

LES AUTEURS

Jean-Pierre Aubin est professeur émérite de l'Université Paris-Dauphine, chercheur au CREA et au LASTRE (Laboratoire d'Applications des Systèmes Tychastiques Régulés), et spécialiste de la théorie de la viabilité et de ses applications.

aubin.jp@gmail.com

Jean-Claude Bacri est professeur à l'Université Paris 7. Ses recherches se situent dans le domaine de la matière molle : instabilités et structuration, écoulements dans les milieux poreux, et propriétés physiques des ferrofluides, plus particulièrement en vue de leur utilisation dans le domaine biomédical.

jcbac@ccr.jussieu.fr

Arndt Benecke est expérimentateur-théoricien travaillant sur la plasticité génomique. Il est responsable de l'équipe « Systems Epigenomics » à l'Institut des Hautes Études Scientifiques et à l'Institut de Recherches Interdisciplinaires.

arndt@ihes.fr

Steffen Bohn est chargé de recherche CNRS au Pôle « Matière et Systèmes Complexes » (UMR 7057 CNRS-Paris 7) de l'Université Denis Diderot. Son activité de physique expérimentale et théorique porte sur la croissance des plantes et plus généralement la formation de structures.

steffen.bohn@paris7.jussieu.fr

Yves Bouligand est directeur de laboratoire émérite de l'École Pratique des Hautes Études et il a dirigé l'une des équipes du Centre de Cytologie Expérimentale du CNRS à Ivry-sur-Seine. Ses recherches ont porté sur divers tissus et cellules comportant des phases cristallines liquides, comme dans certains chromosomes et membranes, et aussi des systèmes analogues stabilisés, de type composite, présents dans les formations squelettiques.

yves.bouligand@univ-angers.fr

Paul Bourguine est directeur de l'Institut des Systèmes Complexes de Paris Ile-de-France. Il est membre du CREA à l'École Polytechnique.

bourgine@shs.polytechnique.fr

Hugues Chaté est physicien au CEA-Saclay. Il travaille sur les comportements collectifs dans les systèmes hors d'équilibre.

chate@dsd-mail.saclay.cea.fr

Stéphane Douady est directeur de recherche CNRS au laboratoire Matière et Systèmes Complexes. Il étudie les systèmes dynamiques, les milieux granulaires, et la morphogénèse, particulièrement en biologie et géologie.

douady@lps.ens.fr

Florence Elias est maître de conférences à l'Université Paris 6. Ses recherches portent sur les propriétés physiques de fluides complexes : morphologies de systèmes contenant des particules en interaction, et propriétés macroscopiques de mousses liquides en relation avec leur structure interne.

elias@ccr.jussieu.fr

Sara Franceschelli est maître de conférences à l'École Normale Supérieure des Lettres et Sciences Humaines et chercheur rattaché à l'équipe Rehseis. Elle travaille sur l'histoire de la physique non-linéaire et sur les interfaces de cette physique avec d'autres disciplines.

sfrances@ens-lsh.fr

Jean-Louis Giavitto est chercheur en informatique au CNRS et directeur-adjoint du laboratoire IBISC (Informatique, Biologie Intégrative et Systèmes Complexes) de l'Université d'Évry. Ses travaux portent sur les nouveaux modèles de calculs (en particulier ceux inspirés par les

processus biologiques), les représentations du temps et de l'espace, et l'usage de notions de topologie combinatoire dans les langages de programmation.

giavitto@ibisc.univ-evry.fr

Guillaume Grégoire est maître de conférences à l'Université Denis Diderot-Paris 7. Il mène ses activités de recherche au sein du Pôle « Matière et Systèmes Complexes » (UMR 7057 CNRS-Paris 7), où il étudie des systèmes physiques hors d'équilibre grâce à des outils de physique statistique.

