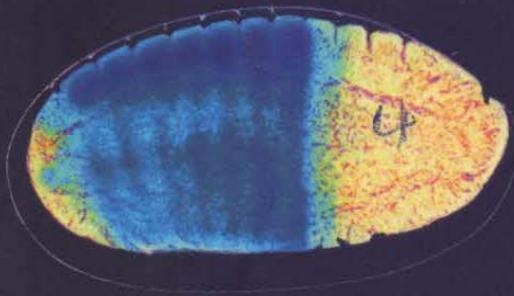


SCIENCES SUP



*Cours*

1<sup>er</sup> cycle/Licence • CAPES • Prépas

# BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

6<sup>e</sup> édition

*Albert Le Moigne  
Jean Foucrier*

DUNOD

# Table des matières

## AVANT-PROPOS

XVII

## Partie 1

### GAMÉTOGÈSE ET FÉCONDATION

#### CHAPITRE 1 • GÉNÉRALITÉS SUR LA GAMÉTOGÈSE – LA MÉIOSE

##### 1.1 Comparaison entre la spermatogenèse et l'ovogenèse

###### 1.1.1 Ressemblances

###### 1.1.2 Différences

##### 1.2 Déroulement de la méiose

###### 1.2.1 Synthèses d'ADN pendant le stade préleptotène

###### 1.2.2 Prophase de la première division de méiose

###### 1.2.3 Fin de la première division

###### 1.2.4 Seconde division de méiose

#### CHAPITRE 2 • SPERMATOGÈSE

##### 2.1 Structure d'un testicule de Mammifère

###### 2.1.1 Organisation générale

###### 2.1.2 Structure du tissu interstitiel

###### 2.1.3 Structure d'un tube séminifère

3

4

4

5

6

7

7

9

9

10

10

10

11

11

2.2	Les cellules germinales	14
2.2.1	Les spermatogonies	14
2.2.2	Les spermatocytes	15
2.2.3	Les spermatides	16
2.3	La spermiogenèse	16
2.3.1	Modifications morphologiques	16
2.3.2	Synthèses au cours de la spermiogenèse	18
2.4	Morphologie et biologie des spermatozoïdes mûrs	19
2.4.1	Morphologie	19
2.4.2	Biologie	21
2.4.3	Facteurs susceptibles d'affecter la spermatogenèse	24
2.4.4	Anomalies de la spermatogenèse	25
2.5	Les hormones sexuelles et le contrôle de la gamétogenèse	25
2.5.1	Caractères communs aux deux sexes	25
2.5.2	Contrôle hormonal de la spermatogenèse	27
<b>CHAPITRE 3 • OVOGENÈSE</b>		<b>30</b>
3.1	Développement des cellules reproductrices et du follicule ovarien	30
3.1.1	Ovogonies	30
3.1.2	Ovocytes	31
3.1.3	Développement des follicules ovariens	33
3.2	Hormones sexuelles et contrôle de l'ovogenèse	40
3.2.1	Activités hormonales pendant la croissance du follicule ovarien des Mammifères	40
3.2.2	Activités hormonales après l'ovulation	44
3.2.3	Préparation de la muqueuse utérine par les hormones stéroïdes sexuelles	45
3.3	Synthèses dans l'ovocyte pendant l'ovogenèse	46
3.3.1	Synthèses dans l'ovocyte d'Amphibiens	46
3.3.2	Synthèses dans l'ovocyte de Mammifères	57
3.3.3	Œufs d'Oursins	59
3.3.4	Œufs de Spiralia	59
3.4	Maturation de l'ovocyte	59
3.4.1	Manifestations morphologiques : achèvement de la première division de méiose et arrêt en métaphase de seconde division	59
3.4.2	Mécanisme de la maturation	60
3.4.3	Réactivation des synthèses à la maturation	62

