

Cœlome et métamérie

Proposition de plan détaillé

T. JEAN¹ (2011)

AVERTISSEMENT

Ce sujet est particulièrement épineux et son appréhension ne fait l'objet d'aucun consensus parmi les préparateurs de concours. Le corrigé proposé n'est rien de plus qu'une possibilité de traitement du sujet ; il ne s'agit en aucun cas d'un modèle et encore moins de la « meilleure » solution possible. Certaines notions traitées sont probablement à la limite du programme et les différents points abordés peuvent être organisés différemment. À vous de vous approprier ces contenus pour en faire votre propre matière.

Ce corrigé est adapté au programme du concours B (ENV ENSA) en tenant compte du peu de notions disponibles en biologie du développement et en biologie évolutive. Si j'avais dû traiter ce sujet pour l'Agrégation, je n'aurais pas fait le même plan (j'aurais groupé les parties I et II dans une première partie, puis j'aurais fait une partie entière sur le développement et enfin une grande partie sur les aspects évolutifs ; les aspects systématiques ici abordés en I auraient probablement été intégrés à la partie III).

Introduction

◆ Les **Bilatériens** ou **Triploblastiques** (= Triblastiques) sont de loin les Métazoaires les plus diversifiés, comprenant presque toutes les espèces animales actuelles (1 200 000 espèces décrites selon LECOINTRE & LE GUYADER, 2009). Il s'agit d'Animaux caractérisés notamment par une **symétrie bilatérale** et un **embryon** qui présente trois **feuillet embryonnaires** : un feuillet externe, l'**ectoderme** (ou ectoblaste), un feuillet interne, l'**endoderme** (ou endoblaste) et un feuillet médian, le **mésoderme** (ou mésoblaste). Dans ce sujet, on appellera mésoderme aussi bien le feuillet embryonnaire que l'ensemble des structures qui en dérivent au cours du développement². Chez un grand nombre de Bilatériens, on constate la formation précoce au cours de l'ontogenèse d'une (ou plusieurs) cavité(s) liquidienne(s) limitée(s) par des parois mésodermiques : le **cœlome**. Chez trois embranchements (Annélides, Arthropodes et Vertébrés), le corps peut présenter un **tronçonnement le long de l'axe antéropostérieur avec répétition d'unités semblables** : c'est la **métamérie** ; les unités qui se répètent le long de l'axe antéropostérieur sont des **métamères** (= **segments**, = **somites**). Ces notions ont longtemps été considérées comme majeures dans la définition des affinités systématiques et évolutives entre les embranchements animaux. Dès lors, on peut chercher la cause de cette considération pour le cœlome et la métamérie et s'intéresser plus précisément aux relations entre ces deux notions.

◆ *Quelles sont les relations **anatomiques et fonctionnelles** qui existent entre le cœlome et la métamérie ? Comment ces relations se mettent-elles en place et se modifient-elles au cours du **développement** ? Enfin, comment ces relations ont-elles évolué et en quoi sont-elles susceptibles de nous éclairer sur l'évolution et la classification des Bilatériens ?*

◆ Dans une première partie, nous évoquerons la diversité des relations structurales entre cœlome et métamérie pour comprendre en quoi elles ont jadis fondé la définition des grands plans d'organisation. L'examen des relations structurales nous amènera à envisager ensuite, dans une seconde partie, les relations structure-fonction entre cœlome et métamérie en nous demandant si ces deux entités coopèrent physiologiquement ou tendent à remplir des fonctions plus ou moins distinctes. Enfin, cette étude ne saurait être complète sans un examen de la mise en place du cœlome, de la métamérie et de leurs relations au cours du développement qui permettront une interrogation sur l'origine évolutive de ces entités et de leurs relations : cela constituera notre dernière partie.

¹ Tanguy.Jean@univ-nantes.fr

² Il existe **plusieurs écoles terminologiques concernant les feuillet embryonnaires** :

- La première fait la différence entre -derme et -blaste (més- / endo- / ecto-)** : le suffixe **-blaste** fait référence au **territoire présomptif** (territoire non différencié qui donnera naissance au feuillet) et le suffixe **-derme** fait référence au **feuillet en place** (certains auteurs ne parlent donc de mésoderme que lorsque la structure triploblastique est en place).
- La seconde fait également la différence entre -derme et -blaste** : le suffixe **-blaste** renvoie au **feuillet embryonnaire *stricto sensu*** tel qu'il est observable dans les stades précoces du développement alors que le **suffixe -derme** renvoie aussi bien **au feuillet qu'à toutes les structures qui en dérivent**. Cette acceptation est plutôt celle employée traditionnellement par le corps médical.
- La troisième, la plus simple et la plus moderne** (employée notamment par tous les auteurs anglo-saxons modernes) **ne fait aucune différence entre -derme et -blaste. C'est celle que nous avons retenue.**

