACTEURS DE TRANSCRIPTION À DOMAINE BASIQUE-HÉLICE-BOUCLE-HÉLICE 395
  - DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Le contrôle de la commutation entre la prolifération et la différenciation des cellules musculaires* 396
    - FACTEURS DE TRANSCRIPTION À DOMAINE BASIQUE ET À FERMETURE À GLISSIÈRE DE LEUCINE 397
  - DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Amplificateurs et cancers* 398
    - FACTEURS DE TRANSCRIPTION À DOIGTS DE ZINC 399
    - LES RÉCEPTEURS NUCLÉAIRES D'HORMONES ET LES ÉLÉMENTS DE RÉPONSE AUX HORMONES 400
    - CONTRÔLE POSITIF ET CONTRÔLE NÉGATIF PAR DES INTERACTIONS ENTRE DES FACTEURS DE TRANSCRIPTION 403
  - Contrôle de l'activité des facteurs de transcription 405
    - CONTRÔLE DE LA TRANSCRIPTION 405
    - MODIFICATIONS DES PROTÉINES ET ÉPISSAGE DE L'ARN 405
- 11. Contrôle transcriptionnel de l'expression des gènes : l'activation de la chromatine** 411
- Activation de la chromatine réprimée 412
    - ACCESSIBILITÉ DES FACTEURS DE RÉGULATION AGISSANT EN *TRANS* 412
    - SITES HYPERSENSIBLES À LA DNASE 415
    - RÉGIONS DE CONTRÔLE D'UN LOCUS ET TRANSCRIPTION DU GÈNE DE LA GLOBINE 417
  - DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Commutation dans les gènes de globine* 419
  - Méthylation de l'ADN et activité des gènes 423
    - CORRÉLATIONS ENTRE LA MÉTHYLATION DU PROMOTEUR ET L'INACTIVITÉ DU GÈNE 423
    - LA MÉTHYLATION ET LE MAINTIEN DES SCHÉMAS DE TRANSCRIPTION 424
  - DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Méthylation et empreinte du gène* 425
  - Ajustement par dosage de l'activité du chromosome X des mammifères 427
  - DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Le mécanisme d'inactivation du chromosome X* 430
  - Association de l'ADN actif à la matrice nucléaire 431
    - ASSOCIATION DE LA CHROMATINE ACTIVE À UNE MATRICE NUCLÉAIRE 431
    - TOPOISOMÉRASES ET TRANSCRIPTION DES GÈNES 433

## 12. Contrôle du développement par la maturation de l'ARN 438

- L'ARN nucléaire hétérogène 438
- Complexité des séquences des ARN nucléaires et messagers 439
- Contrôle des premiers stades du développement par la maturation de l'ARNhn 440
- DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Régulateurs moléculaires du développement :
    - les particules d'épissage 445
  - Maturation différentielle de l'ARN : formation de protéines différentes à partir du même gène 448
  - UN GÈNE, PLUSIEURS PROTÉINES APPARENTÉES 448
  - DIFFÉRENTS REMANIEMENTS DE L'ARN ET DÉTERMINATION DU SEXE DE LA DROSOPHILE 450
- Détermination de l'extrémité 3' de l'ARN 452
  - FACTEURS AGISSANT EN TRANS 453
  - FORMATION D'EXTRÉMITÉS 3' DIFFÉRENTES :
    - MATURATION DU PRÉCURSEUR DU MESSAGER DES IMMUNOGLOBULINES 454
- Transport du messenger hors du noyau 455
- Résumé 457

## 13. Contrôle des processus du développement au niveau de la traduction 461

- Les mécanismes de la traduction eucaryote 461
- La longévité de l'ARNm contrôle la synthèse des protéines 463
  - LA DÉGRADATION SÉLECTIVE DES ARNm 464
- Contrôle de la traduction des messagers d'ovocyte 466
  - CONTRÔLE MATERNEL DES PREMIERS STADES DU DÉVELOPPEMENT 466
  - ARN MESSAGERS MIS EN RÉSERVE 468
  - CARACTÉRISATION DES ARN MESSAGERS MIS EN RÉSERVE DANS L'OVOCYTE 469
- Mécanismes intervenant dans le contrôle de la traduction des messagers de l'ovocyte 472
  - L'HYPOTHÈSE DU MESSAGER MASQUÉ 472
  - L'HYPOTHÈSE DE LA QUEUE DE POLY-A 473
- DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Régulateurs moléculaires du développement :
    - la région 3' non traduite 476
    - HYPOTHÈSE DE LA TRADUCTION EFFICACE 477
    - AUTRES SYSTÈMES D'ACTIVATION : LES MESSAGERS SANS COIFFE ET LES MESSAGERS SEQUESTRÉS 477
- DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES**
  - L'activation du génome embryonnaire 478
- Coordination de la synthèse des protéines, contrôlée au niveau de la traduction : formation de l'hémoglobine 481
- L'usage répandu du contrôle de la traduction 485
  - RECTIFICATION DE L'ARN 485
- Épilogue : contrôle post-traductionnel 487