3.5	L'ovogenèse chez la drosophile	62
3.5.1	Organisation de l'ovaire et des ovarioles	63
3.5.2	Les synthèses d'ARN	63
3.5.3	La vitellogenèse	64
3.5.4	L'établissement de la polarité de l'ovocyte et son contrôle par des gènes régulateurs	64
3.6	Résultat de l'ovogenèse : complexité de la cellule œuf	68
3.6.1	Structure de l'œuf	69
3.6.2	Existence des localisations cytoplasmiques particulières dans l'œuf	69
3.6.3	Effets maternels sur le développement	70
<b>CHAPITRE 4 • FÉCONDATION</b>		<b>73</b>
4.1	Rencontre de l'ovule et des spermatozoïdes	73
4.1.1	Mécanismes de rencontre chez l'oursin, un animal à fécondation externe	74
4.1.2	Mécanismes de rencontre chez un Mammifère, un animal à fécondation interne	74
4.2	Reconnaissance et adhérence des gamètes	75
4.2.1	Adhérence des gamètes chez un Invertébré	75
4.2.2	Adhérence des gamètes chez les Mammifères	76
4.2.3	Fusion des gamètes	79
4.3	Réactions membranaires de l'œuf	80
4.3.1	Modifications au niveau de la membrane ovocytaire et leurs conséquences	81
4.3.2	Formation de la membrane de fécondation : barrière à la polyspermie	84
4.4	Rétablissement de la diploïdie par fusion des pronuclei	87
4.4.1	Formation des pronuclei et du spermaster	87
4.4.2	Fusion des noyaux, ou amphimixie	88
4.4.3	Cas de polyspermie	88
4.5	Conséquences de la fécondation du point de vue structural et métabolique	89
4.5.1	Remaniements structuraux	89
4.5.2	Changements métaboliques	89
4.6	Parthénogenèse expérimentale, méthode d'étude de la fécondation	93
4.6.1	Parthénogenèse par action physico-chimique	93
4.6.2	Parthénogenèse traumatique	93
4.6.3	Interprétation de ces expériences	94

## Partie 2

## EMBRYOLOGIE DESCRIPTIVE

## CHAPITRE 5 • GÉNÉRALITÉS

5.1	Segmentation	99
5.2	Gastrulation	102
5.3	Organogenèse	103

## CHAPITRE 6 • DÉVELOPPEMENT DE L'OURSIN

6.1	Segmentation	104
6.2	Gastrulation	106

## CHAPITRE 7 • DÉVELOPPEMENT D'UN INSECTE

7.1	Segmentation et formation du blastoderme	107
7.2	Gastrulation et neurulation	109

## CHAPITRE 8 • DÉVELOPPEMENT DES AMPHIBIENS

8.1	Structure de l'œuf d'amphibien	113
8.1.1	Œuf vierge	113
8.1.2	Modifications des structures cytoplasmiques à la fécondation	114
8.1.3	Rétraction de l'œuf dans ses enveloppes : rotation d'orientation	115
8.1.4	Formation du croissant gris, acquisition du plan de symétrie de l'embryon : rotation de symétrisation	115
8.2	Segmentation	116
8.3	Gastrulation	117
8.3.1	Manifestations externes de la gastrulation	117
8.3.2	Analyse de la gastrulation par des techniques de marquage	118
8.3.3	Carte des territoires présomptifs	120
8.3.4	Interprétation des mouvements morphogénétiques lors de la gastrulation	121
8.4	Neurulation	123
8.5	Évolution des feuilletts après la neurulation	125
8.5.1	Ectoderme	125
8.5.2	Mésoderme	127
8.5.3	Endoderme	128
8.6	La métamérisation chez les Vertébrés	128