I. Des relations structurales diversifiées entre cœlome et métamérie chez les Bilatériens

A. Les Annélides : association du cœlome et de la métamérie

1. La métamérie homonome de beaucoup de Polychètes errantes et Oligochètes

- ◆ Exemple historique dans la définition des notions de cœlome et métamérie.
- ◆ Traiter et décrire en parallèle une **coupe transversale** et une **coupe longitudinale** dans le tronc de la Néréis (à simplifier beaucoup !!) : **insister sur les relations structurales entre cœlome et métamérie** (sacs cœlomiques, dissépiments, néphridies, chaîne nerveuse...)
Évitez les dessins en 3D, longs à réaliser et très moches s'ils sont ratés.

2. Une métamérie altérée chez certains taxons

- ◆ **Polychètes sédentaires** : fusion partielle de métamères, disparition de certains dissépiments, parfois régionalisation (exemple de l'Arénicole, avec apparition de branchies). Notion de **métamérie hétéronome**.
- ◆ Exemple des **Achètes** : anneaux externes ne correspondent pas à la métamérie interne, remplissage du cœlome par un tissu mésodermique nommé cœlenchyme. Notion de **pseudométamérie**.

3. Une faible régionalisation du corps

- ◆ Exemple de la Néréis : notion de **prostomium** (pas un métamère : absence de sacs cœlomiques ; porte des structures sensorielles), **péristomium** (= un ou deux métamères ; porte la bouche et des structures sensorielles, ganglions cérébroïdes), **pygidium** (pas un métamère : absence de sacs cœlomiques ; porte l'anus)
NB Présence d'une tête (= structure située dans la région antérieure portant une bouche et des structures sensorielles), bien développée chez la Néréis, réduite chez le Lombric
- ◆ Régionalisation de l'intestin : **endoderme non affecté par la métamérie**

B. Les rapports entre cœlome et métamérie chez les grands embranchements non annéliens

1. Hémocœle et métamérie des Arthropodes

- ◆ **Stades embryonnaires précoces**. – **Métamérie homonome de sacs cœlomiques** puis les sacs fusionnent entre eux et avec le **blastocœle** : formation de l'**hémocœle**.
- ◆ **Adulte**. – Faire la coupe théorique d'un métamère simplifié, notion d'hémocœle (cœlome et blastocœle fusionnés au cours du développement embryonnaire > cavité dans laquelle baignent les organes). La métamérie affecte les structures mésodermiques (musculature...) et les structures ectodermiques (chaîne nerveuse, appendices...). *Pour ce qui concerne l'affectation du cœlome par la métamérie, on ne peut pas dire que la métamérie affecte vraiment l'hémocœle puisque cette cavité n'est pas séparée par des cloisons : la métamérie est donc ici externe et concerne certains organes internes, mais n'affecte pas la cavité générale. En outre, l'hémocœle n'étant pas limité par une paroi mésodermique, il ne s'agit plus d'un cœlome : il n'y a pas vraiment de cœlome chez un arthropode adulte.*
- ◆ **Régionalisation importante** :
 - a) fusion et réorganisation de métamères au cours du développement en régions fonctionnelles (= **tagmes**) > **métamérie** (très) **hétéronome**. Les stades embryonnaires précoces montrent une **métamérie homonome qui est rapidement altérée et subit la tagmatisation**.
 - b) Là encore, l'endoderme n'est pas affecté par la métamérie et il est régionalisé.

2. Un cœlome important mais une métamérie absente chez les Mollusques

- ◆ Cœlome = **cavité génitale (gonocœle)** et **cavité réno-péricardique (cardiocœle et néphrocœle)**.
Absence de métamérie.