Pascal Hersen est actuellement chercheur Post Doctorant au Center for Genomics Research à l'Université Harvard aux États-Unis. Ses recherches portent principalement sur la morphogenèse des dunes, la dynamique de la réponse osmotique chez la levure (*S. Cerevisiae*) et sur quelques problèmes de brisure de symétrie dans des écoulements tournants.

phersen@gmail.com

François Képès, directeur de recherche au CNRS, co-fondateur et directeur scientifique du Programme d'Épigénomique de Génopole®) (Évry), ancien professeur de biologie à l'École Polytechnique, est biologiste cellulaire et génomicien.

kepes@epigenomique.genopole.cnrs.fr

Annick Lesne est chercheur CNRS à l'Institut des Hautes Études Scientifiques. Elle travaille sur la modélisation mathématique et physique des mécanismes de régulation des systèmes vivants.

lesne@ihes.fr

Didier Marchand est paléontologue au Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne, UMR 5561. Il s'est spécialisé dans les relations qui existent entre évolution morphologique et embryogenèse et donc dans la mise en place des grands plans d'organisation.

didier.marchand1@online.fr

Andras Paldi est directeur d'études à l'École Pratique des Hautes Études et chercheur au

Généthon. Ses recherches portent sur les mécanismes épigénétiques de la régulation d'expression génique et les phénomènes épigénétiques.

paldi@genethon.fr

Jean Petitot est directeur d'études à l'École des Hautes Études en Sciences Sociales et directeur du CREA (École Polytechnique). Ses recherches portent sur les modèles mathématiques en neurosciences cognitives.

petitot@shs.polytechnique.fr

Nadine Peyriéras est chercheur CNRS au laboratoire DEPSN à l'Institut Alfred Fessard de Gif-sur-Yvette. Ses recherches portent sur l'embryogenèse et le développement du *Zebrafish*.

peyriera@iaf.cnrs-gif.fr

Denise Pumain est professeur à l'Université Paris I, membre de l'Institut Universitaire de France, géographe, membre fondateur de l'UMR Géographie-cités et directeur de la revue électronique Cybergeographie, European Journal of Geography.

pumain@parisgeo.cnrs.fr

Caroline Smet-Nocca est chimiste de formation et travaille avec Arndt Benecke sur le découplage de la signalisation épigénétique et de la régulation transcriptionnelle dans le cadre des maladies génétiques et des leucémies myéloïdes à l'Institut de Recherches Interdisciplinaires.

caroline.smet@ibl.fr

Antoine Spicher travaille avec Jean-Louis Giavitto au laboratoire IBISC (Informatique, Biologie Intégrative et Systèmes Complexes) de l'Université d'Évry. Il étudie l'usage de notions de topologie combinatoire dans les langages de programmation pour la simulation de systèmes dynamiques.

aspicher@ibisc.univ-evry.fr

James Tabony est directeur de recherche au Commissariat à l'Énergie Atomique, Direction des Sciences du Vivant, Département Réponse et Dynamique Cellulaires, CEA Grenoble, où il étudie le problème de l'auto-organisation biologique.

