

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur
Et de la Recherche Scientifique
Université de Jijel



Faculté des sciences
Département de biologie moléculaire et cellulaire
Mémoire de fin d'études pour l'obtention du Diplôme
Des études universitaires appliquées (D.E.U.A)
Option : Analyse Biochimique et biologique

جامعة محمد الشاذلي بن يحيى
كلية علوم الطبيعة والحياة
المكتبة
رقم التجره : 1334

ABB.06108

Thème

Gènes du développement et morphogenèse chez la drosophile

Membre de jury :

- Encadreur : Mr OUMEDDOUR Abdelkader
- Examineur : Dr RECHRECHE Hocine



Présenté par :

- BENSEGUENIA Samia
- BOUKELSOUS Ismahane
- DJANHI Malika

Promotion : Juin 2008



Remerciements

Nous tenons d'abord à remercier notre dieu, de nous avoir donné la force et pour nous avoir ouvert les portes et la volonté pour réaliser ce modeste travail.

Nous remercions vivement tous les enseignants qui ont participé à notre formation, et particulièrement notre encadreur, Mr OUMEDDOUR ABDELKADER pour sa confiance et ces conseils judicieux et sa totale disponibilité.

Nos remerciements vont aux membres de jury pour nous avoir honorés en acceptant de juger notre travail.

Nous remercions tous les professeurs du département de biochimie et microbiologique.

Finalement nous aimerions remercier tout spécialement nos familles qui nous encouragé tout au long de nos études. Merci pour votre écouté, votre support, vos conseils et surtout, merci pour l'intérêt constant porté à tout ce que nous avons réalisé au long de ces années d'études.



Samia ismahane malika

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	01
CHAPITR01 : Le développement embryonnaire et larvaire chez la drosophile.	
1. La gamétogenèse.....	02
1.1 La spermatogenèse.....	03
1.2. L'ovogenèse.....	06
1.2.1 Structure de l'œuf.....	07
1.2.2 La vitellogenèse.....	08
1.3 Détermination de la lignée germinale.....	10
1.4 Détermination cytoplasmique.....	11
2. La fécondation.....	13
3. La segmentation.....	14
4. La gastrulation.....	16
5. Le développement larvaire et métamorphose.....	18
CHAPITRE 02 : Les gènes impliqués dans le développement chez la drosophile.	
1. gènes à effet maternel.....	21
2. Les gènes zygotiques de segmentations.....	25
2.1 Les gènes gap.....	25
2.2. Les gènes pair- rule.....	26
2.3. Les gènes de polarité segmentaires.....	27
3. Les gènes homéotiques	29
4. Les mutations.....	31
Conclusion.....	34

LISTE DE FIGURES

FIGURE (1) : les étapes de la spermatogénèses et l'ovogénèses chez la drosophile.....	05
FIGURE (2) : détermination da la lignée germinale.....	10
FIGURE (3) : développement précoce de la drosophile.....	11
FIGURE (4) : expériences apportant la preuve que les cellules germinale de la drosophile sont déterminées.....	13
FIGURE (5) : la segmentation de drosophile.....	15
FIGURE (6) : la gastrulation chez la drosophile.....	18
FIGURE (7) : comparaison de la segmentation de la larve et de l'adulte de drosophile....	20
FIGURE (8) : domaine d'expression du gène paire -rule.....	22
FIGURE (9) : modèle schématique de l'action des protéines bicoide et nanos dent la spécification de l'axe antéropostérieure de l'embryon.....	24
FIGURE (10) : effet des gènes gap.....	26
FIGURE (11) : effet des gènes paire-rule.....	27
FIGURE (12) : domaine d'expression su gènes goosebrry(gsb) dans l'embryon jeune(A),l'embryon âgé (B) et labalarve peu après l'éclosion	28
FIGURE (13) : Les gènes de polarité segmentaires.....	29
FIGURE (14) : les domaines ou fonctionnent les gènes des complexe bi thorax et antennapedia chez la drosophile.....	31
.FIGURE (15) : faces antérieures de têtes de drosophile de type sauvage (A) et mutante homéotique(B).....	31
FIGURE (16) : drosophile mutante homéotypique pour le gène ultra bi thorax.	33

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Tous les insectes adultes et larvaires sont constitués d'une séquence antéropostérieure de segment qui se retrouve dans les trois principales régions du corps, la tête, le thorax et l'abdomen.

La *drosophile melangaster* est une petite mouche (environ 3mm de longueur) que l'on rencontre sur les fruits en décomposition, et comme les autres diptères, suit le plan générale des insectes, si ce n'est qu'elle ne présente pas les segments de tête procéphalique même dans l'embryon, les trois segments gnathaux n'apparaissent que transitoirement, et seul le mésothorax porte des ailes, les ailes méthoraciques étant représentées par des petites structures d'équilibre appelées balanciers, la mouche de vinaigre possède les trois segments thoraciques communs (T1 - 3) et huit segments abdominaux (A1 - 8) bien que les segments conventionnels soient dominants dans le plan corporel larvaire et adulte, au cours du développement précoce, des motifs répétés les plus importants sont les para segments, qui ont la même période mais sont déposés par rapport aux segments ultérieurs (3).

La mouche *drosophile melanogaster* constitue un modèle pour les recherches portant sur les processus de biologie cellulaire et de biologie du développement communs à tous les eucaryotes supérieurs, y compris les humains.

Aujourd'hui le séquençage de son génome est terminé et la *drosophile* constitue un des principaux organismes modèle en biologie du développement(1).

CHAPITRE 1:

LE DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET LARVAIRE CHEZ LA DROSOPHILE

1. GAMETOGENESE

La gamétogenèse correspond à la prolifération des cellules germinales qui ont colonisées les ébauches somatiques des gonades et la différenciation de leur descendance en cellules sexuelles ou gamètes. Elle se déroule selon le même schéma général dans les deux sexes.

La Prolifération des gonies diploïdes dont la dernière génération constitue les gamétocytes primaires.

Maturation des gamétocytes primaires au cours des deux divisions des gamétocytes primaires au cours des deux divisions de la méiose. La première réductionnelle, donne 02 spermatocytes secondaires ou un ovocyte secondaire et un globule polaire, la seconde, équationnelle, donne 04 spermatides ou un seul ovotide et 03 globules polaires ;

La spermatogenèse est surtout caractérisée par la phase de différenciation qui transforme des spermatides banales, immobiles, en spermatozoïdes mobiles, hautement spécialisés dans la rencontre des gamètes femelles, sa reconnaissance et sa fécondation.

L'ovogenèse, au contraire, est surtout caractérisée par la phase de maturation interrompue par un blocage plus ou moins long de la méiose en prophase I. au cours duquel l'ovocyte I synthétise et stocke, au cours de la prévitellogenèse, la machinerie métabolique (ARNm, protéines, mitochondries) nécessaire à l'utilisation des réserves trophiques ou vitellus (glucides, lipides, protéines) synthétisées et accumulées au cours de la vitellogenèse.

La spermatogenèse et l'ovogenèse sont contrôlées par des hormones (4).

1.1. Spermatogenèse

La fonction principale de cellules germinales mâles (spermatogonies) se situe dans la transmission du génome haploïde à l'ovule lors de la fécondation, pour qu'elle puisse être accomplie, il faut que le spermatozoïde soit mobile, qu'il porte des récepteurs pour la reconnaissance des gamètes femelles de la même espèce, qu'il traverse la gangue de l'ovocyte afin de pouvoir induire le processus de fusion des deux membranes plasmiques. C'est pour quoi, la formation des spermatozoïdes inclut la méiose et des processus morphogénique complexes.

Chez drosophila et nombreux autres animaux la lignée germinale et somma subissent une séparation précoce. Les cellules germinales primordiales sont formées sous l'appellation cellules polaires, dont le pôle postérieur l'œuf, avant même que les cellules somatiques ne soient séparées entre elles par des membranes cellulaires. Chaque gonade est colonisée par 7 à 13 cellules germinales primordiales qui deviennent des cellules souches. Les cellules souches ont chacune la capacité d'effectuer des divisions cellulaires répétées, aboutissant à chaque fois à la formation des cellules à destinées différentes; la cellule –mère reste sous forme d'une cellule souche alors que la cellule fille se différencie .

Au cours de la spermatogenèse (figure 1), les cellules –souches produisent des spermatogonies en continu, une spermatogonie de drosophila subit exactement quatre étapes de division sous forme de mitoses, de sorte que se forment 16 spermatocytes de premier ordre. Ceux-ci entrent en prophase I de méiose et subissent une importante phase de croissance. Au cours de cette phase, le chromosome y adopte une structure en forme de boucles qui correspond aux chromosomes en écouvillon observés au cours de l'ovogenèse chez des autres organismes. Lors de la première division méiotique se forment 32 spermatocytes de deuxième ordre, la deuxième division méiotique assure la production de 64 spermatides. Au cours de toutes ces divisions, la cytodierèse n'est pas complet et par conséquent, les cellules restent liées par des ponts cytoplasmiques. Chaque

groupe de 64 spermatides forme un syncytium et se différencie sans intervention d'autre division cellulaire, en 64 spermatozoïdes.

Au cours de cette différenciation, la structure et la forme de chacune d'entre d'eux changent de façon radicales; les spermatides se convertissent en longs spermatozoïdes filiformes qui, grâce à leur flagelle atteignent une longueur de 2 mm.

Chez drosophila, la transcription de l'ADN se concentre dans les stades prémeiotiques alors que la synthèse protéique se prolonge jusqu'au stade spermatide.

La différenciation de spermatide en spermatozoïde mature se fait sans synthèse protéique supplémentaire et met en œuvre un processus d'"auto construction" à partir de molécules synthétisées antérieurement. Le noyau de spermatozoïde mature est inactif et le cytoplasme ne contient, ni réticulum endoplasmique, ni ribosomes et par conséquent, aucune synthèse protéique ne peut plus avoir lieu.