Remarques :

1. On a cru déceler chez les **Polyplacophores** une certaine forme de métamérie : ils présentent en réalité une sériation des plaques dorsales et des néphridies mais cette **sériation** n'est absolument pas concordante, il ne s'agit donc pas d'une vraie métamérie.
2. On connaît aussi les **Neopilina (Monoplacophores)** chez lesquels on observe une sériation à peu près concordante (5 paires de branchies, 6 paires de néphridies, 8 paires de muscles rétracteurs du pied, 2 paires de gonades...) qui est vue soit comme une « **tentative** » de **métamérie** avortée, soit comme le témoin d'une **métamérie** qui serait une **synapomorphie (caractère dérivé propre) d'un ensemble Mollusques-Annélides** suivie d'une perte chez les autres Mollusques. Tout cela demeure âprement discuté.

3. Un cœlome et une métamérie relativement dissociés chez les Chordés (cas des seuls Vertébrés)

- ◆ Exemple possible d'un **Téléostéen** :
Cœlome formant une cavité générale (limite : péritoine) et une cavité péricardique (limite : péricarde), pas affecté par la métamérie
Organes métamérisés : néphrons, arc aortiques, branchies, vertèbres, nerfs rachidiens, muscles (myomères)
= structures méso- et endodermiques.
- ◆ Chez les **Amniotes** :
Cœlome formant en plus une cavité pleurale (limitée par la plèvre)
Métamérie s'estompant à l'état adulte : disparition plus ou moins complète pour les néphrons, les arcs aortiques, les muscles (Restent essentiellement les vertèbres, nerfs rachidiens pour l'ectoderme ; les muscles de la queue et les muscles intercostaux pour le mésoderme)
- ◆ Bilan : **pas de relation anatomique évidente entre cœlome et métamérie**, sauf peut-être pour les néphrons des Chondrichthyens, Téléostéens et Amphibiens (voir plus loin)
- ◆ **Régionalisation importante** :
 - a) La **régionalisation forte (tête, tronc, membres)** est peu dépendante du cœlome et de la métamérie.

b) Là encore, l'endoderme n'est pas affecté par la métamérie et il est régionalisé en un tube digestif constitué de plusieurs organes différents.

C. Cœlome et métamérie chez les Bilatériens, un socle dans la définition des grands plans d'organisation animaux

◆ Définition des principaux plans d'organisation à partir des coupes embryonnaires simplifiées et présentation sous forme d'un **arbre simplifié montrant les grands types de plans d'organisation** (ne pas se lancer dans la description monographique et catalogue de chaque exemple sous peine de perte de temps inutile).

Sur le schéma : notion d'état cœlomate, accœlomate, pseudocœlomate, principaux embranchements, Signalement des embranchements métamérisés

Commentaires : **vision traditionnelle de l'évolution animale**

Notion de **plan d'organisation** (= nature et disposition morpho-anatomique relative des organes composant un organisme) ; un plan d'organisation définit classiquement, en zoologie, un embranchement ou un ensemble d'embranchements.

Conclusion partielle

◆ Cœlome et métamérie ont longtemps fondé la **classification animale** et la vision qu'on avait de leur **phylogénie** jusqu'à il y a une quinzaine d'année. On notera qu'aucune structure endodermique n'est jamais affectée par la métamérie. Les **relations structurales** entre cœlome et métamérie sont **intimes** chez la plupart des **Annélides** sauf chez les Achètes où ces relations sont fortement altérées. Chez les autres **embranchements métamérisés (Arthropodes, Chordés)**, ces deux notions semblent **plus ou moins dissociables**, au moins sur un plan structural. En vertu du principe de la relation structure-fonction, on s'attend à trouver de **nombreuses coopérations fonctionnelles** entre cœlome et métamérie chez les Annélides, mais peut-être que des coopérations existent aussi chez les Chordés ou les Arthropodes : **comment le cœlome et la métamérie coopèrent-ils dans la réalisation des fonctions de l'organisme ?**

II. Cœlome, métamérie et relations cœlome-métamérie : des relations structure-fonction

A. Fonctions de relation

1. Soutien et locomotion : l'hydrosquelette des Annélides, une coopération cœlome-métamérie

◆ Décrire l'**hydrosquelette** des Annélides > prendre le **Lombric** pour changer : expliquer en quoi les **contractions péristaltiques** permettent la locomotion de l'animal.

Remarque : nécessité du maintien d'une certaine **turgescence** de la cavité cœlomique (à relier avec le maintien de l'équilibre hydrominéral)

◆ Existence de **structures spécialisées** dans la locomotion qui sont métamérisées : les **parapodes**. Faire le schéma d'un parapode et expliquer sommairement le fonctionnement (acicule attaché à des muscles obliques permettant la mobilité).

Remarque (hors programme)

Le cœlome seul, sans métamérie, peut intervenir dans la locomotion : cas du système ambulacraire des Échinodermes.