<b>CHAPITRE 9 • DÉVELOPPEMENT DES OISEAUX</b>	130
9.1 Structure de l'œuf d'oiseau	130
9.1.1 Organisation de l'œuf et de ses enveloppes	130
9.1.2 Acquisition de l'orientation de l'embryon	131
9.2 Segmentation	132
9.3 Gastrulation	132
9.3.1 Mise en place de l'hypoblaste	134
9.3.2 Formation de la ligne primitive	134
9.3.3 Mise en place de l'endoderme et du mésoderme	137
9.4 Neurulation	138
9.4.1 Mouvements généraux des feuilletts	138
9.4.2 Nœud de Hensen et ligne primitive	139
9.5 Annexes embryonnaires	141
9.5.1 Vésicule vitelline	141
9.5.2 Cavité amniotique	143
9.5.3 Allantoïde	144
9.5.4 Destinée des annexes après l'éclosion	145
<b>CHAPITRE 10 • DÉVELOPPEMENT DES MAMMIFÈRES</b>	146
10.1 Structure de l'œuf et de ses enveloppes	146
10.2 Segmentation	147
10.2.1 Morula et blastula primaire (ou blastocyste primaire)	147
10.2.2 Blastula secondaire (ou blastocyste secondaire)	148
10.3 Gastrulation	149
10.4 Neurulation	152
10.5 Développement de l'amnios et de la vésicule vitelline	153
10.6 Évolution des annexes embryonnaires et formation du placenta	154
10.7 Rapports entre les parties maternelles et embryonnaire du placenta	156
10.7.1 Placentas indécidué	157
10.7.2 Placentas décidué	157
10.7.3 Physiologie du placenta	157

<b>CHAPITRE 9 • DÉVELOPPEMENT DES OISEAUX</b>	130
9.1 Structure de l'œuf d'oiseau	130
9.1.1 Organisation de l'œuf et de ses enveloppes	130
9.1.2 Acquisition de l'orientation de l'embryon	131
9.2 Segmentation	132
9.3 Gastrulation	132
9.3.1 Mise en place de l'hypoblaste	134
9.3.2 Formation de la ligne primitive	134
9.3.3 Mise en place de l'endoderme et du mésoderme	137
9.4 Neurulation	138
9.4.1 Mouvements généraux des feuillettes	138
9.4.2 Nœud de Hensen et ligne primitive	139
9.5 Annexes embryonnaires	141
9.5.1 Vésicule vitelline	141
9.5.2 Cavité amniotique	143
9.5.3 Allantoïde	144
9.5.4 Destinée des annexes après l'éclosion	145
<b>CHAPITRE 10 • DÉVELOPPEMENT DES MAMMIFÈRES</b>	146
10.1 Structure de l'œuf et de ses enveloppes	146
10.2 Segmentation	147
10.2.1 Morula et blastula primaire (ou blastocyste primaire)	147
10.2.2 Blastula secondaire (ou blastocyste secondaire)	148
10.3 Gastrulation	149
10.4 Neurulation	152
10.5 Développement de l'amnios et de la vésicule vitelline	153
10.6 Évolution des annexes embryonnaires et formation du placenta	154
10.7 Rapports entre les parties maternelles et embryonnaire du placenta	156
10.7.1 Placentas indécidué	157
10.7.2 Placentas décidué	157
10.7.3 Physiologie du placenta	157