## QUATRIÈME PARTIE SPÉCIFICATION DE LA DESTINÉE DES CELLULES ET DES AXES EMBRYONNAIRES

### 14. Autonomie de la spécification des cellules par des déterminants cytoplasmiques 493

- Détermination des cellules et différenciation 493
- Préformation et épigenèse 495
  - LES TÉRATOLOGISTES FRANÇAIS 497
- Spécification autonome dans les embryons de tuniciers 499
  - LA NATURE DES DÉTERMINANTS MORPHOGÉNÉTIQUES DU TUNICIER 503
- DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - Localisation intracellulaire et mouvements des déterminants morphogénétiques 504
  - Localisation cytoplasmique dans les embryons de mollusques 505
    - LE LOBE POLAIRE 505
  - Spécification cellulaire chez le nématode *Caenorhabditis elegans* 510

- Contrôle maternel de l'identité des blastomères :
  - le contrôle génétique des cellules-précurseurs du pharynx du *C. elegans* 513
  - RÉGULATION CHEZ *C. ELEGANS* 515
- DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :**
  - «Être ou ne pas être : c'est le phénotype» 518
  - Localisation cytoplasmique des déterminants des cellules germinales 518
    - DÉTERMINATION DES CELLULES GERMINALES CHEZ LES NÉMATODES 519
    - DÉTERMINATION DES CELLULES GERMINALES CHEZ LES INSECTES 520
    - COMPOSANTS DU PLASME POLAIRE DE LA DROSOPHILE 523
    - DÉTERMINATION DES CELLULES GERMINALES CHEZ LES AMPHIBIENS 526
- Résumé 528

## 15. La génétique de la spécification des axes chez la drosophile 531

Un résumé du développement de la drosophile 531

LES ORIGINES DE LA POLARITÉ ANTÉRO-POSTÉRIEURE 533

Vue d'ensemble 533

Les gènes à effet maternel 535

DONNÉES DE L'EMBRYOLOGIE INDIQUANT QUE LE CYTOPLASME DE L'OVOCYTE CONTRÔLE LA POLARITÉ 535

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Modèles du gradient permettant d'expliquer l'information positionnelle* 535

LE CENTRE ORGANISATEUR ANTÉRIEUR : LE GRADIENT DE LA PROTÉINE BICOID 537

LE CENTRE ORGANISATEUR POSTÉRIEUR : ACTIVATION ET TRANSPORT DU PRODUIT NANOS 542

LE GROUPE DES GÈNES TERMINAUX 543

Les gènes de segmentation 544

LES GÈNES GAP 546

LES GÈNES PAIR-RULE 548

LES GÈNES DE POLARITÉ SEGMENTAIRE 550

Les gènes homéotiques sélecteurs 552

LES PATTERNS D'EXPRESSION DES GÈNES HOMÉOTIQUES 552

AMORÇE DES PATTERNS D'EXPRESSION DES GÈNES HOMÉOTIQUES 555

MAINTIEN DU PATTERN D'EXPRESSION DES GÈNES HOMÉOTIQUES 556

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Contrôle moléculaire du développement : les protéines à homéodomaine* 557

LES ÉLÉMENTS DE CONTRÔLE EN CIS ET LE COMPLEXE BITHORAX 559

**L'ÉTABLISSEMENT DE LA POLARITÉ DORSO-VENTRALE CHEZ LA DROSOPHILE** 562

La protéine dorsal : le morphogène de la polarité dorso-ventrale 562

TRANSLOCATION DE LA PROTÉINE DORSAL 562

Production d'un signal asymétrique pour la translocation de la protéine dorsal 563