2. La métamérie du système nerveux, une « constante » chez les embranchements métamérisés ?

◆ **Métamérie du système nerveux** chez les **Annélides** (un ganglion par métamère), les **Arthropodes** (idem) et les **Vertébrés** (colonne vertébrale et nerfs rachidiens).

NB Coordination des activités du cœlome et des organes métamérisés chez les Annélides

Lien avec le cœlome moins évident chez les deux autres embranchements,

mais coordination évidente de la physiologie métamérique chez les Arthropodes

coordination moins évidente mais physiologie métamérique relictuelle chez les Vertébrés (mise en évidence, par exemple, par l'arc réflexion myotatique qui montre une segmentation virtuelle de la moelle épinière)

Important : notez au passage la **dualité du métamère** = à la fois unité de coordination et unité fonctionnelle relativement autonome.

3. Parois cœlomiques et protection des organes

◆ Exemple des Vertébrés : le **péricarde** protège le cœur, le **péritoine** protège la plupart des viscères, la **pleure** protège les poumons.

4. Cœlome annélidien et défenses

◆ Présence de **leucocytes** de type macrophages dans le cœlome des Annélides.

B. Fonctions de nutrition

1. Osmorégulation et excrétion : une coopération cœlome-métamérie

a. Chez les Annélides : la métanéphridie

◆ Principe de fonctionnement de la **métanéphridie annélidienne**, avec schéma à l'appui.

b. Chez les Vertébrés embryonnaires certains Vertébrés adultes (non amniotes)

◆ Le rein est une structure à la fois cœlomique et métamérisée (la seule !) chez les Vertébrés, au moins à l'état embryonnaire.

L'appareil excréteur est ici formé par la réunion dans une enveloppe mésodermique d'unités de base nommées néphrons. Le regroupement des néphrons forme :

- le **pronéphros**, situé en arrière de la tête, métamérisé, ouvert dans le coelome qu'on ne retrouve que chez les embryons ou les larves de Vertébrés.
- le **mésonephros** (qui dérive du pronéphros), situé dans la partie médiane du corps, métamérisé, qui constitue le rein définitif des « Anamniotes » (Chondrichthyens, Téléostéens, Amphibiens...)
- le **métanéphros** (qui dérive du mésonephros), situé à l'arrière du tronc, dépourvu de métamérie, qui constitue le rein définitif des Amniotes (Sauropsidés, Mammifères).

2. Le coelome, un milieu intérieur métamérisé chez les Annélides

◆ Chez les Annélides, **partage des activités de transport de nutriments, de gaz respiratoires et de déchets** entre **coelome** et **système circulatoire** clos (tous deux affectés par la métamérie). Le coelome est aussi un lieu de stockage de substances nutritives.

C. Fonctions de reproduction (Annélides surtout)

1. Coelome et métamérie dans la reproduction sexuée chez les Annélides

◆ Chez les **Polychètes**, il n'y a pas vraiment d'organes génitaux différenciés : les produits sexuels mâles ou femelles (**spermatogonies** ou **ovogonies**) bourgeonnent à partir de la **splanchnopleure** (formant des gonades transitoires) et s'accumulent dans le **coelome** ; cette production s'effectue au niveau de certains ou tous les métamères du **métasome**.

Notez que la plupart des Polychètes sont **gonochoriques** (= sexes séparés). Une transformation générale de nombreux métamères nommée **épiptoquie** accompagne la maturité sexuelle chez certains Annélides (avec passage d'un mode vie benthique à un mode de vie pélagique). Les gamètes sont évacués par rupture du tégument, par l'anus ou par les pores excréteurs selon les taxons.

◆ **Oligochètes** : hermaphrodites, présence de gonades bien différenciés (et conduits génitaux) dans certains métamères seulement. **Hirudinés** : idem.

2. Coelome et métamérie dans la reproduction asexuée des Annélides

◆ Certaines espèces d'Annélides sont capables de **scissiparité** : cas de *Dodecaria* où des métamères (dont le coelome est bourré de réserves) isolés peuvent chacun naître à quatre nouveaux vers (**schizométamérie tétragène**).

3. Coelome et métamérie dans la régénération

◆ De nombreuses Annélides possèdent la capacité de **régénérer** des parties ou plus moins importantes de leur corps : les métamères étant des unités semblables et répétitives, ils sont aisés à dupliquer et leur modèle d'édification repose toujours sur un même mode de fonctionnement moléculaire, encore largement non élucidé. Notons que les capacités de régénération varient selon les taxons considérés.