## Partie 3

## MÉCANISMES DE LA MORPHOGENÈSE

<b>CHAPITRE 11 • CONTRÔLE GÉNÉTIQUE DU DÉVELOPPEMENT</b>	163
11.1. Les facteurs de transcription et les protéines inductrices	164
11.1.1 Les facteurs de transcription	164
11.1.2 Les protéines inductrices	166
11.1.3 Quelques méthodes expérimentales utilisées pour identifier des molécules inductrices	171
11.2 Support génétique du développement précoce de l'embryon de drosophile	173
11.2.1 Les gènes de polarité	173
11.2.2 Organisation dorso-ventrale de l'embryon	174
11.2.3 Les gènes de segmentation	176
11.2.4 Les gènes sélecteurs homéotiques	180
11.2.5 Différenciation d'un tissu ou d'une ébauche génétiquement programmée	186
11.3 Les gènes régulateurs dans le développement des Vertébrés	186
11.3.1 Les gènes sélecteurs homéotiques dans la différenciation antéro-postérieure du corps	187
11.3.2 Expression de plusieurs gènes homéotiques dans la différenciation du rhombencéphale et des crêtes neurales	189
11.3.3 La modification du domaine d'expression d'un gène modifie l'identité de l'organe qui s'y différencie	192
11.3.4 Les gènes sélecteurs homéotiques dans la différenciation d'organes polarisés : les membres des Vertébrés	194
11.3.5 Quelques exemples du rôle des gènes homéotiques dans d'autres organogenèses	199
11.3.6 Autres gènes organisateurs régionaux des Vertébrés, apparentés aux gènes de la drosophile	199
 <b>CHAPITRE 12 • ANALYSE DE LA SEGMENTATION</b>	 203
12.1 Activité mitotique pendant la segmentation	204
12.2 Localisations embryonnaires résultant de la segmentation	205
12.2.1 Caractère général des localisations cytoplasmiques dans l'œuf	205
12.2.2 Œufs à développement en mosaïque	206
12.2.3 Œufs à régulation	210

12.3	Œufs à régulation et détermination des territoires	210
12.3.1	Oursins	210
12.3.2	Amphibiens	212
12.3.3	Oiseaux	215
12.3.4	Mammifères	215
12.4	Premières synthèses de protéines après la fécondation	218
12.4.1	Accroissement du taux de synthèses des protéines au début du développement	219
12.4.2	Premières synthèses de protéines, traduction des ARN-m maternels : cas des Oursins et des Amphibiens	219
12.4.3	Traduction des ARN-m maternels pendant la segmentation chez les embryons de Mammifères	221
12.4.4	Régulation de la traduction des ARN-m maternels pendant la segmentation chez les Amphibiens	222
12.5	Induction du mésoderme par l'endoderme chez les Amphibiens	223
12.5.1	Une aire mésodermique est progressivement déterminée dans la zone marginale	224
12.5.2	La détermination du mésoderme dorsal dans la jeune blastula résulte d'inductions provenant de l'endoderme dorso-végétatif	224
12.5.3	L'induction du mésoderme se déroule de façon progressive pendant la segmentation	225
12.5.4	Formation du centre de Nieuwkoop	226
12.5.5	Rôles du facteur de transcription VegT dans la détermination de l'endoderme et l'induction du mésoderme	228
12.5.6	La $\beta$ -caténine, facteur de transcription actif dans la dorsalisation de l'embryon	230
12.5.7	Mécanismes contrôlant la concentration de la $\beta$ -caténine dans l'aire dorsale. Rôle des protéines Wnt	231
12.5.8	Interventions de Vg1, de l'activine et de Nodal, en synergie avec siamois, dans l'induction du mésoderme dorsal	233
12.5.9	Synthèse des FGF inducteurs du mésoderme ventral et latéral par les blastomères végétatifs ventraux	236
12.6	Synthèses d'ARN nouveaux, expression du génome embryonnaire	238
12.6.1	La transcription des ARN chez les Amphibiens est activée au moment de la transition blastuléenne	238
12.6.2	Les synthèses d'ARN sont activées dès le début de la segmentation chez les Mammifères	239
<b>CHAPITRE 13 • MOUVEMENTS MORPHOGÉNÉTIQUES : LEUR DÉTERMINISME ET LEUR COORDINATION</b>		<b>242</b>
13.1	Modifications du cytosquelette	242
13.1.1	Pendant la formation du blastopore	242
13.1.2	Pendant la neurulation	244