SIGNAL DU NOYAU OVOCYTAIRE AUX CELLULES FOLLICULAIRES 563

SIGNAL TRANSMIS PAR LES CELLULES FOLLICULAIRES AU CYTOPLASME DE L'OVOCYTE 565

Séparation des protéines dorsal et cactus 566

LES AXES ET LES ÉBAUCHES DES ORGANES 568

Le modèle des coordonnées cartésiennes 568

Spécification homologue 569

Résumé 569

## 16. Spécification de la destinée cellulaire par des interactions cellulaires progressives 575

Développement à régulation 575

AUGUST WEISMANN : LA THÉORIE DU PLASME GERMINAL 575

WILHELM ROUX : LE DÉVELOPPEMENT MOSAÏQUE 577

La régulation chez les embryons d'oursins 577

HANS DRIESCH : LE DÉVELOPPEMENT À RÉGULATION 577

SVEN HÖRSTADIUS : LA POTENTIALITÉ ET LES GRADIENTS DE L'OVOCYTE 580

ERIC DAVIDSON : LE FACTEUR DE TRANSCRIPTION ET LE MODÈLE DE L'INDUCTION DE LA DÉTERMINATION CELLULAIRE DE L'OURSIN 582

FORMATION D'UN ORGANISME HARMONIEUX : RESTRICTION DES POTENTIALITÉS DES CELLULES AVOISINANTES 584

Régulation au cours du développement des amphibiens 586

HANS SPEMANN : LA DÉTERMINATION PROGRESSIVE DES CELLULES EMBRYONNAIRES 586

HANS SPEMANN ET HILDE MANGOLD : L'INDUCTION EMBRYONNAIRE PRIMAIRE 589

Spécificité régionale de l'induction 592

LA DÉTERMINATION DE DIFFÉRENCES RÉGIONALES 592

LE MODÈLE DU DOUBLE GRADIENT 593

INTÉGRATION DU MODÈLE DU DOUBLE GRADIENT DE LA RÉGIONALISATION DANS UN MODÈLE D'INDUCTION NEURALE À DEUX ÉTAPES 594

Les mécanismes moléculaires de l'induction embryonnaire primaire 597

LA SPÉCIFICATION DE LA POLARITÉ DORSO-VENTRALE À LA FÉCONDATION 597

LOCALISATION DES DÉTERMINANTS DORSO-ANTÉRIEURS DANS LES CELLULES VÉGÉTATIVES PENDANT LA SEGMENTATION 598

INDUCTION DE LA SPÉCIFICITÉ MÉSODERMIQUE PAR L'ENDODERME 599

LES CELLULES VÉGÉTATIVES INDUISENT L'EXPRESSION DE GÈNES MÉSODERMIQUES 601

FACTEURS DE CROISSANCE PEPTIDIQUES INDUCTEURS DU MÉSODERME DORSAL : LES MOLÉCULES DU CENTRE DE NIEUWKOOP 603

FACTEURS DE CROISSANCE PEPTIDIQUES INDUCTEURS DU MÉSODERME VENTROLATÉRAL 605

LA NATURE MOLÉCULAIRE DE L'ORGANISATEUR I : LE PRODUIT DU GÈNE GOOSECOID, COMPOSANT DE L'ORGANISATEUR DE SPEMANN QUI CONTRÔLE L'INVOLUTION DU MÉSODERME 606

LA NATURE MOLÉCULAIRE DE L'ORGANISATEUR II : MOLÉCULES SOLUBLES CANDIDATES POSSIBLES PROVENANT DE LA LÈVRE BLASTOPORALE DORSALE ET DU CHORDO-MÉSODERME 608

LA NATURE MOLÉCULAIRE DE L'ORGANISATEUR III : L'INTERVENTION D'UNE PROTÉINE KINASE 610

- LA NATURE MOLÉCULAIRE DE L'ORGANISATEUR IV : DIFFÉRENCES AUTONOMES ENTRE L'ECTODERME DORSAL ET VENTRAL 611
- LA NATURE MOLÉCULAIRE DE L'ORGANISATEUR V : LES FACTEURS DE LA LÈVRE DORSALE TRANSMIS AU TRAVERS DE L'ECTODERME 611
- LA NATURE MOLÉCULAIRE DE L'ORGANISATEUR VI : DES SIGNAUX VERTICAUX PROVENANT DU CHORDOMÉSODERME 613
- La base moléculaire de la spécificité régionale :  
l'acide rétinolique 614
- L'ACIDE RÉTINOÏQUE : UN MORPHOGENE POSTÉRIEUR HYPOTHÉTIQUE 614
- Compétence et induction «secondaire» 615
- Résumé 618