Ainsi la transcription se limite aux stades pré-méiotiques, diploïdes et de ce fait, la mutation récessive reste sans conséquence au cours de la méiose qui ne se déroule qu'après des spermatozoïdes aneuploïdes, voire même des spermatozoïdes sans chromosomes peuvent être formés (6).

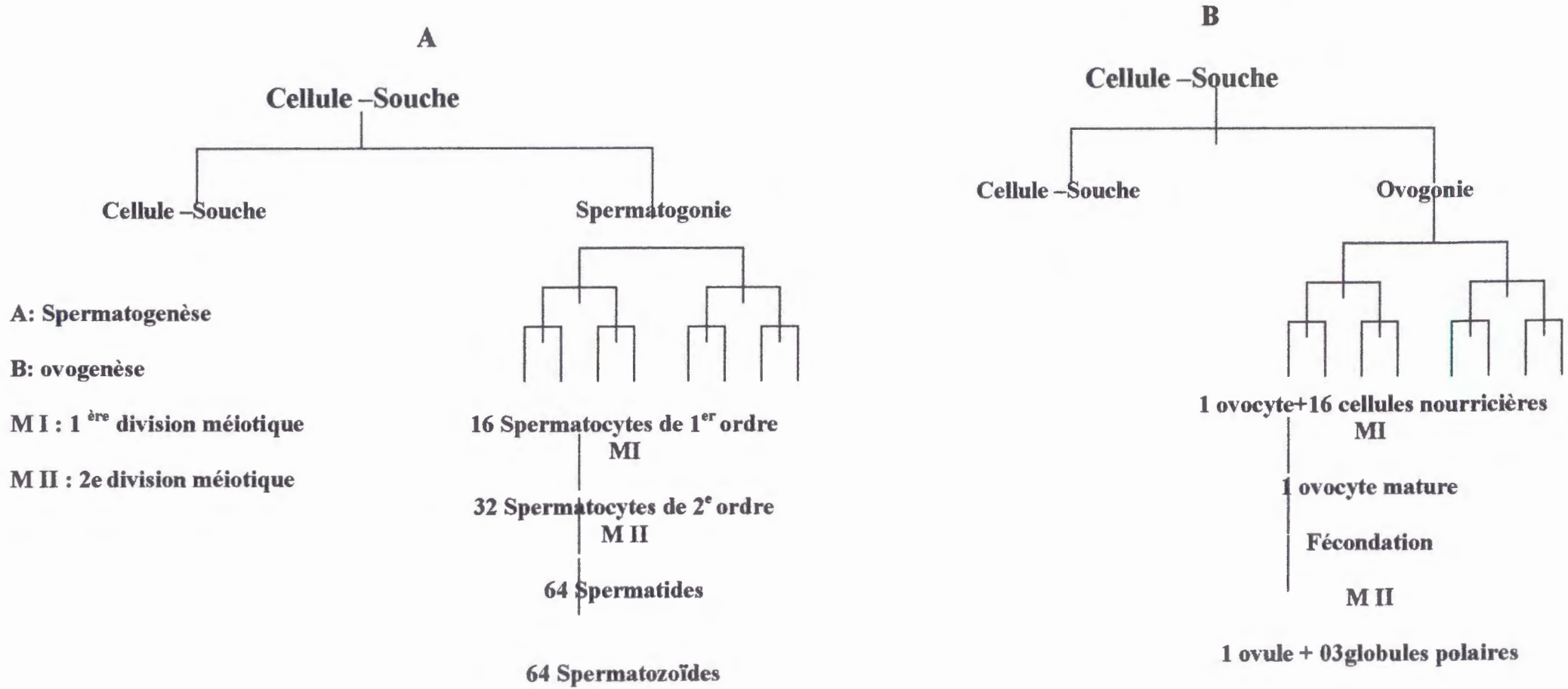


Figure 1 : Les étapes de la spermatogenèse et l'ovogenèse chez la drosophile.

1.2. L'Ovogenèse

Les événements au cours de l'ovogenèse sont très importants pour la spécification régionale de l'embryon de la Drosophile, et l'œuf pondu comprend un schéma corporel étendu au début de l'ovogenèse, une cellule germinale se divise quatre fois pour produire 16 cellules dont l'une devient l'ovocyte, et les 15 autres, les cellules nourricières entourées de cellules du follicule ovarien pour former l'ovariole, les cellules folliculaires proviennent des gonades et sont donc d'origine somatique plutôt que germinale. A mesure que l'ovariole s'agrandit, les cellules folliculaires se divisent en trois populations.

Celles situées sur les cellules nourricières sont de forme squameuse et celles sur l'ovocyte sont colonnaires. Aux deux extrémités de l'ovocyte, il y a un groupe spécial de cellules folliculaires appelées cellules bordons, qui sont importantes dans la détermination de l'axe antéro-postérieur. Les cellules nourricières deviennent polyploïdes et exportent de grandes quantités d'ARN et de protéines dans l'ovocyte. Dans les stades ultérieurs, l'ovocyte devient polarisé de manière visible à la fois dans les axes dorso-ventral et antéro-postérieur, et un plasma polaire granulaire se forme à l'extrémité postérieure. Les cellules folliculaires sécrètent à la fois la membrane vitelline et le chorion qui est un manteau externe dur qui entoure l'œuf. Le principal site de production du vitellus de l'œuf est le corps adipeux de la mouche femelle, les protéines vitellines étant transportées dans l'ovaire par l'hémolymphe (3).

Chez la drosophile, l'ovaire est constitué de gaines ovigères (ovarioles), à l'extrémité desquelles se trouvent les cellules souches. Ces cellules souches produisent régulièrement, par mitose, des cellules à destinations différentes, parmi lesquelles des ovogonies qui subissent l'ovogenèse et qui sont acheminées comme sur un « tapis roulant », vers l'oviducte. Dans le cas de Drosophile, la succession des divisions cellulaires au cours de l'ovogenèse correspond à celle observée au cours de spermatogenèse. Une ovogonie se divise au cours de quatre mitoses, selon un plan de division bien établi, en 16 cellules qui restent liées par des ponts cytoplasmiques, l'une de ces cellules se transforme en un ovocyte, les 15 autres se développent en cellules nourricières. Les cellules nourricières sont, dans ce cas, des cellules sœurs de l'ovocyte et appartiennent de ce fait, à la lignée germinale. Le complexe ovocyte-cellule nourricière est entouré de cellules folliculaires somatiques et constitue un follicule ovarien (chambre ovarienne). Lorsque la mitose est terminée, l'ovocyte réplique son ADN et entre en prophase I de méiose.

Au stade pachytène, les chromosomes appariés forment des complexes synaptonémaux. La présence de nodules de recombinaison atteste qu'au cours de ce stade, la recombinaison génétique a lieu (4).

1.2.1. Structure de l'œuf

Chez *drosophile melanogaster*, l'œuf, qui mesure 450 μm de diamètre et pèse environ 13 μg , l'œuf de *drosophila mélanogaster* comme l'ovule des insectes est en général une cellule allongée d'assez grande taille (de 0,4 à 7 mm de long selon les espèces) riche en vitellus, recouverte par la membrane vitelline et le chorion. Ce dernier est épais, il forme une queue rigide fixée sur un support au moment de la ponte et percée d'un ou plusieurs micropyles qui permettent le passage des spermatozoïdes, il y a généralement polysperme. La partie périphérique du cytoplasme ovulaire, ou périplasme est dépourvue de vitellus : celui-ci est localisé en profondeur dans l'ooplasme dans la partie antérieure dorsale au sein d'une plage de cytoplasme clair sans vitellus. Les axes antéro-postérieure et dorso-ventral du futur organisme peuvent être reconnus dans l'oocyte qui est encore inclus à l'intérieur de l'ovaire, il coïncident avec ceux de l'organisme maternel (11).

1.2.1.1. Détermination de la polarité de l'œuf

Si la polarité antéro-postérieure de l'ovocyte est grossièrement définie par sa forme ellipsoïdale et sa position dans l'ovaire, sa polarité dorso-ventrale n'est perceptible qu'au début de la vitellogenèse, quand le noyau occupe une position excentrée au pôle antérieur de l'ovocyte .

L'ensemble des gènes maternels et zygotiques contrôlant les polarités de l'embryon et de l'adulte de *drosophile* se répartissent en quatre systèmes indépendants : trois contrôlant l'axe antéro-postérieure et un pour l'axe dorsoventrale.

Chaque système commence dans l'ovaire par la spécification d'une information de position représentée soit par ARNm localisé à l'un des deux pôles de l'ovocyte,

soit par une sécrétion de cellules folliculaires dans une région localisée de l'espace périvitellin entourant l'ovocyte (6).

1.2.1.2. Le "sac vitellin" des insectes

La segmentation partielle de leurs œufs centrotécithes laisse également la masse vitelline indivise. Elle est vite éliminée de l'espace compris entre amnios et séreuse et ne subsiste qu'au sein d'un "sac vitellum". Mais à la différence des œufs télolécithes :

- Ce "sac vitellin" est intra embryonnaire ;
- Il est entouré par un syncytium fait de vitellophage;
 - Ceux-ci envahissent en suite le vitellus (devenu liquide par fusion des plaquettes vitellines) et le phagocytent;
- des cellules entoplastiques migrent à partir des ébanches stomodéales et proctodéales et remplacent progressivement la membrane de vitellophages par l'épithélium de l'intestin moyen à l'intérieur duquel le vitellus est progressivement résorbé (6).

1.2.2. La vitellogenèse

Elle a lieu pendant une partie du blocage de la méiose I au stade diplotène de la prophase. Elle correspond de l'accumulation :

- de recevoir trophiques (glucidiques, lipidiques, protéiques, minérales) nécessaires au développement de l'embryon jusqu' à sa prise en charge par l'organisme maternel (développement vivipare);
- de la machinerie métabolique nécessaire à l'utilisation de ses réserves par l'embryon aux premiers stades de développement de l'œuf ("programme de développement ", mitochondries).