james.tabony@cea.fr

TABLE DES MATIÈRES

Les auteurs	3
Chapitre 1 INTRODUCTION	13
<i>Annick Lesne et Paul Bourgine</i>	
1.1 Les questions fondamentales	13
1.1.1 La notion de forme	13
1.1.2 Quelques pistes pour parcourir le monde des formes	14
1.1.3 Les formes et leur cause	15
1.1.4 Modéliser la morphogénèse	15
1.2 Morphogénèse	16
1.2.1 Mécanismes générateurs de formes	16
1.2.2 Formes à l'équilibre, hors d'équilibre, ou loin de l'équilibre	17
1.2.3 Irréversibilité	17
1.2.4 Auto-assemblage et auto-organisation	17
1.3 Instabilités, transitions de phase et brisures de symétrie	18
1.3.1 Transitions de phase, bifurcations et instabilités	18
1.3.2 Brisures de symétrie	19
1.3.3 Ordre local	19
1.3.4 Émergence	20
1.3.5 Formes fractales	20
1.4 Formes inanimées et formes vivantes	21
1.4.1 Quelques questions	22
1.4.2 La question de la spécificité des formes vivantes	22
1.4.3 Formes fonctionnelles	23
1.4.4 Programme génétique, auto-organisation et épigénomique	24
1.4.5 Robustesse et variabilité des formes vivantes	24
1.5 Panorama de l'ouvrage	25
Bibliographie	26
Chapitre 2 AUTO-ORGANISATION À L'ÉQUILIBRE. LE FERROFLUIDE :	
UN SYSTÈME MODÈLE	27
<i>Jean-Claude Bacri et Florence Elias</i>	
2.1 Introduction : situation par rapport aux autres chapitres	27
2.2 Généralités : systèmes physiques auto-organisés à l'équilibre	28
2.2.1 Exemples de systèmes physiques auto-organisés	28
2.2.2 L'origine de l'ordre	31
2.2.3 Le nombre de Bond	33
2.2.4 La taille des domaines et le choix du motif	34
2.2.5 Résumé	34

2.3	Morphologies dans les ferrofluides	34
2.3.1	Le ferrofluide : un système modèle pour l'étude des structures	34
2.3.2	Bandes et bulles, mousses et anneaux dans les ferrofluides ...	38
2.3.3	Influence de l'histoire : conditions initiales et conditions de formation	40
2.3.4	À l'origine des motifs : les instabilités	43
2.4	Conclusion	48
	Bibliographie	49
Chapitre 3	RÉSEAUX DE FRACTURES HIÉRARCHIQUES	50
	<i>Steffen Bohn</i>	
3.1	Introduction	50
3.2	La formation des réseaux de fractures hiérarchiques	51
3.3	Réseau de fractures comme une division hiérarchique de l'espace ...	52
3.4	Une échelle caractéristique	54
3.5	Conclusion	55
Chapitre 4	CRISTAUX LIQUIDES ET MORPHOGENÈSE	58
	<i>Yves Bouligand</i>	
4.1	Carapaces et séries d'arceaux	58
4.2	« Contreplaqués hélicoïdaux »	60
4.3	Cristaux liquides cholestériques et analogues stabilisés	62
4.4	Spécificité et diversité des cristaux liquides	64
4.4.1	Molécules mésogènes	65
4.4.2	Structure des cristaux liquides	65
4.4.3	Transitions de phase	67
4.5	Cristaux liquides et analogues stabilisés en biologie : un fait général	67
4.5.1	Muscles	68
4.5.2	Figures myéliniques et membranes cellulaires fluides	68
4.5.3	Membranes stabilisées	69
4.5.4	Analogues nématiques et cholestériques	69
4.5.5	Les limites d'un fait général	70
4.6	Auto-assemblages cristallins liquides	70
4.7	Courbure et structure	71
4.7.1	Diversité des courbures des cristaux liquides et de leurs analogues	72
4.7.2	Géométrie des différentes courbures	73
4.7.3	Coefficients élastiques et courbures spontanées	76
4.8	Systèmes lyotropes et fluidité cellulaire	78
4.9	Liquides à surfaces parallèles et origine géométrique des formes	81
4.9.1	Bonnets et selles de cheval : surfaces elliptiques ou hyperboliques	82
4.9.2	Cyclides de Dupin dans les cristaux liquides	84
4.10	Germes et textures de cristaux liquides : leurs analogues biologiques	87