Conclusion partielle

◆ *Coelome et métamérie étant très imbriqués chez les Annélides, ils coopèrent à la réalisation de la plupart de leurs fonctions : les fonctions du coelome sont ici mises au service de l'organisation métamérique. Les coopérations sont beaucoup plus ténues et plus indirectes chez les Arthropodes et les Chordés où coelome et métamérie sont des entités plutôt indépendantes, tant dans l'organisation que dans le fonctionnement de l'animal, même si quelques cas de coopération claire sont à signaler (exemple de l'excrétion des Vertébrés embryonnaires, et des Téléostéens adultes). Ces relations que nous avons étudiées chez les adultes se mettent évidemment en place lors du développement et il paraît nécessaire de se pencher sur cet aspect du sujet. Cette étude peut ensuite conduire à envisager la dimension évolutive des relations coelome-métamérie : **comment les relations entre coelome et métamérie se mettent-elles en place au cours du développement ? comment se sont-elles mises en place et se sont-elles modifiées lors de l'évolution des Bilatériens ?***

III. Les relations coelome-métamérie : aspects ontogénétiques et phylogénétiques

A. Mise en place du coelome, de la métamérie et de leurs interrelations

1. Mise en place du coelome dans les stades précoces de l'embryogenèse : l'exemple amphibien

◆ **Neurulation** : creusement du **coelome** (approche descriptive)

S'appuyer sur des coupes, au moins une **coupe transversale de bourgeon caudal**.

L'étude des mécanismes moléculaires et cellulaire apporte-t-elle quelque chose pour un tel sujet ? Je ne le pense pas, mais je suis ouvert à la discussion.

Annélides et Arthropodes :

Hors programme

2. L'acquisition de la métamérie

a. Chez les Amphibiens

◆ Coelome des lames latérales non affecté par la métamérie, sauf les pièces intermédiaires qui donnent les néphrons et les conduits urinaires et génitaux (déjà évoqué).

Somatopleure et splanchnopleure : donnent divers organes ainsi que le péritoine, le péricarde...

Mise en place de la métamérie au niveau des somites qui donnent des os, des muscles et du derme ; certaines structures dérivées des somites (vertèbres par exemple) ou de structures dont la mise en place est contrainte par les somites (nerfs rachidiens par exemple) conservent la métamérie au cours de l'organogenèse jusque chez l'adulte.

b. Chez les Annélides : une étape post-embryonnaire

◆ **Larve trochophore** = résultat du développement embryonnaire

Développement post-embryonnaire : **addition postérieure de nouvelles bandes mésodermiques** ; ces bandelettes se creusent peu après leur formation d'un **coelome**.

3. Contrôle de la métamérie par les gènes homéotiques : l'exemple de la Drosophile

◆ Chez la Drosophile, la mutation du **gène Antennapedia** provoque l'apparition d'antennes à la place des yeux : c'est une **homéose**, une anomalie de positionnement d'un organe le long de l'axe antéro-postérieur. *Antp* est donc un gène homéotique. On sait désormais que l'expression de ces gènes (on en compte huit chez la Drosophile, formant le complexe Hom) le long de l'axe antéro-postérieur conditionne le devenir des métamères de la Drosophile.

La **spécification des segments** se fait, selon l'axe antéro-postérieur, de **façon corrélée à l'ordre des gènes homéotiques** sur le chromosome (colinéarité de la disposition des gènes homéotiques sur le chromosome avec l'ordre des domaines d'expression dans l'embryon).

B. Coelome, métamérie et évolution des Bilatériens

1. Les gènes homéotiques, des gènes présents chez tous les Bilatériens

◆ Des substitutions de gènes Hom avec des gènes Hox de souris démontrent des effets semblables.

◆ Les **gènes homéotiques** sont des gènes présents chez tous les Bilatériens (leur nombre varie toutefois selon les groupes considérés) ; ils codent l'organisation antéro-postérieure des Animaux, contrôlant le positionnement des organes le long de cet axe. Pourtant, tous les Bilatériens ne sont pas métamérisés : ces gènes codent donc la métamérie dans les embranchements métamérisés et pas dans les autres, alors qu'ils sont bien exprimés dans les deux cas.

◆ Explication : notion de « **bricolage moléculaire** » = l'évolution réutilise des outils génétiques existants dans la production de nouveautés (en réalité, les gènes homéotiques demeurent mais la régulation de leur expression est modifiée par des mutations lors de l'évolution).