Si le second de ces événements se déroulent surtout pendant la première partie de la vitellogenèse (prévitellogenèse); le premier est caractéristique de la seconde partie (vitellogenèse proprement dite) (6).

a) La prévitellogenèse

La prévitellogenèse ou période de petit accroissement de l'ovocyte correspond à une synthèse et à une mise en réserve très actives des différents types d'ARN et à une multiplication des mitochondries, sans synthèse notable de réserves trophiques.

La synthèse des différents types de l'ARN ne se fait pas dans l'ovocyte, mais dans les cellules nourricières. Ces cellules deviennent polyploïdes par endométrieuse : chez les drosophiles, elles répliquent leurs chromosomes jusqu'à ce qu'elles en aient au maximum 512 copies différentes (03 chez la drosophile). Les vitellogénines circulants sont reconnus par des récepteurs de la membrane ovocytaire. Le complexe vitellogénine récepteur est pinocytose de manière sélective par l'ovocyte en croissance (environ 01 million de visécules de pinocytose par plaquette vitelline chez les insectes) et stockés dans des organites de types endosomes libérées de leur récepteur, les vitellogénines subissent alors une série de protéolyses lysosomales limitées qui conduisent à la formation des protéines vitellines proprement dite: la lipovitelline (une lipoprotéine) et la phosvitine (fortement phosphorylée).

La vitellogenèse des insectes est essentiellement contrôlée par l'hormone juvénile sécrété par les corpora allata, une paire des glandes d'origine épidermique situées dans la tête (et qui inhibe la métamorphose, d'où son nom). L'hormone juvénile intervient de la même façon que l'oestrodol chez les vertébrés (6).

b) L'acquisition d'une polarité

L'ovocyte présente, de par sa forme ellipsoïdale et sa position dans l'ovaire, une certaine polarité celle-ci est toute fois définie par des gènes à effet maternel transcrits dans les cellules nourricières au cours de l'ovogenèse. Leur ARNm et leurs protéines migrent ensuite par des ponts cytoplasmiques dans le cytoplasme ovocytaire ou ils sont stockés dans la future région antérieure et postérieure (6).

1.3. La détermination de la lignée germinale

Au début du développement de la drosophile, le cytosquelette est également exploité pour la détermination de la lignée germinale. Les molécules régulatrices sont dans ce cas les "granules polaires», qui ont sous le microscope l'aspect de particules denses. Au cours de l'ovogenèse dans l'ovaire de la mère, les granules polaires sont ancrés au pôle postérieur de l'ovocyte. Ils restent à cette position pendant tout le début de l'embryogenèse. Les premières phases du développement de la drosophile ont une particularité; les 13 premières mitoses sont des divisions nucléaires sans des divisions des cellules. L'embryon se retrouve à l'état de syncytium-une cellule plurinucléée.

Après la division nucléaire 9, quelques noyaux migrent vers le pôle postérieur où sont ancrés les granules polaires. Les membranes plasmiques de l'ovocyte s'invaginent au pôle postérieur pour entourer chaque noyau, emportant en même temps une partie de cytoplasme contenant les granules polaires, ce processus donne les cellules polaires, qui sont les premières cellules mononucléées de l'embryon.

Elles donneront naissance exclusivement à la lignée germinale de la mouche (figure 2).

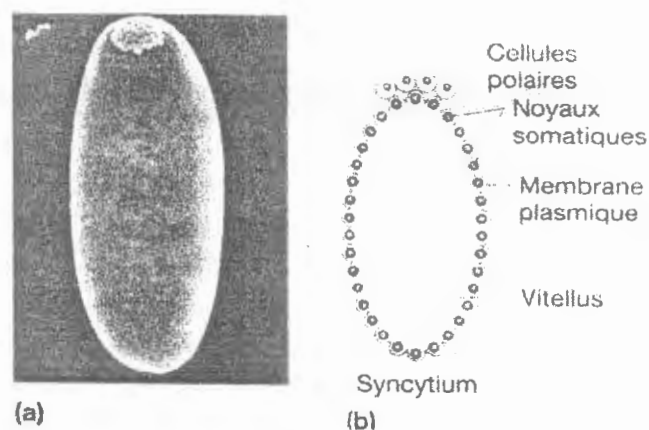


Figure 2 : Détermination de la lignée germinale.

Comment les granules polaires sont-ils ancrés au pôle postérieur de l'ovocyte ? Une fois encore, l'un des réseaux du cytosquelette transportes les granules vers le pôle postérieur et fournit les bâtonnets auxquels s'attachent les granules.

1.4. Détermination cytoplasmique

Les noyaux de segmentations étant équivalents et totipatants, la source de la différenciation cellulaire doivent être recherchée dans le cytoplasme ou alors dans des interactions tardives entre les cellules. Dans les œufs présentant une organisation complexe, sont identifiables des déterminations cytoplasmiques qui déterminent au cours du développement, la destinée de cellules qui en héritent lors de la segmentation. Un bon exemple est fourni par les cellules germinales de la drosophile.

Les cellules germinales primordiales apparaissent dans la partie postérieure de l'œuf, sous la forme de cellules polaires, au stade 512 noyaux (Figure 3).

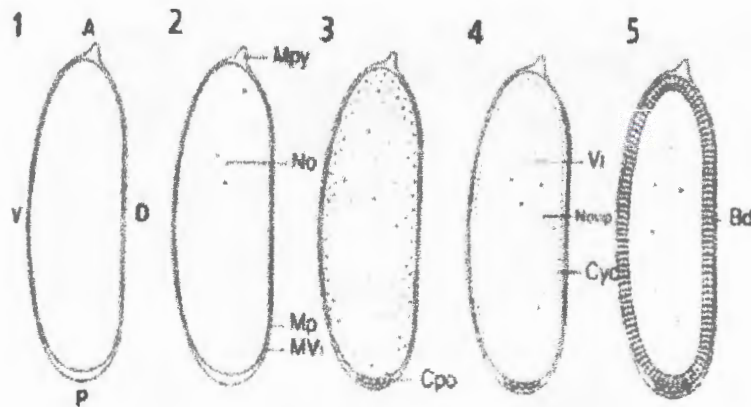


Figure 3 : Développement précoce de drosophile.

Les cellules polaires peuvent être suivies, sur le plan histologique, sur le chemin qui mène du pôle postérieur de l'œuf, en passant par l'archetéron invaginé

au mésoplaste gonadique, où elles se développent en cellules germinales (ovocytes ou spermatozoïdes). Ces observations ont été confirmées par des résultats expérimentaux : L'irradiation, aux rayons ultraviolets du pôle postérieur de l'embryon, au moment de l'élaboration des cellules polaires, empêche la formation de celles-ci et les embryons se développent en mouches adultes, dont les gonades sont dépourvues de cellules germinales. Ce résultat est aussi observé dans le cas de la mutation à effet maternel, « grandchildless » : des femelles homozygotes pour cette mutation, produisent des ovocytes ayant un cytoplasme défectueux au pôle postérieur est incapable de produire des cellules polaires. Les descendants qui en dérivent ont de ce fait, des gonades vides, dépourvues de cellules germinales et ainsi ne peuvent pas avoir de descendance. La preuve la plus convaincante que les cellules polaires sont des cellules germinales primordiales est apportée par des expériences de transplantation de cellules polaires pourvues Des marqueurs génétiques (figure 4) les cellules polaires transplantées colonisent les gonades de l'hôte qui donne naissance, en plus d'une descendance qui lui est propre. A une descendance ayant pour origine le donneur .l'interrogation qui concerne le moment à partir duquel les cellules polaires sont déterminées en cellules germinales primordiales, peut aussi être analysée par des expérience de transplantation.

A cet effet, les cellules polaires pourvues de marqueurs génétiques, ne sont pas transplantées cette fois dans le pôle postérieur (transplantation homotopique), mais sur la face ventrale du receveur (transplantation hétérotopique). Dans ce cas aussi, la cellule polaire transplantée trouve le chemin l'amenant vers la gonade et génère des descendants.

La destinée de cette cellule au cours du développement, est donc déjà déterminée au moment de la transplantation.

L'œuf contient des déterminants capables d'induire la formation la formation de cellules germinales primordiales, dans cette région seulement du cytoplasme sont trouvés les granules polaire, également présents dans les mêmes sites (dans le

plasme germinatifs, dans d'autres groupes zoologiques polaires renferment effectivement les déterminants des cellules germinales, reste à établir (5)

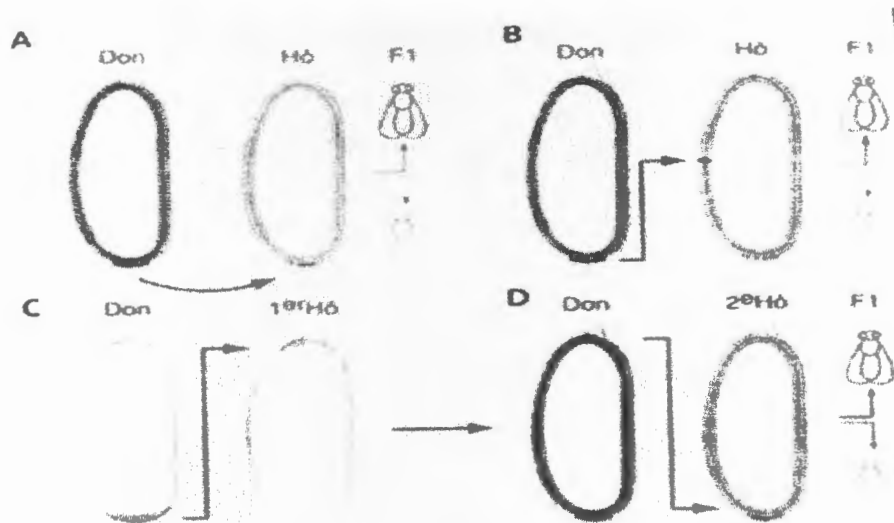


Figure (4) : Expériences apportant la preuve que les cellules germinales de drosophile sont déterminées.