4.11 Nature topologique des textures cristallines liquides	91
4.11.1 Rubans de Möbius	92
4.11.2 Paires d'anneaux enlacés	93
4.12 Cristaux liquides et mécanismes d'horlogerie	94
Bibliographie	95
Chapitre 5 AUTO-ORGANISATION BIOLOGIQUE PAR PROCESSUS RÉACTIF	98
<i>James Tabony</i>	
5.1 Auto-organisation dynamique dans des systèmes physiques	101
5.2 Auto-organisation dans des colonies d'organismes vivants	103
5.3 Auto-organisation par réaction-diffusion : des bandes dans une éprouvette	105
5.4 L'auto-organisation des microtubules	108
Bibliographie	116
Chapitre 6 LES DUNES	118
<i>Stéphane Douady et Pascal Hersen</i>	
6.1 Découverte	118
6.2 Le vent force le sable ... qui vole et lui vole sa force	119
6.3 La dune minimale	119
6.4 Le vent court sur la dune ... et la pousse	120
6.5 Le régime de vent forme la dune ?	120
6.6 Comment comprendre la forme de barchane ?	122
6.7 Le paradoxe des couloirs ... ou le problème des dunes entre elles ...	124
6.8 Le vent n'est jamais constant	125
6.9 Les dunes ne sont pas isolées	125
6.10 Le grain de sable, la dune, le couloir de dunes ... Quid de l'individu, des flux, de la forme ?	127
Bibliographie	128
Chapitre 7 MORPHODYNAMIQUE DE LA VOIE SÉCRÉTOIRE	129
<i>François Képès</i>	
7.1 Quelques rappels préliminaires	129
7.2 Introduction	130
7.2.1 Membrane cellulaire et translocation	130
7.2.2 Voie sécrétoire eucaryote	131
7.2.3 Autres compartiments eucaryotes	133
7.2.4 Cytoplasme, cytosquelette et compartimentation	133
7.3 Morphodynamique des membranes	134
7.3.1 Membranes biologiques	134
7.3.2 Ségrégation	134
7.3.3 Scission	137
7.3.4 Fusion	141

7.4	Modèles fonctionnels	142
7.5	Conclusions	145
7.5.1	Thèmes	145
7.5.2	Perspectives évolutives	146
7.5.3	Questions	147
7.5.4	Perspectives	147
	Bibliographie	148
Chapitre 8 DE L'ÉPIGÉNOMIQUE À L'ÉMERGENCE MORPHOGÉNÉTIQUE.....		153
<i>Caroline Smet-Nocca, Andràs Paldi et Arndt Benecke</i>		
8.1	Héritage génétique, régulation de l'expression génétique et dynamique chromatinienne	155
8.1.1	Transcription des gènes et régulation de l'expression génétique	156
8.1.2	Structure génomique et son impact sur la régulation transcriptionnelle	156
8.2	Mécanismes épigénétiques, héritage épigénétique, et différenciation cellulaire	159
8.2.1	La méthylation de l'ADN : marqueur épigénétique de la répression transcriptionnelle	160
8.2.2	Organisation structurale et fonctionnelle de la chromatine : une régulation spatio-temporelle	163
8.3	Couplage entre l'épigénétique et la régulation de l'expression génétique	168
8.3.1	Couplage entre réparation de l'ADN et transcription	169
8.3.2	CBP/p300, des HATs impliquées dans la croissance cellulaire, la différenciation et le développement	171
8.3.3	Épigénétique et oncogénèse	172
8.4	Morphogénomique	174
	Bibliographie	177
Chapitre 9 MORPHOGENÈSE ANIMALE		179
<i>Nadine Peyriéras</i>		
9.1	L'acquisition de la diversité cellulaire	181
9.1.1	Hétérogénéité de l'œuf, qu'est-ce qui est déjà joué dès la fécondation ?	182
9.1.2	L'interaction des cellules avec leur environnement et l'hypothèse « dehors dedans »	183
9.2	La tradition anatomique de l'embryologie, identification des brisures de symétrie et caractérisation des champs morphogénétiques	183
9.2.1	Brisure de symétrie au cours de l'embryogénèse précoce	184
9.2.2	Formation de frontières et de compartiments au cours de l'organogénèse	187
9.3	L'approche « bottom-up » de la Biologie du Développement	189
9.3.1	Dynamique des interactions moléculaires et génétiques dans la formation de patterns	190