### 17. Edification de l'embryon de mammifère L'établissement des axes et les mécanismes de la tératogénèse 623

- L'ÉTABLISSEMENT DES AXES DES MAMMIFÈRES 623
- La formation de l'axe des mammifères : l'hypothèse du code *Hox* 624
- L'ÉTABLISSEMENT DES AXES ANTÉRO-POSTÉRIEUR ET GAUCHE-DROIT 624

HOMOLOGIE ENTRE LES COMPLEXES DES GÈNES HOMÉOTIQUES DE LA DROSOPHILE ET LES COMPLEXES DES MAMMIFÈRES 624

EXPRESSION DES GÈNES *HOX* DANS LE SYSTÈME NERVEUX DES VERTÉBRÉS ET DANS SES DÉRIVÉS 626

ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU CODE *HOX* : CIBLAGE DE GÈNES 627

TRANSFORMATIONS PARTIELLES DE SEGMENTS PAR INACTIVATION DE GÈNES *Hox* EXPRIMÉS DANS LE TRONC 629

ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU CODE *Hox* : LA TÉRATOGENÈSE DUE À L'ACIDE RÉTINOÏQUE 630

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**  
*Les animaux : variations sur le même thème du développement* 632

Les axes dorso-ventral et gauche-droit chez les mammifères 632

TERATOLOGIE 633

Malformations et perturbations 633

Types d'agents tératogènes 634

LES MÉDICAMENTS ET LES SUBSTANCES DE L'ENVIRONNEMENT 635

L'ACIDE RÉTINOÏQUE COMME TÉRATOGENE 635

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES**

*Le pouvoir tératogène de l'acide rétinolique* 636

LA THALIDOMIDE COMME TÉRATOGENE 638

L'ALCOOL COMME TÉRATOGENE 639

D'autres agents tératogènes 641

Origines inconnues de malformations congénitales 641

## CINQUIÈME PARTIE INTERACTIONS CELLULAIRES AU COURS DE LA FORMATION DES ORGANES

### 18. Interactions tissulaires à courte distance Inductions secondaires 647

- Interactions instructives et permissives 647
- LA COMPÉTENCE 648
- Interactions entre épithélium et mésenchyme 649
- SPECIFICITÉ RÉGIONALE DE L'INDUCTION 650
- SPECIFICITÉ GÉNÉTIQUE DE L'INDUCTION 652
- Cascades dans l'induction embryonnaire :
- l'induction du cristallin 654
- L'INDUCTION DU CRISTALLIN 654
- LA BASE CELLULAIRE DE L'INDUCTION DU CRISTALLIN 655
- FORMATION DE LA CORNÉE 659
- La formation d'organes parenchymateux 660
- MORPHOGENÈSE DU REIN DE MAMMIFÈRE 660
- LES MÉCANISMES DE L'ORGANOGENÈSE DU REIN 663
- DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**  
*Coordination de la différenciation et de la morphogénèse* 667
- La relation de proximité dans les inductions entre épithélium et mésenchyme 668

Les mécanismes de la ramification dans la formation des organes parenchymateux 670

LA MATRICE EXTRACELLULAIRE : ÉLÉMENT IMPORTANT DANS LA RAMIFICATION 671

FACTEURS PARACRINES AFFECTANT LES MODÈLES DE RAMIFICATION 673

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**  
*Induction des plasmocytes par les cellules T auxiliaires* 675

Induction au niveau d'une seule cellule 677

SEVENLESS ET BRIDE OF SEVENLESS 677

INDUCTION DE LA VULVE CHEZ *CAENORHABDITIS ELEGANS* 679

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES**  
*Le rôle des interactions cellulaires dans la détermination de l'identité de cellules équivalentes* 679

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**  
*Régulateurs moléculaires du développement : la voie *ras** 682

## Le développement du membre du tétrapode 690

Formation du pattern dans le membre 690

Formation du bourgeon du membre 691

LE CHAMP DU MEMBRE 691

LE DÉVELOPPEMENT DU JEUNE BOURGEON DU MEMBRE :