2. LA FÉCONDATION

La fécondation consiste en la fusion de deux cellules ou gamètes en un œuf ou zygote à l'origine d'un nouvel individu, elle met en jeu toute une série de processus qui peuvent être réunis en trois grands ensembles.

La reconnaissance des gamètes assurant la spécificité de la fécondation et la protection de l'espèce. Elle se produit à distance par l'intermédiaire de substance chimiotactiques spécifiques libérées par les gamètes femelles de la même espèce. Elle a lieu aussi au contact par une succession des barrières moléculaires spécifiques, constituées par des protéines des enveloppes du gamètes femelles (gangue, membrane vitelline), et de sa membrane plasmique que reconnaissent spécifiquement d'autres protéines de la membrane plasmique de la région acrosomiènne, qui libère les enzymes des granules acrosomien intervenant dans le cheminement du spermatozoïde dans les enveloppes du gamètes femelle.

- L'activation de l'ovule par le spermatozoïde qui élanche un ensemble d'événements morphologiques, physiologiques, et métaboliques : formation d'une cône de fécondation, réalisation de la monospermie, réarrangement de certains constituants cytoplasmiques de l'œuf, déblocage éventuel de la méiose et formation du pronucléus femelle.
- La formation du pronucléus mâle et la fusion des deux pronucléus qui rétablit la diploïde et permet la reprise du cycle cellulaire (6).

3. LA SEGMENTATION

Cette première phase de l'embryogenèse présente des caractéristiques particulières. En effet, on constate que dans un premier temps, le noyau de fécondation se divise activement et donne naissance à des noyaux fils disséminés au sein de la masse vitelline centrale. Ces caryodiérèse successives s'effectuent rapidement de façon synchrone (tout les 9 à 10 min environ) pendant les 7 premiers cycles. Au cours du 8^{ème} cycle de segmentation, les noyaux entourés chacun d'une mince couronne de cytoplasme clair (les énergidés), commencent à migrer en direction de la périphérie de l'œuf. Il se constitue ainsi un blastoderme syncytial. On note que c'est au niveau de la région polaire postérieure que les premiers noyaux atteignent le périplasma.

Au cours du 10^{ème} cycle (stade 512 noyaux, ces noyaux qui avaient préalablement formé des protubérances en étant entourés de plasma polaire, s'individualisent en une trentaine de cellules polaires relativement volumineuse, précurseurs des futures cellules germinales. A la fin du 10^{ème} cycle, les noyaux fils sont tout répartis régulièrement dans le périplasma sauf 26 noyaux vitellus qui seront à l'origine de cellules vitellophages polyploïdes et dont le rôle précis dans la digestion des réserves vitellines reste encore discuté (figure 5).

Deux derniers cycles s'effectuent encore sans cytodièrese et se déroule de façon parasynchrone, c'est-à-dire selon des ondes mitotique qui se propagent à partir

de leur point d'initiation à chacune des extrémités des germes vers la région centrale de celui-ci. Ce n'est qu'à partir du 13^{ème} cycle de division, que se mettent en place, par invagination de la membrane plasmique des parois membranaires perpendiculaire, à la surface de l'œuf, séparant ainsi les noyaux les uns des autres, lorsque les cloisons ont atteint la limite du vitellus, la compartimentation des noyaux est complétée en ne laissant subsister qu'un fin pont cytoplasmique entre les cellules nouvellement individualisées et la masse vitelline sous-jacente (figure 5), 03 h 30min après la fécondation, lorsque la cellularisation est achevée, le germe comprend environ 5 à 6000 cellules formant un blastoderme cellulaire. La segmentation est considérée comme achevée à ce stade du développement. Elle est méroblastiques et superficielle (ou périphérique) et aboutit à la formation d'une péri blastula (10).

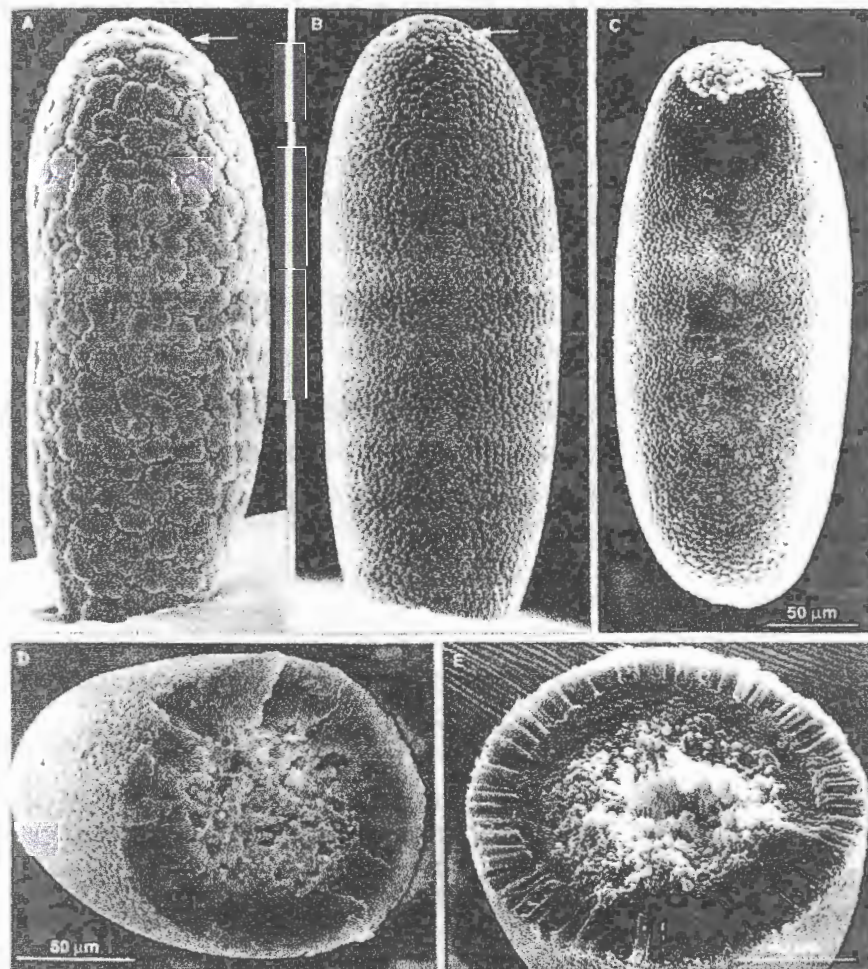


Figure 5 : La segmentation de la drosophile.

4. LA GASTRULATION

La gastrulation consiste en un ensemble de mouvements cellulaires morphogènes qui remanient la disposition des blastomères de la blastula et les répartissent en deux ou trois feuilletts selon le plan d'organisation d'animal ectoblaste (métazoaire diploblastiques) en mésoblaste (métazoaire triploblastique).

Bien que les modalités de gastrulation soient assez variées, les mouvements morphogènes sont relativement peu nombreux et mettent en jeu des mécanismes communs dans les différents groupes de métazoaires étudiés :

- invagination de territoire superficielles à l'intérieur de l'embryon .ils résultent généralement de changements de forme de cellules au point d'invagination (acquisition d'une forme en "bouteille ").
- enroulement de territoires superficiels qui se réfléchissent sur eux –mêmes en glissant sur un réseau de molécules (essentiellement la fibronectine) que les cellules ont préalablement sécrétées et auxquelles elles se lient par des molécules d'adhérence cellulaires (CAMS).

Extension d'un territoires superficiel qui s'étale en nappe à la surface de l'embryon (épibolie) impliquant une multiplication cellulaire, un réarrangement cellulaire d'un couche pluristratifiée qui devient unistratifiée voire une migration active des cellules du bords du territoire (émission de filopodes et de pseudopodes) (6).

La gastrulation commence au moment de transition à mi-blastula, chez la drosophile, les premiers mouvements de gastrulation séparent le mésoderme, endoderme et l'ectoderme présomptifs. Le futur mésoderme environ 1.000 cellules constituant la ligne médio ventrale, s'invagine pour former le sillon ventral (figure 6). Ce sillon se désolidarise finalement de la surface et devient un type ventral interne qui en s'étalant, finit par former une couche de tissu mésodermique sous l'ectoderme présomptif s'invagine et forme deux poche situées aux extrémités antérieure et postérieur du sillon ventral (figure 6). Les cellules polaires sont

internalisées en même temps que l'endoderme, à ce moment l'embryon se courbe pour former le sillon céphalique.

Les cellules ectodermiques de surface et le mésoderme convergent, et en s'étendant migrent vers la ligne médio ventrale pour y constituer la bandelette germinative, qui comprend toutes les cellules destinées à former le tronc de l'embryon la bandelette germinative s'étend postérieurement et peut être à cause de la contrainte de la membrane de l'œuf, s'enroule en enveloppant la surface du dessus (dorsale) de l'embryon (figure 6).

Ainsi, à la fin de la formation de la bandelette germinative, les cellules destinées à former les structures les plus postérieures de la larve sont situées immédiatement derrière la région de future tête. A ce moment, les segments du corps apparaissent divisant l'ectoderme et le mésoderme, tandis que la bandelette germinative se rétracte en plaçant les segments postérieurs présomptifs de l'embryon. Alors que la bandelette germinative est en position d'extension maximale, plusieurs processus morphogénétiques essentiels en lieu : l'organogenèse, le clivage, et la ségrégation des disques imaginaux (figure 6).

En outre le système nerveux naît de deux régions de l'ectoderme ventral dans chaque segment, les neuroblastes se différencient de l'ectoderme neurogène (et aussi à partir de la région non segmenté de l'ectoderme céphalique), par conséquent, chez les insectes (comme drosophile), le système nerveux est situé ventrale ment, au lieu d'être dérivé du tube neural dorsal.