9.3.2	Le concept de morphogène et la génération de patrons (<i>patterns</i>) par effet de seuil	191
9.3.3	La formation des somites chez les vertébrés : un modèle d'oscillateurs couplés	194
9.4	La reconstruction des morphodynamiques cellulaires et le renouvellement de la tradition anatomique de l'embryologie	195
9.4.1	Mouvements et déformations cellulaires dans la morphogenèse	196
9.4.2	Adhérence cellulaire et contraintes biomécaniques dans l'embryon	197
9.4.3	Le modèle de la tenségrité	198
9.5	En forme de conclusion	198
	Bibliographie	200
Chapitre 10	LA PHYLOTAXIE	202
	<i>Stéphane Douady</i>	
10.1	Découverte	202
10.2	Pourquoi ?	203
10.3	Comment ?	206
10.4	L'arbre de Van Iterson... Élagué !	207
10.5	Dynamique	209
10.6	Conclusion	210
	Bibliographie	211
Chapitre 11	LA LOGIQUE DES FORMES	212
	<i>Didier Marchand</i>	
11.1	Introduction	212
11.2	La paléontologie et le temps	213
11.3	De la cellule à l'organisme pluri-cellulaire : un « lego » de plus en plus complexe	214
11.4	Les grands plans d'organisation : au Cambrien inférieur, tout est en place	215
11.5	L'embranchement des vertébrés : un bel exemple de péramorphose ..	217
11.6	Les anomalies de développement : une ouverture vers de nouvelles morphologies	219
11.7	Le cerveau comme dernier espace de liberté	221
11.8	Conclusion	222
	Bibliographie	223
Chapitre 12	LES FORMES ÉMERGEANT DU MOUVEMENT COLLECTIF	224
	<i>Hugues Chaté et Guillaume Grégoire</i>	
12.1	Introduction	224
12.2	Vers un modèle minimal	226
12.2.1	Les ingrédients	226

12.2.2	Le formalisme	226
12.2.3	Les résultats de Vicsek <i>et al.</i>	229
12.3	Des formes en l'absence de cohésion	230
12.3.1	Se déplacer en bandes auto-organisées	230
12.3.2	Trajectoires microscopiques et formes	233
12.4	Avec cohésion : goutelettes en mouvement	233
12.4.1	Diagramme des phases et forme des goutelettes	233
12.4.2	Cohésion brisée lors de la mise en mouvement	235
12.5	Retour à la nature	235
	Bibliographie	236
Chapitre 13 SYSTÈMES DE VILLES ET NIVEAUX D'ORGANISATION		238
<i>Denise Pumain</i>		
13.1	Trois niveaux d'observation du fait urbain	239
13.1.1	Des propriétés émergentes au niveau de la ville	239
13.1.2	La structure du système des villes	241
13.2	Une interprétation fonctionnelle de l'organisation hiérarchique	245
13.2.1	La ville au quotidien	245
13.2.2	Les fonctions du système des villes	247
13.3	Les interactions qui construisent les niveaux	249
13.3.1	Les interactions constitutives des formes des villes	249
13.3.2	Les interactions constitutives des systèmes de villes	252
13.4	Les modèles de systèmes complexes pour la morphogenèse urbaine	256
13.4.1	Les villes, objets spatiaux	256
13.4.2	Villes et objets fractals	257
13.4.3	De l'espace-support à l'espace relationnel et conformant	258
	Bibliographie	260
Chapitre 14 NIVEAUX D'ORGANISATION ET MORPHOGENÈSE :		
LE POINT DE VUE DE D'ARCY THOMPSON		264
<i>Yves Bouligand</i>		
14.1	Jeux de construction	265
14.1.1	Synthèses chimiques et biosynthèses	266
14.1.2	Assemblages supramoléculaires en réseaux	267
14.1.3	Modèles moléculaires et supramoléculaires	269
14.2	Jeux aquatiques	270
14.2.1	Formes hydrostatiques	270
14.2.2	Figures hydrodynamiques	271
14.2.3	Adaptations morphologiques à l'hydrodynamique de l'environnement	272
14.3	Les fragiles architectures de la diffusion	273
14.3.1	Diffusion en situation hydrostatique	273
14.3.2	Diffusion en situation hydrodynamique	275
14.4	Stabilisation et remaniement des formes	276
14.5	Le problème des fortes courbures locales et nouvelles perspectives ..	277
14.6	Théories morphogénétiques particulières et générales	279
14.6.1	Rôle direct ou indirect du génome en morphogenèse	279