13.1.3 Mécanismes intracellulaires qui déterminent les changements de forme	245
13.1.4 Synthèses spécifiques de protéines du cytosquelette sous l'action d'une induction	245
13.2 Cohésion cellulaire et molécules d'adhérence	246
13.2.1 Reconnaissance et adhérence sélective des cellules au cours de l'embryogenèse	246
13.2.2 Les molécules d'adhérence cellulaire	247
13.2.3 Rôle des molécules d'adhérence dans une morphogenèse	251
13.3 Communications intercellulaires et coordination des mouvements cellulaires	252
13.3.1 Description et fonctions des jonctions communicantes	253
13.3.2 Les jonctions communicantes au cours du développement	253
13.4 Migrations cellulaires et matrice extra-cellulaire	254
13.4.1 Les composants de la matrice extra-cellulaire essentiels pour la migration cellulaire	254
13.4.2 Les intégrines, récepteurs membranaires essentiels dans la relation des cellules avec la matrice extra-cellulaire	256
13.4.3 Des enzymes remanient constamment les relations entre la matrice et les cellules	257
13.4.4 Un réseau de fibronectine guide la migration des feuilletts pendant la gastrulation	258
13.4.5 Migration des cellules des crêtes neurales	260
<b>CHAPITRE 14 • LA MORT CELLULAIRE PROGRAMMÉE OU APOPTOSE</b>	263
14.1 Contrôle génétique et déroulement d'une mort cellulaire programmée par apoptose	264
14.1.1 L'apoptose est contrôlée génétiquement	264
14.1.2 Déclenchement de la mort cellulaire	265
14.2 Quelques exemples d'apoptose au cours du développement	266
14.2.1 Disparitions de structures transitoires au cours d'un développement direct	266
14.2.2 Apoptose et métamorphose	267
<b>CHAPITRE 15 • INDUCTIONS EMBRYONNAIRES PENDANT LA GASTRULATION ET LA MORPHOGENÈSE</b>	269
15.1 Le centre organisateur de Spemann et Mangold dans l'induction neurogène et mésoblastogène	270
15.1.1 Les expériences de Spemann et Mangold (1924)	270
15.1.2 Caractéristiques du centre organisateur de Spemann et Mangold	272
15.2 Transmission des informations pendant une induction	278
15.2.1 Rôle des protéines inductrices	278
15.2.2 Rôle des contacts entre tissu inducteur et tissu induit	278

15.2.3	La voie de transduction par contact cellulaire des signaux Notch-Delta	279
15.2.4	Rôle des jonctions communicantes dans la circulation des signaux d'induction	280
15.2.5	Rôle de la matrice extra-cellulaire	280
15.2.6	La transmission des signaux dans l'induction neurale	281
15.3	Expression des gènes régulateurs du développement pendant la gastrulation	283
15.3.1	Répartition des facteurs de transcription dans le mésoderme	283
15.3.2	Participation du gène <i>goosecoid</i> à l'établissement de la polarité céphalique et à l'organisation du mésoderme axial	284
15.3.3	Rôle de la protéine Wnt8 dans la différenciation du mésoderme ventral	286
15.3.4	Rôle du gène <i>Brachyury</i> dans la différenciation du mésoderme	286
15.4	Sécrétion des protéines inductrices de structures dorsales par le centre organisateur de Spemann et Mangold	287
15.4.1	Les protéines noggin, chordin et la follistatine	287
15.4.2	Les différenciations régionales au sein des grands axes dépendent d'autres inducteurs élaborés dans le centre organisateur de Spemann et Mangold	291
15.5	L'induction du système nerveux et de l'épiderme	293
15.5.1	Signaux neuralisants, céphaliques et postérieurs	294
15.5.2	Induction de l'épiderme et différenciation neurale par défaut	294
15.5.3	Détermination du territoire des crêtes neurales	296
15.5.4	Universalité des gènes impliqués dans les différenciations neurale et épidermique	296
15.6	Formation des somites chez les Vertébrés	296
15.6.1	Mécanismes de la somitogenèse : l'horloge de segmentation du mésoderme somitique et la voie Notch	297
15.6.2	Relations entre la gastrulation et le fonctionnement périodique de l'horloge	298
15.6.3	Découpage en somites du mésoderme para-axial suivant des limites déterminées par <i>Notch</i> et <i>Hairy1</i>	299
15.7	L'asymétrie droite-gauche chez les Vertébrés	300
15.8	Les inductions au cours de la différenciation de l'œil	303
15.8.1	Description sommaire de la morphogenèse de l'œil	303
15.8.2	Cette organogenèse est le résultat d'une série d'inductions	303
15.8.3	Un même gène contrôle le développement de l'œil chez toutes les espèces	307
15.9	Conséquences des inductions	309
15.9.1	Accroissement des synthèses d'ADN	310
15.9.2	Activation de nouvelles synthèses d'ARN et de protéines	310
15.9.3	Champs morphogénétiques. Disparition des capacités de régulation	310
15.9.4	L'organogenèse s'accompagne de synthèses de protéines organo-spécifiques	312