Le plan corporel général de la drosophile est le même chez l'embryon, la larve et l'adulte comprenant une séquence d'unités segmentaires répétitive logée entre une tête et une queue trois de ces segments forment le thorax et huit autres compositions de leur cuticule. L'abdomen, chaque segment de la mouche adulte a son identité propre, le premier segment thoracique, par exemple ne porte que des pattes: le second des pattes et des ailes; et le troisième des pattes et des haltères

(balanciers) On peut aussi distinguer les segments thoraciques et abdominaux par les différences des compositions de leur cuticules (11).

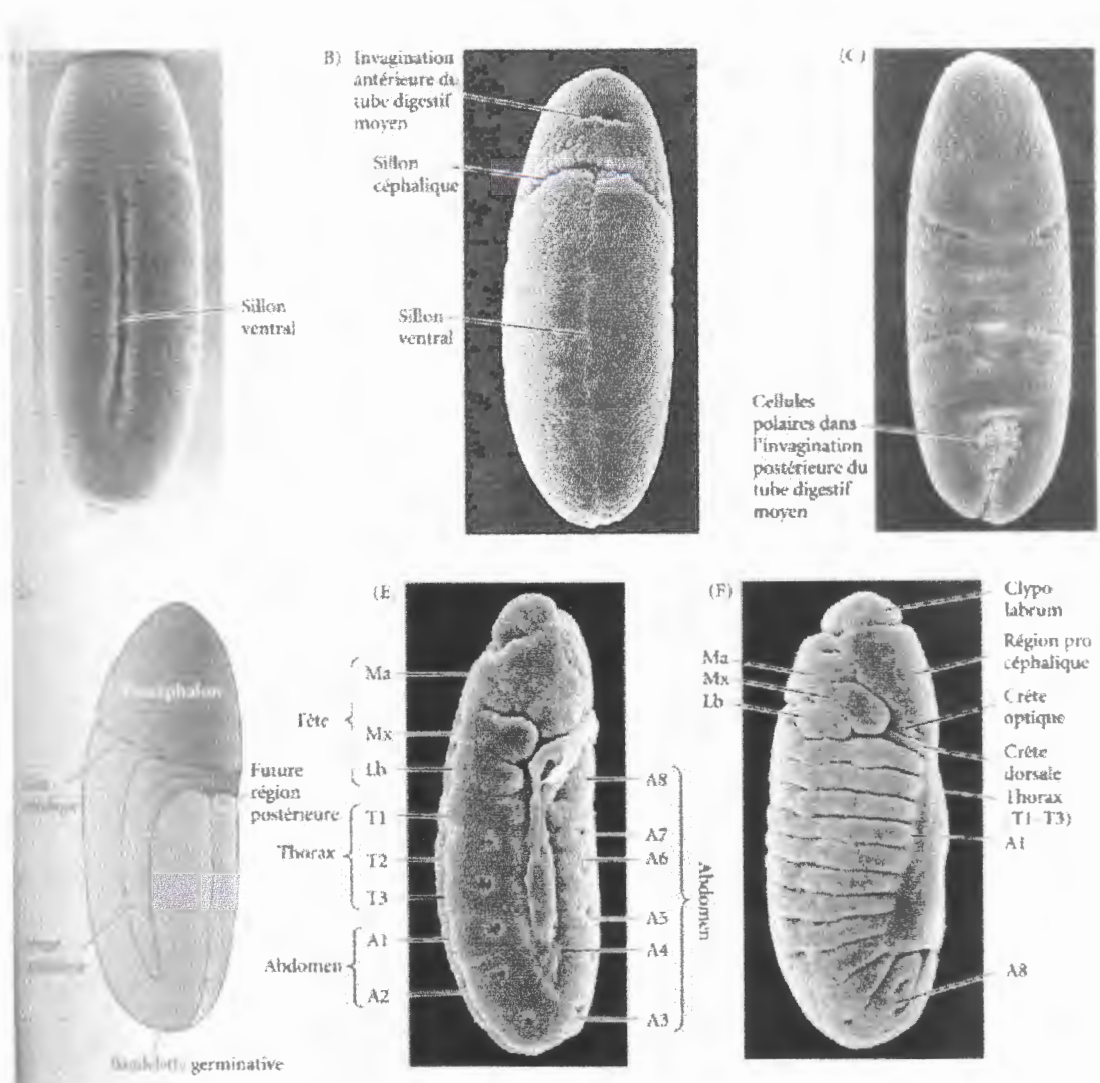


Figure 6 : La gastrulation chez la drosophile.

5. LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

La drosophile est un insecte à métamorphose complète, ou holométabole. La femelle pond quelques centaines d'œufs allongés et blanchâtres, difficiles à voir à l'œil nu. Elle les dépose sur des fruits ou d'autres matières humides en train de fermenter. Chaque œuf porte deux courts tubes respiratoires qui émergent du liquide où il a été pond. La femelle produit de 25 à 35 œufs par jour. L'éclosion a lieu après un ou deux jours.

La petite larve est blanchâtre et n'a pas de pattes. L'extrémité de son corps correspondant à la tête est plus pointue que l'autre. Elle se déplace activement sur les surfaces humides où elle s'alimente. La drosophile vit sous forme de larve durant cinq ou six jours environ. Elle mue deux fois au cours de cette période. Au troisième stade larvaire, elle se déplace vers un milieu plus sec pour se transformer en nymphe à l'intérieur de sa dernière peau larvaire. Sa cuticule durcit et devient plus foncée, prenant une teinte brunâtre ou orangée. La nymphe porte une paire de filaments à la partie antérieure du corps.

Après environ cinq jours, la drosophile adulte émerge de l'enveloppe nymphale. Les mouches sont prêtes à s'accoupler peu de temps après leur apparition et elles peuvent le faire plus d'une fois. Lors de sa cour, le mâle produit un son en faisant vibrer ses ailes. Si la femelle est réceptive, elle répond favorablement à ce chant d'amour. La femelle peut emmagasiner le sperme d'une insémination et l'utiliser pour pondre pendant plusieurs jours. Les drosophiles adultes peuvent vivre plusieurs semaines (13).

CHAPITRE 2:

LES GENES IMPLIQUES DANS LE DEVELOPPEMENT CHEZ LA DROSOPHILE

L'oeuf, l'embryon, la larve et l'adulte de la drosophile possèdent des structures polaires par rapport à l'axe antéropostérieur. Le développement de l'ovocyte est tel que l'une des extrémités (la future partie antérieure) est directement en relation avec le cytoplasme des cellules nourricières ovariennes, qui transportent des protéines, des ribosomes et des ARNm dans l'ovocyte. L'extrémité opposée de l'oeuf (la future partie postérieure) accumule le plasme polaire, qui sera à l'origine des cellules germinales de l'adulte. L'embryon de la mouche, sa larve et l'adulte ont une extrémité céphalique et une extrémité caudale bien distinctes et, entre les deux, des unités segmentaires répétées (Figure 7). Trois de ces segments forment le thorax, tandis que huit autres segments forment l'abdomen. Chaque segment de la mouche adulte a son identité propre. Par exemple, le premier segment thoracique ne possède que des pattes; le deuxième segment thoracique porte des pattes et des ailes et le troisième segment des pattes et des haltères (balanciers) (9).

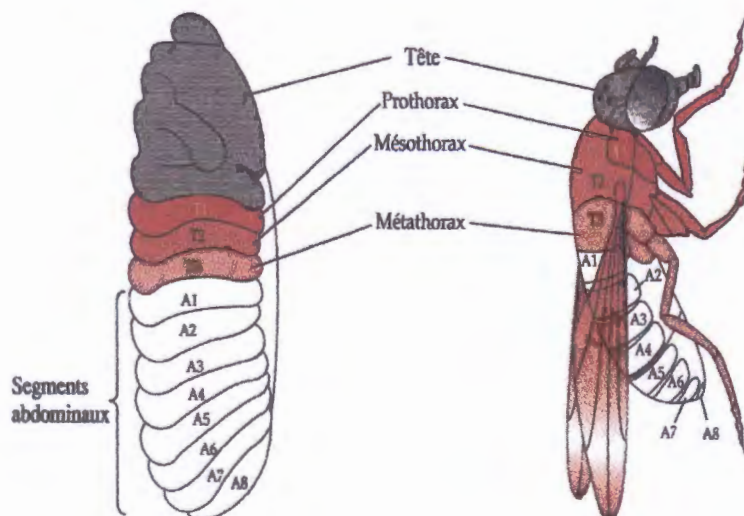


Figure 7 : Comparaison de la segmentation de la larve et de l'adulte de drosophile.

La détermination des polarités de l'oeuf de drosophile : (l'axe antéro-postérieur)

Premièrement, des gènes à effet maternel produisent, dans les ovaires de la mouche, des protéines et des ARN messagers qui sont déposés dans différentes régions de l'ovocyte. Ces gènes codent pour des protéines qui contrôlent la transcription et la traduction; ces molécules diffusent dans le blastoderme syncytial et activent ou répriment l'expression de certains gènes zygotiques. L'une de ces protéines, *bicoïd*, contrôle la formation des structures antérieures, tandis qu'une autre protéine maternelle, le produit de l'ARNm de *nanos*, contrôle la formation des parties postérieures de l'embryon. Deuxièmement, les gènes zygotiques contrôlés par ces facteurs maternels sont exprimés dans des domaines assez grands (d'une largeur de trois segments environ), qui se chevauchent partiellement. Ces gènes sont appelés les gènes *gap*, [(lacune), car des mutations dans ces gènes donnent lieu à des lacunes (*gaps*) dans la structure des segments]. Ils sont parmi les premiers gènes transcrits dans l'embryon. L'un de ces gènes *gap*, le gène *hunchback*, est directement contrôlé par des facteurs maternels placés dans l'œuf et produit un gradient de la protéine *hunchback*. Ce gradient est important pour l'expression d'autres gènes *gap*. Troisièmement, les différentes concentrations des protéines des gènes *gap* induisent la transcription des gènes *pair-rule* dans l'ébauche d'un segment sur deux. Le mode de transcription de chacun de ces gènes *pair-rule* donne lieu à un pattern rayé, constitué de sept bandes verticales le long de l'axe antéro-postérieur. Les bandes de protéines des gènes *pair-rule* activent la transcription des gènes de polarité segmentaire. Les ARNm et les protéines qu'ils produisent forment 14 bandes qui divisent l'embryon en unités de la largeur des segments. En même temps, les protéines des gènes *gap*, des *pair-rule* et ceux de la polarité segmentaire interagissent pour contrôler une autre classe de gènes, les gènes *homéotiques*, dont la transcription détermine l'identité de chacun des segments (figure 7).