14.6.2 Brisures de symétrie et différenciation	281
14.6.3 Nouvelles perspectives en morphogénèse et notion de viabilité	284
Bibliographie	286
Chapitre 15 LES MODÈLES MORPHOGÉNÉTIQUES DE RENÉ THOM	288
<i>Jean Petitot</i>	
15.1 Le contenu général du modèle	288
15.2 Morphodynamique et stabilité structurelle	290
15.3 La théorie des systèmes dynamiques	291
15.4 La théorie des singularités et les modèles morphogénétiques « élémentaires »	294
15.5 Les principes des modèles morphodynamiques	296
15.6 Les modèles de morphogénèse	296
Bibliographie	297
Chapitre 16 MORPHOGENÈSE, STABILITÉ STRUCTURELLE ET PAYSAGE ÉPIGÉNÉTIQUE	298
<i>Sara Franceschelli</i>	
16.1 La correspondance	298
16.2 Le modèle de Delbrück	301
16.3 Stabilité structurelle et champ morphogénétique	302
16.4 Paysage épigénétique : une image mentale, une métaphore... de quoi ?	303
16.5 Interprétations	307
Bibliographie	308
Chapitre 17 ANALYSE MORPHOLOGIQUE ET MUTATIONNELLE : DES OUTILS POUR LA MORPHOGENÈSE	309
<i>Jean-Pierre Aubin et Annick Lesne</i>	
17.1 Objectifs	309
17.2 Motivations	311
17.2.1 Problèmes de co-viabilité	312
17.2.2 Morphogénèse biologique	314
17.2.3 Traitement de l'image	314
17.2.4 Optimisation de forme	315
17.2.5 Économie dynamique	315
17.2.6 Propagation de front	315
17.2.7 Robotique visuelle	316
17.2.8 Analyse d'intervalles	316
17.3 Genèse de l'analyse morphologique	316
17.4 De l'optimisation de forme à l'analyse multivoque	317
17.5 Vitesses des tubes comme mutations	320
17.6 Analyse mutationnelle	321
17.7 Équations morphologiques	323
Bibliographie	326

Chapitre 18 MORPHOGÉNÈSE INFORMATIQUE	328
<i>Jean Louis Giavitto et Antoine Spicher</i>	
18.1 Comprendre le développement pour expliquer le vivant	328
18.1.1 L'animal-machine	328
18.1.2 De l'auto-reproduction au développement	330
18.1.3 Le développement comme un système dynamique	330
18.1.4 Quel formalisme pour les systèmes dynamiques à structure dynamique ?	334
18.2 Les systèmes de réécriture	336
18.2.1 Introduction	336
18.2.2 Système de réécriture et simulation des systèmes dynamiques	337
18.3 Réécriture de multi-ensembles et modélisation chimique	339
18.3.1 Quelques exemples d'application	340
18.3.2 Les systèmes de Păun et la compartimentalisation	343
18.3.3 Une parenthèse : application à la programmation parallèle	344
18.4 Les systèmes de Lindenmayer et la croissance des structures linéaires	345
18.4.1 Croissance d'une structure filamenteuse	345
18.4.2 Croissance d'une structure arborescente	346
18.5 Au-delà des structures linéaires : calculer une forme pour la comprendre	348
Bibliographie	350