INTERACTIONS AVEC LE MÉSONÉPHROS 692

Induction dans le bourgeon du membre du poulet :

interactions entre le mésenchyme et la crête

ectodermique apicale 693

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**

La régénération des membres de salamandre 696

Développement de l'axe proximo-distal

du membre 697

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**

Spécification du squelette du membre par des processus

de réaction-diffusion 700

Spécification de l'axe antéro-postérieur

du membre 702

LA ZONE D'ACTIVITÉ POLARISANTE 702

LE MÉDIATEUR DE L'ACTIVITÉ DE LA ZPA 703

Le rôle des gènes homéotiques dans le développement des

membres 707

DÉTERMINATION DU CHAMP DU MEMBRE PAR LES GÈNES

HOMÉOTIQUES 708

*MSX-1* ET *MSX-2* SONT DES INTERMÉDIAIRES DANS LES INTERACTIONS

QUI ONT LIEU DANS LA ZONE DE PROGRESSION 709

DÉTERMINATION PAR LES GÈNES HOMÉOTIQUES DE L'AXE

ANTÉRO-POSTÉRIEUR ET DE L'IDENTITÉ DES

DOIGTS 709

LA POLARITÉ DORSO-VENTRALE 711

LA MORT CELLULAIRE ET LES GÈNES HOMÉOTIQUES 712

## 20. Interactions cellulaires à distance

### Les hormones, des médiateurs du développement 716

La métamorphose : la réorientation du développement par

des hormones 716

La métamorphose des amphibiens 717

CONTRÔLE HORMONAL DE LA MÉTAMORPHOSE DES

AMPHIBIENS 718

RÉPONSES MOLÉCULAIRES AUX HORMONES THYROÏDIENNES

DURANT LA MÉTAMORPHOSE 724

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**

*Hétérochronie* 726

Métamorphose chez les Insectes 729

INVERSION ET DIFFÉRENCIATION DES DISQUES

IMAGINAUX 729

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**

La détermination des disques imaginaux de la patte et de

l'aile 733

LE RÉMODELAGE DU SYSTÈME NERVEUX 735

CONTRÔLE HORMONAL DE LA MÉTAMORPHOSE

DES INSECTES 735

LA BIOLOGIE MOLÉCULAIRE DE L'ACTIVITÉ DE

L'HYDROXYECDYSONE 738

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**

Le contrôle de l'environnement sur la forme de la larve et

sur ses fonctions 742

Interactions hormonales multiples lors du développement

de la glande mammaire 744

LE STADE EMBRYONNAIRE 744

L'ADOLESCENCE 747

GROSSESSE ET LACTATION 748

## 21. La détermination du sexe 754

La détermination du sexe chez les mammifères 755

DÉTERMINATION PRIMAIRE DU SEXE 755

DÉTERMINATION SECONDAIRE DU SEXE 756

LE DÉVELOPPEMENT DES GONADES 757

La détermination primaire du sexe des mammifères :