<b>CHAPITRE 16 • EXPRESSION DU GÉNOME EMBRYONNAIRE</b>	315
16.1 Évolution de la population d'ARN-m de l'ovocyte à la larve	316
16.1.1 ARN-m traduits chez l'embryon d'oursin	316
16.1.2 ARN-m traduits chez les Vertébrés	317
16.1.3 Interprétation	318
16.2 Synthèses d'ARN-m nouveaux et différenciation	318
16.2.1 Mise en évidence d'ARN-m nouveaux après la mi-blastula, chez le xénope	319
16.2.2 L'activation des gènes de la myogenèse : un exemple d'activation de gènes tardifs	320
16.3 Effets régulateurs du cytoplasme sur l'expression des gènes	323
16.3.1 Premières expériences de greffes nucléaires	323
16.3.2 Recyclage d'un noyau somatique greffé par un cytoplasme ovocytaire	324
16.3.3 Cytoplasme et activation des gènes chez l'embryon	324
16.3.4 Echange de protéines entre noyau et cytoplasme	325
16.3.5 Étude des potentialités des noyaux des cellules somatiques par la technique des greffes nucléaires chez les Amphibiens	326
16.4 Clonage par transplantations de noyau somatique dans l'ovocyte de Mammifère	327
16.5 Cellules souches embryonnaires	331
<b>CHAPITRE 17 • DIFFÉRENCIATION DES GONADES ET DIFFÉRENCIATION SEXUELLE. MÉDIATION HORMONALE, DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE</b>	333
17.1 Morphogenèse des gonades	333
17.1.1 Les crêtes génitales et le blastème gonadique, éléments somatiques de la gonade	334
17.1.2 Les cellules germinales primordiales	335
17.1.3 Migration des cellules germinales et colonisation des crêtes génitales	336
17.1.4 Formation de gonades indifférenciées	337
17.1.5 Différenciation des gonades	338
17.2 Différenciation des conduits génitaux	343
17.2.1 Différenciation des conduits urinaires	343
17.2.2 Différenciation des conduits génitaux femelles	344
17.2.3 Différenciation des conduits génitaux mâles	345
17.3 Relations entre sexe génétique et différenciation sexuelle	345
17.3.1 Détermination génétique du sexe	345
17.3.2 Formule chromosomique et différenciation des gonades	346
17.3.3 Localisation du gène de masculinisation chez les Mammifères	347
17.3.4 Rôle des cellules de Sertoli dans la différenciation du testicule	353
17.3.5 Différenciation de la gonade en ovaire	354

---

17.4	Premières mises en évidence du rôle d'hormones dans la différenciation sexuelle	356
17.5	Les hormones dans la différenciation sexuelle des Mammifères	357
17.5.1	Activité hormonale des gonades embryonnaires	357
17.5.2	Les récepteurs à la testostérone	358
17.5.3	Différenciation mâle	359
17.5.4	Différenciation femelle	359
17.5.5	Déterminisme de la différenciation des voies génitales	360
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>		363
<b>INDEX</b>		365