1. GENES A EFFET MATERNEL

L'ensemble des gènes maternels et zygotiques contrôlant les polarités de l'embryon et de l'adulte de *Drosophile* se répartissent en 4 *systèmes indépendants* : 3 contrôlant l'axe antéro-postérieur et l'axe dorso-ventral (Figure 8).

La détermination de la polarité antéro-postérieure sera seule envisagée (figure 8). Elle est spécifiée par une dizaine de gènes à effet maternel répartis en 3 systèmes : un système antérieur qui détermine la tête et le thorax segmentés, un système postérieur qui détermine l'abdomen segmenté et un système terminal qui détermine les extrémités non segmentées (*acron* en avant de la tête et *telson* en arrière de l'abdomen).

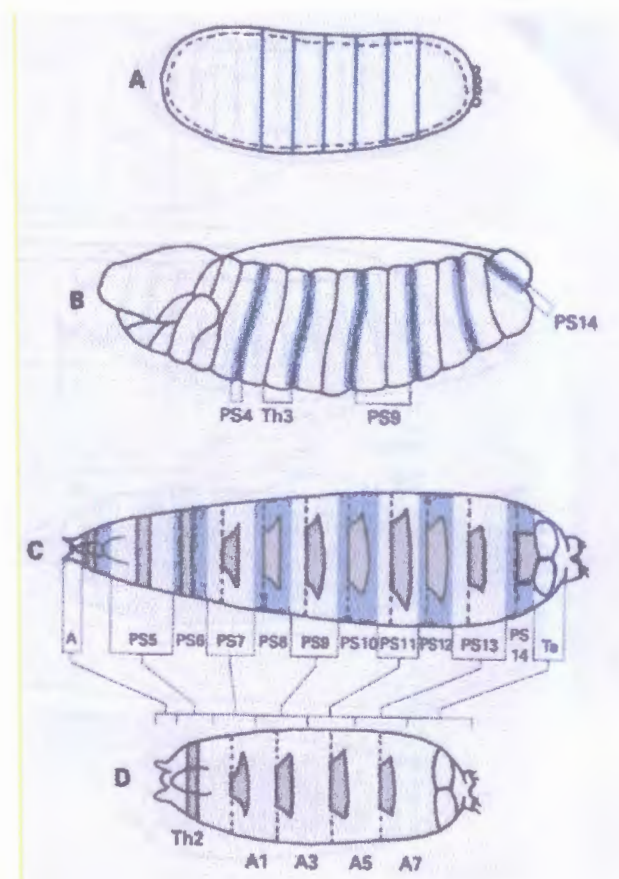


Figure 8 : Domaine d'expression du gène paire-rule.

- **Le système antérieur : un gradient morphogène (A)**

C'est le plus simple des 4 systèmes de détermination. L'information de position est représentée par l'ARNm du gène *maternel bicoid (bcd)*, localisé à l'extrémité antérieure de l'ovocyte où il est la source du gradient antéro-postérieur de la protéine morphogène bicoid (la protéine se concentre ensuite dans les noyaux de cette partie antérieure). La protéine contient un homeobox et fonctionne comme un facteur de transcription, activant les gènes *zygotiques* cibles. L'un de ces gènes est le gène *gap hunchbak (hb)* spécifique de la région antérieure qui réprime les gènes *gap* spécifiques de la région postérieure. Le phénotype du *mutant bicoid* est telson-abdomen-telson : il lui manque toute la région antérieure (tête et thorax) (6).

- **Le système postérieur : un double système négatif (B)**

L'information de position est représentée par l'ARNm du gène *maternel nanos (nos)* localisé à la région postérieure de l'ovocyte. Mais la protéine nanos n'est pas un facteur de transcription. Elle réprime la traduction de l'ARNm *zygotique hunchback* dans la partie postérieure de l'embryon, et, comme la protéine *hunchback* inhibe l'expression des gènes spécifiques de l'abdomen comme le gène *knirps (kn)*, elle permet, par une double régulation négative, l'expression du gène *knirps*. Le phénotype du *mutant nanos* est dépourvu d'abdomen (figure 9) (6).

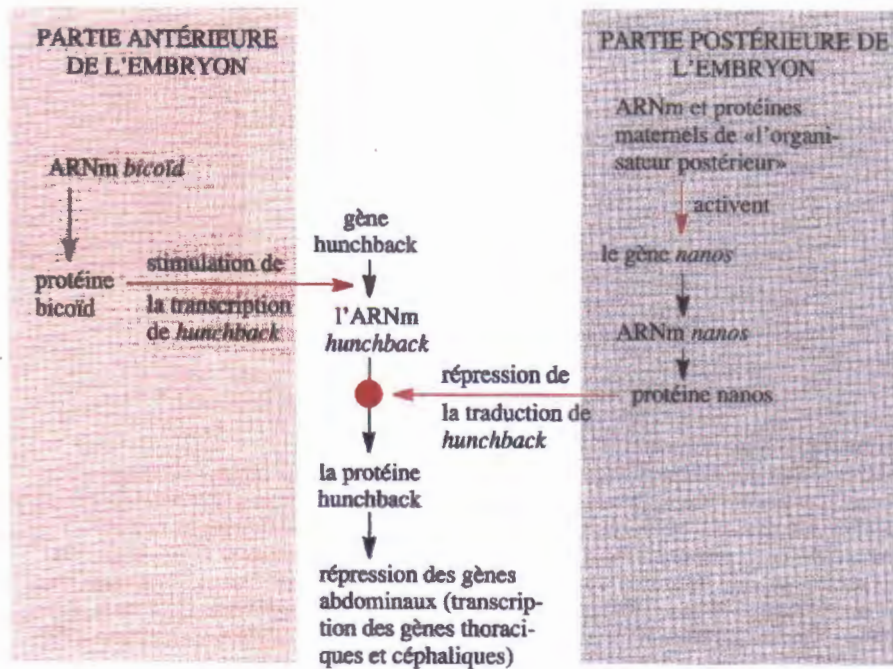


Figure 9 : Modèle schématique de l'action des protéines bicoid et nanos dans la spécification de l'axe antéro-postérieur de l'embryon.

Du fait de la présence simultanée des protéines maternelles bicoid et nanos, il se forme un gradient antéro-postérieur de la protéine zygotique hunchback au travers de l'oeuf qui « antériorise » la moitié antérieure et « postériorise » la moitié postérieure.

• **Le système terminal : l'activation locale d'un récepteur (C)**

Contrairement aux deux systèmes précédents, l'information de position est localisée dans les cellules folliculaires, non dans l'ovocyte. Cinq gènes maternels ont été identifiés. L'un d'eux, *torsolike*, est actif dans une sous-population de cellules folliculaires localisées au contact des deux extrémités antérieure et postérieure de l'ovocyte. La protéine torsolike active à ces niveaux un récepteur membranaire de l'ovocyte, la protéine du gène *torso* (*tor*). La protéine torso active à son tour, par une série d'étapes intermédiaires non encore identifiées, les gènes zygotiques *tailless* (*tll*) et *huckebein* (*hkb*) qui

contrôlent l'expression des gènes spécifiques de la différenciation de l'acron et du telson. Le phénotype du *mutant torso (ou torsolike)* est dépourvu d'acron et de telson (6).

2. LES GENES ZYGOTIQUES DE SEGMENTATION

L'embryon de *Drosophile* au stade blastoderme cellulaire est divisé en 14 para segments : 3 céphaliques, 3 thoraciques et 8 abdominaux, chacun formant une unité d'organisation indépendante. Cette segmentation est contrôlée par des gènes zygotiques de segmentation, eux-mêmes contrôlés par les facteurs maternels responsables de la détermination de la polarité antéropostérieure de l'embryon. Des mutations dans ces gènes font perdre certains parasegments, certains segments ou certaines parties de segments. Quatre générations de gènes zygotiques s'expriment successivement pendant la segmentation et la gastrulation (6).

2.1. Les gènes gap

Parmi les premiers à être transcrits chez l'embryon, ils s'expriment au cours de la segmentation et sont régulés par des gènes à effet maternel. Ils déterminent la division de l'embryon en grandes régions réunissant plusieurs ébauches segmentaires. Leur mutation provoque, chez les embryons homozygotes, la délétion de toute une région du corps : par exemple, les 3 segments thoraciques et les 5 premiers abdominaux : A1-5, dans le cas du gène *Krüppel (Kr)* (figure 10).

Des délétions causées par les gènes *Hunchback (hb)*, *Krüppel (kr)* et *Knirps (kni)* couvrent toute la partie segmentée de l'embryon de la drosophile, tandis que le phénotype *tailless* et *huckebein* ont des délétions qui concernent les régions des parties terminales non segmentées (6).