gènes du chromosome Y dans la détermination des

testicules 760

Détermination primaire du sexe des mammifères : gènes

autosomes dans la détermination des testicules 764

Détermination secondaire du sexe chez

les mammifères 765

RÉGULATION HORMONALE DU PHÉNOTYPE SEXUEL 765

LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL 768

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES :**

Le développement des comportements sexuels 770

La détermination chromosomique du sexe chez la

*Drosophila* 772

LA VOIE DU DÉVELOPPEMENT SEXUEL 772

LE GÈNE *SEX-LETHAL*, DIVOY DE LA DÉTERMINATION DU

SEXE 774

LES GÈNES *TRANSFORMER* 776

*DOUBLESEX* : LE GÈNE DE COMMUTATION DE LA DÉTERMINA-

TION DU SEXE 777

LES GÈNES CIBLES POUR LA CASCADE DE LA DÉTERMINATION

DU SEXE 778

L'hermaphrodisme 778

L'HERMAPHRODISME CHEZ LE NÉMATODE

*C. ELEGANS* 778

L'HERMAPHRODISME CHEZ LES POISSONS 781

**DONNÉES COMPLÉMENTAIRES ET CONJECTURES**

*Pourquoi y a-t-il des mâles ?* 782

Détermination du sexe par l'environnement 782

LA DÉTERMINATION DU SEXE DÉPENDANT DE LA TEMPÉRA-

TURE CHEZ LES REPTILES 782

DÉTERMINATION DU SEXE DÉPENDANT DE LA LOCALISATION

CHEZ *BONELLIA VIRIDIS* ET *CREPIDULA FORNICATA* 783

<b>22. La saga de la lignée germinale</b>	788	<b>23. Mécanismes du développement donnant lieu à des modifications évolutives</b>	828
Migration des cellules germinales	788	«Unité de type» et «conditions d'existence»	828
MIGRATION DES CELLULES GERMINALES CHEZ LES AMPHIBIENS	788	LA SYNTHÈSE DE CHARLES DARWIN	828
MIGRATION DES CELLULES GERMINALES CHEZ LES MAMMIFÈRES	789	E. B. WILSON ET F. R. LILLIE	829
<b>DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES</b>		L'évolution au cours du développement précoce :	
<i>Les tératocarcinomes et les cellules souches embryonnaires</i>	791	<i>E pluribus unum</i>	830
MIGRATION DES CELLULES GERMINALES CHEZ LES OISEAUX ET LES REPTILES	792	L'ÉMERGENCE DES EMBRYONS	830
La méiose	794	FORMATION DES PHYLUMS : MODIFICATION DES VOIES DE DÉVELOPPEMENT	832
<b>DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES</b>		Les mécanismes de génétique du développement donnant lieu à une modification évolutive	835
<i>Décisions importantes : mitose ou méiose? spermatozoïde ou œuf?</i>	797	ISOLEMENT	835
La spermatogenèse	798	HOMÉOSE	836
LA SPERMIOGÈNESE	801	Développement et évolution au sein de <i>Baupläne</i> établis	838
EXPRESSION DES GÈNES DURANT LA FORMATION DES SPERMATOZOÏDES	801	CONTRAINTES DU DÉVELOPPEMENT	838
L'ovogenèse	803	<b>DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES</b>	
LA MÉIOSE OVOGÈNIQUE	803	<i>Ernst Haeckel et la «loi biogénétique»</i>	843
MATURATION DE L'OVOCYTE CHEZ LES AMPHIBIENS	804	LES INTERACTIONS INDUCTIVES ET LA FORMATION DE NOUVELLES STRUCTURES	843
ACHÈVEMENT DE LA MÉIOSE : PROGESTÉRONNE ET FÉCONDATION	808	CORRÉLATION DANS LA PROGRESSION	845
TRANSCRIPTION DES GÈNES DANS LES OVOCYTES	809	INDICES EN FAVEUR DE LA PROGRESSION CORRÉLÉE	847
<b>DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :</b>		HÉTÉROCHRONIE ET ALLOMÉTRIE	849
<i>La synthèse des ribosomes</i>	811	TRANSFERT DE COMPÉTENCE	851
OVOGÈNESE MEROÏSTIQUE CHEZ LES INSECTES	814	<b>DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :</b>	
OVOGÈNESE CHEZ LES MAMMIFÈRES	817	<i>Le transfert de compétence par le transfert de récepteurs</i>	854
<b>DONNEES COMPLEMENTAIRES ET CONJECTURES :</b>		Une nouvelle synthèse de l'évolution	855
<i>La reprise de la méiose dans les ovocytes de mammifères</i>	822	Index des auteurs	861
		Index des sujets	873

# BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

• GILBERT •

Comment le spermatozoïde et l'œuf interagissent-ils pour former un nouvel organisme? Comment une seule cellule donne-t-elle naissance à tous les types cellulaires d'un organisme adulte? Comment les neurones arrivent-ils à établir leurs connexions avec les autres neurones et les tissus périphériques? Comment se forment les organes?

Autant de questions qui montrent le rôle éminent de la **biologie du développement** car elle intègre toutes les facettes de la biologie et joue le rôle crucial d'établir une relation entre génotype et phénotype. On peut étudier ainsi le développement à partir de n'importe quel organisme et à n'importe quel niveau d'organisation, de la molécule à l'espèce.

La nouvelle édition de *Biologie du développement* a été profondément remaniée pour intégrer les acquis de la **révolution génétique**.

Elle comporte notamment trois chapitres d'introduction qui exposent les données de base sur l'analyse génétique et sur les membranes cellulaires. Les chapitres consacrés à la génétique du développement précèdent ceux qui examinent la spécification des axes de l'organisme et la détermination des premiers types cellulaires.

En outre, pour respecter les approches biologiques et moléculaires, certaines frontières séparant la biologie du développement et ses disciplines connexes, comme la biologie de l'évolution et la génétique, ont été abolies.

ISBN 2-8041-2263-8



9 782804 122638

GILBERT 8480