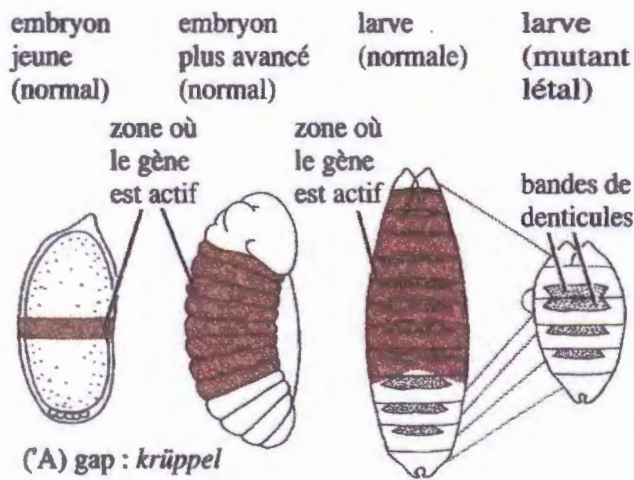


Figure 10 : effets des gènes gap.

2.2. Les gènes pair-rule

Ils s'expriment au stade blastoderme syncytial pendant le 13^e cycle de division et sont contrôlés par les gènes *gap* précédents. L'expression de ces gènes est périodique et régulière et subdivise les domaines plurisegmentaires des gènes *gap* en 14 para segments embryonnaires. La mutation de ces gènes conduit à l'absence d'un para segment sur deux : les para segments pairs dans les mutants *even-skipped (eve)*, les para segments impairs dans les mutants *fushi tarazu (ftz)* (figure 11) (6).

Trois gènes sont appelés les gènes pair-rule primaires. Ces gènes - *hairy*, *even skipped* et *runt* - sont essentiels pour la formation de la structure périodique et sont directement contrôlés par les protéines *gap* (9).

Les gènes pair-rule primaires forment aussi l'environnement qui permet ou inhibe l'expression des gènes pair-rule secondaires qui agissent plus tardivement. L'un de ces gènes pair-rule secondaires est *fushi tarazu (ftz)*; en japonais, «trop peu de segments»).

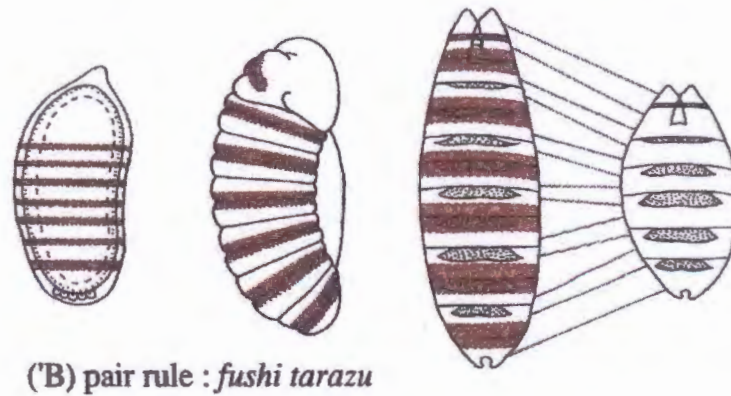


Figure 11 : effet des gènes paire-rule.

2.3. Les gènes de polarité segmentaire

Ils s'expriment au stade blastoderme cellulaire puis au cours de la gastrulation. Leur expression est contrôlée par les gènes *pair-rule*. Elle est périodique et régulière comme celle des gènes *pair-rule*, mais elle n'intéresse qu'une partie d'un parasegment. Les mutants possèdent le nombre normal de segments, mais une partie de chaque segment est absente et la partie restante, toujours située en arrière de la partie « normale », est dupliquée et sa polarité est inversée. Par exemple, le gène *gooseberry (gsb)* ne s'exprime que dans la partie postérieure de chaque segment. Sa mutation entraîne le remplacement de la partie postérieure nue d'un segment par la duplication de la partie antérieure (avec sa bande de denticules) du segment suivant, avec inversion de sa polarité, c'est-à-dire la formation de segments constitués par la répétition de deux parties antérieures disposées en image de miroir (figure 12) (6).

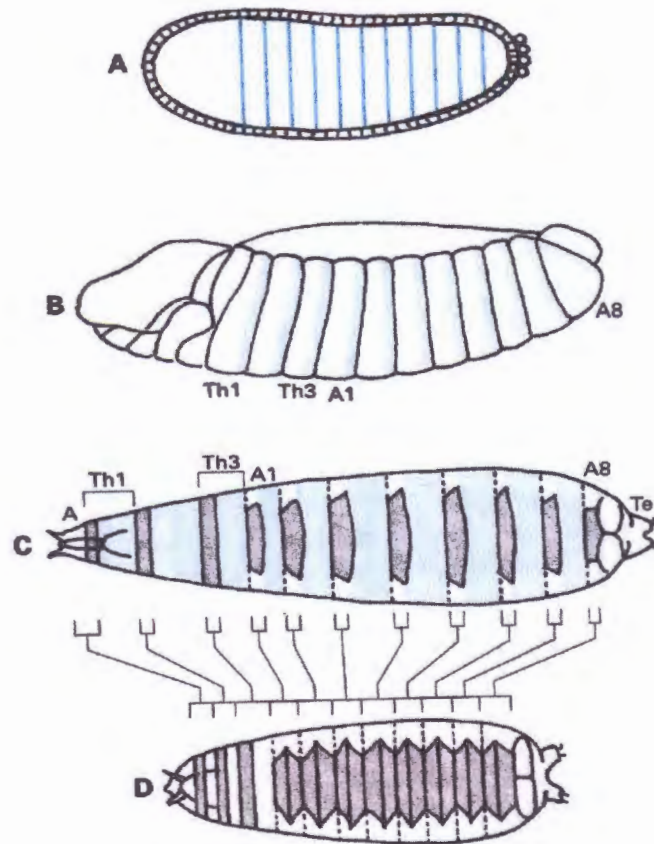


Figure 12 : domaine d'expression du gène *gooseberry* (*gsb*) dans l'embryon jeune (A) l'embryon âgé (B) et la larve peu après l'éclosion.

Dans la figure (13), le gène *engrailed* est nécessaire au maintien de la limite antéropostérieure entre les segments. Dans des mutants *engrailed*, il y a fusion de segments adjacents (figure 13).

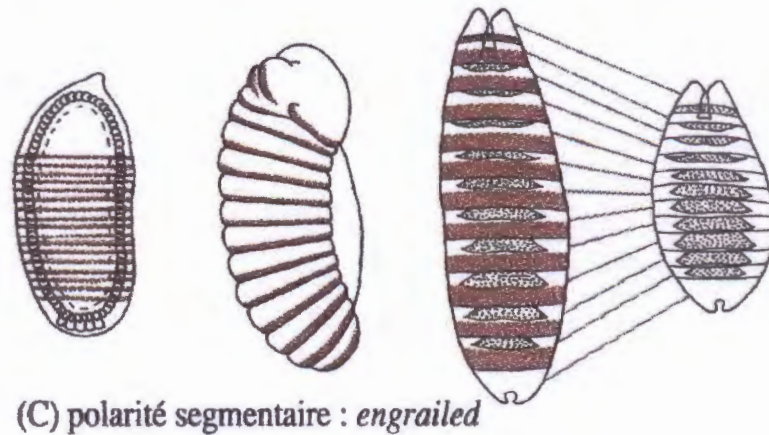
(C) polarité segmentaire : *engrailed*

Figure 13 : les gènes de polarité segmentaire.

3. LES GENES HOMEOTIQUES (GENES HOM)

Transcription et facteur de transcription

Le facteur de transcription est une protéine qui régule l'expression de gènes soit en activant, soit en inhibant l'expression. Au cours du développement embryonnaire, les cellules se différencient. Or chaque cellule possède le même génome. Donc la différenciation résulte de facteurs de transcription qui activent ou répriment certains gènes (figure 15).

Les gènes *homéotiques* codent des protéines (*homéoprotéines*) qui sont des *facteurs de transcription*. Dans tous ces gènes, une séquence de 180 nucléotides est conservée : c'est l'*homéoboîte* ou *homéobox* qui code pour un fragment de 60 acides aminés appelé *homéodomaine*. Cette région se fixe sur l'ADN pour activer d'autres gènes de régulation ou des *gènes de structure*.

L'*homéodomaine* reconnaît spécifiquement des régions régulatrices de certains gènes). Il y a une colinéarité entre la disposition de ces gènes sur le chromosome 3 et leur expression dans les différentes régions du corps C'est-à-dire que les gènes situés en 3' sur le chromosome, s'exprime les premiers dans le temps et dans l'espace (dans la région antérieure).

- *Le gène homéotique* se caractérise par une séquence nucléotidique commune à tous les gènes homéotiques : l'homéoboîte. Le gène homéotique code pour une protéine appelée homéoprotéine.
- *L'homéoprotéine* est un facteur de transcription codé par un gène homéotique. Elle possède une séquence en acides aminés commune à toutes les homéoprotéines : l'homéodomaine.
- *L'homéoboîte* est une séquence de 180 paires de base nucléotidiques qui code pour l'homéodomaine.
- *L'homéodomaine* est une séquence de 60 acides aminés dont la conformation tridimensionnelle reconnaît spécifiquement des régions régulatrices de certains gènes.

Les gènes homéotiques s'expriment pendant la gastrulation et sont contrôlés par les gènes de segmentation *gap* et *pair-rule*. Mais ils exercent aussi un contrôle mutuel. Ils déterminent la structure de chaque segment, généralement définie par la paire d'appendices qu'ils portent : leur mutation entraîne le changement d'identité du segment qui se transforme en un autre segment porteur d'appendices différents.

Ces gènes sont tous portés par la 3^e paire de chromosomes. Leur domaine d'expression s'étend généralement sur plusieurs segments avec parfois une région de plu, forte expression. Leur ordre sur le chromosome 3 correspond à l'ordre de leurs limites antérieures, d'expression. La plupart sont groupés en deux complexes répartis en deux régions (figure 14).

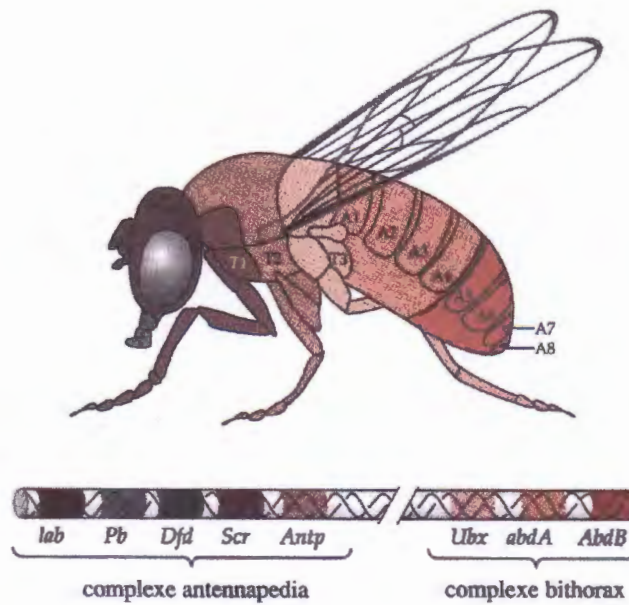


Figure 14 : les domaines ou fonctionnement les gènes des complexe bithorax et antennapedia chez la drosophile.

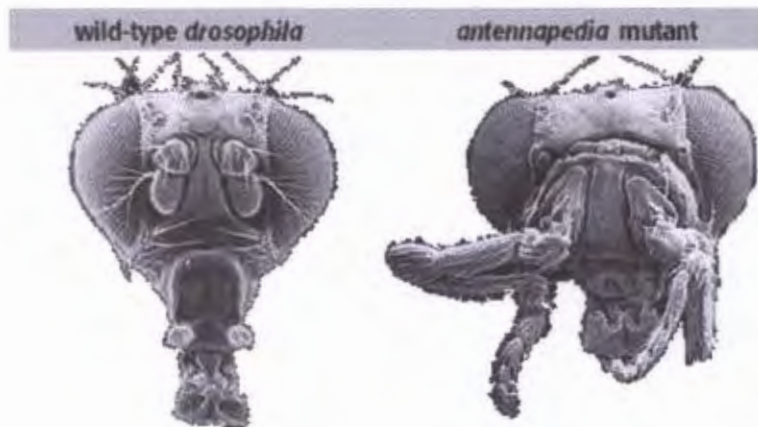


Figure 15 : faces antérieures de têtes de drosophile de type sauvage (A) et mutante homéotypique (B).

4. LES MUTATIONS

Le complexe Antennapedia regroupe 5 gènes déterminant les segments céphaliques et les 2 premiers segments thoraciques. Parmi eux, le gène *Antennapedia (Antp)* détermine l'identité du 2^e segment thoracique caractérisé

par une paire de pattes. Dans le mutant *Antennapedia dominant*, le gène s'exprime dans la tête aussi bien que dans le thorax et une paire de pattes se développe à la place des antennes dans le segment antennaire. Le mutant *Antennapedia récessif* n'exprime pas le gène dans le 2^e segment thoracique où une paire d'antennes apparaît à la place d'une paire de pattes (Figure 14, 15)

Le complexe bithorax réunit 3 gènes déterminant l'identité du 3^e segment thoracique et des 8 segments abdominaux. Parmi eux, le gène *Ultrabithorax (Ubx)* détermine l'identité du 3^e segment thoracique. Quand il ne s'exprime pas, ce segment, qui porte normalement une paire d'haltères à la place des ailes forme un second segment thoracique portant une paire d'ailes : d'où une Mouche (Diptère) à 2 paires d'ailes ! (Figure 16).

En résumé, la détermination des axes et de la segmentation de la drosophile est le fait d'une cascade de gènes qui s'expriment progressivement dans le temps, interagissent entre eux et exercent par ailleurs un contrôle sur les gènes de la génération suivante :

Des gènes à effet maternel déterminent les axes antéro-postérieur et dorso-ventral et contrôlent l'activation des gènes *zygotiques gap*;

Des gènes *gap* interagissent entre eux pour déterminer des ensembles plurisegmentaires et contrôler l'expression des gènes *pair-rule*;

Les gènes *pair-rule* interagissent entre eux pour déterminer la segmentation de ces régions plurisegmentaires et contrôler les gènes de polarité segmentaire;

Enfin, les gènes *gap* et *pair-rule* interagissent pour contrôler les gènes *homéotiques* qui déterminent la structure de chaque segment

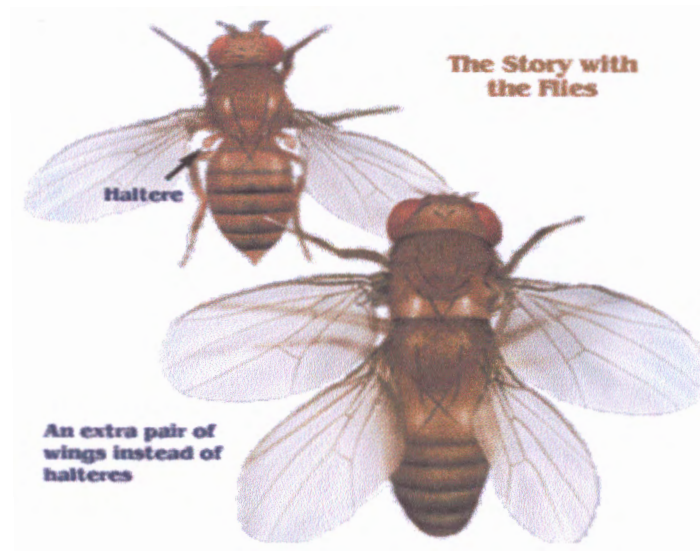


Figure 16 : drosophile mutante homéotypique pour le gène ultrabithorax.

CONCLUSION

Conclusion

La drosophile se reproduit rapidement, la femelle pond environ 500 œufs qui peuvent se développer en huit jours, et elle possède des chromosomes géants dans ses glandes salivaires, elle est très souvent utilisée dans différents protocoles de recherche. Elle a même permis à des chercheurs de remporter un prix Nobel. En procédant à des manipulations génétiques, il a été possible, entre autres, de repousser les limites du vieillissement et de prolonger la vie de ces insectes de 40 à 50 %.

La mouche est tellement peu appréciée par les gens qu'on l'a souvent peinte entourée de fruits dans les natures mortes afin de représenter le principe de l'éternel combat entre le bien et le mal. La mouche y symbolisait le diable par opposition au papillon, plus apprécié

Le rôle de la drosophile ne consiste pas à embêter les humains. Bien que sa présence près de nos fruits et légumes ainsi que sa multiplication rapide ne soient pas appréciées à l'intérieur de nos demeures, elle est utile pour accélérer la décomposition des végétaux. Les spores que la femelle transporte et dépose avec ses œufs favorisent le développement des levures et le processus de fermentation

BIBLIOGRAPHIE



Bibliographie

- (1) Frédéric LINTS (1991). Génétique 3. 3 édition : office international e librairie bruxelles. P 44.
- (2) Jonathan SLACK. Biologie de développement. De BOECK LARCIER. P : 251.
- (3) RUDIGER WEHNER; walter GEHRING. Biologie et physiologies animales. Traduction de la 23 édition : de BOECK université THEINE VERLOG. Pp : 178-181.
- (4) BALINSKY, B. I (1981). An introduction to embryology. 5 editions: Saunders, Philadelphia. Pp: 224-226.
- (5) André Beaumont; Pierre cassier; jean- Paul truc hot (1998). Biologie et physiologie animales. DUNOD, Paris. Pp : 194-300.
- (6) Gilbert; Griffith; LEWONTEN; Miller; Suzuki; WESSER (2006). Introduction à l'analyse génétique. De BOECK Paris. Pp:581-82.
- (7) Gilbert Scott (2004). Biologie de développement. 2 édition : de BOECK bruxelles. P : 248.
- (8) Jean fouacier ; Raphaël franquette. Embryologie descriptive. 2 édition : DUNOD France. pp : 43-46.
- (9) LIPTIN. M (1991). Mechanics and genetic of cell shape change during drosophila ventral furrow formation. Plenum, New York. Pp: 199-212.
- (10) ALAIN COLLENT; jaque Signoret (1991). L'organisme en développement. Edition des sciences et des arts. P : 144.
- (11) Gibson MC, Schubiger G. (1999). Hedgehog is required for activation of engrailed during regeneration of fragmented Drosophila imaginal discs. Développement. 126(8):1591-9.
- (12) Tanaka M, Wechsler SB, Lee IW, Yamasaki N, Lawitts JA, Izumo S. (1999) Complex modular cis-acting elements regulate expression of the cardiac specifying homeobox gene Csx/Nkx2.5. Development. 126(7):1439-50

Gènes du développement et morphogénèse chez la drosophile

Résumé :

La drosophile est un organisme modèle utilisé pour la recherche en biologie, en particulier dans les domaines de la génétique et la génétique du développement de la drosophile. Notre travail consiste en une étude du développement embryonnaire et larvaire, en concentrant sur le rôle des gènes du développement dans la morphogénèse, ainsi que les différentes mutations génétiques chez la drosophile.

Mots clés : Drosophile, développement, morphogénèse.

Abstract :

The fruit fly is a model organism used for research in biology, particularly in the fields of genetics and genetic development of Drosophila. Our work is a study of embryonic and larval development, focusing on the role of genes in development and morphogenesis, as well as different genetic mutation known at drosophila.

Key words : drosophila, development, morphogenesis

الملخص:

ان ذبابة الخل هي نموذج كثير الاستعمال في البحوث البولوجية، خاصة في مجال الوراثة و الوراثة التطورية. هذا العمل يحتوي على ملخص التطور الجنيني و البرقي عند ذبابة الخل، دور الجينات التطورية في بناء الجسم، كذلك مختلف التغيرات الوراثية عند ذبابة الخل.

الكلمات المفتاحية: ذبابة الخل، التطور، التكوين الجنيني