2. Coelome et métamérie face à la phylogénie actuelle des Bilatériens

◆ *Plus de questions que de réponses : commencez par présenter la phylogénie simplifiée des Bilatériens, en montrant l'abandon des catégories fondées sur les grands plans d'organisation, puis discutez de l'état des connaissances concernant le coelome et la métamérie.*

◆ Aspects à discuter :

a) L'**état coelomate** semble, selon de plus en plus d'auteurs, une **synapomorphie des Bilatériens** (= triblastiques) : *les états accelomate et pseudocoelomate, longtemps considérés comme des états primitifs, seraient donc des états dérivés par rapport à un état coelomate présent chez l'ancêtre des Bilatériens.*

b) La **métamérie** est-elle apparue une fois (chez l'ancêtre des Bilatériens) puis a été perdue ensuite chez de nombreux embranchements ? Est-elle apparue deux fois, trois fois ? Il s'agirait alors d'une convergence évolutive. La réponse à cette question n'existe pas et fait l'objet de nombreux débats. On notera toutefois qu'elle implique, au moins à un stade de développement le coelome et qu'elle n'intervient que chez les Bilatériens coelomates.

c) La présence de gènes homéotiques bien conservés chez tous les Bilatériens tend à faire penser que tous possèdent la « boîte à outils » moléculaire qui permet de produire des métamères ; les régulations intervenant en amont n'aboutissent toutefois pas toujours à cette métamérie. Dès lors, l'idée d'une convergence vers la métamérie de plusieurs embranchements devient envisageable.

Conclusion partielle

◆ *La métamérie, quand elle est présente, affecte nécessairement le coelome au moins à une étape du développement, même si ces deux aspects peuvent avoir des devenir différents au cours de l'ontogénèse. Concernant l'origine phylogénétique du coelome et de la métamérie, il est probable que le coelome était présent chez l'ancêtre commun des Bilatériens mais il paraît difficile de se positionner sur l'origine de la métamérie.*

Conclusion générale

◆ Bilan à rédiger par les étudiants.

◆ Les questions évolutives concernant coelome et métamérie ne sont absolument pas tranchées. Pour l'illustrer, on peut citer une anecdote concernant un petit embranchement de Bilatériens d'environ 700 espèces. Certains auteurs récents, à l'aide d'arguments surtout moléculaires, considèrent que les Némertes, un embranchement de vers ronds qui présentent une sériation de certains organes (notamment les gonades) le long de l'axe antéro-postérieur, présentent une forme de métamérie – sans qu'il y ait présence de sacs coelomiques (mais il y a présence d'une petite cavité coelomique, longtemps niée en tant que telle, qui est le rhyncocœle) qui amène à envisager d'éventuelles affinités évolutives avec les Annélides ou les Mollusques. Coelome et métamérie, derrière leur apparence de notions de zoologie classique, demeurent donc des objets de débat d'une étonnante modernité.

Autre idée d'ouverture (plus simple) :

◆ Il est à noter que les Plantes possèdent aussi une relative forme de segmentation qu'on peut rapprocher, en première approximation, de la métamérie. Les **modules** ou **phytomères** présents chez les Angiospermes correspondent à des unités répétitives issues d'un méristème et comprenant une **séquence structurée** : **nœud, entre-nœud, feuille, bourgeon axillaire**. Notons aussi, chez les Plantes, l'existence de **gènes homéotiques** contrôlant le développement (modèle ABC chez l'Arabette *Arabidopsis thaliana*).

Références

- BARTON, N. H., D. E. G. BRIGGS, J. A. EISEN, D. B. GOLDSTEIN & N. H. PATEL (2007). *Evolution*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York (USA).
- BAUTZ, A.-M. & A. BAUTZ (coll. D. CHARDARD) (2010). *Mini-manuel de Biologie animale*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^e édition 2007).
- BEAUMONT, A. & P. CASSIER (1981). *Biologie animale. Des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens. Tome 1*. Dunod, Paris, 3^e édition.
- BEAUMONT, A. & P. CASSIER (1983). *Biologie animale. Des Protozoaires aux Métazoaires épithélioneuriens. Tome 2*. Dunod, Paris, 3^e édition.
- BEAUMONT, A. & P. CASSIER (2000). *Biologie animale. Les Cordés : anatomie comparée des Vertébrés*. Dunod, Paris, 8^e édition.
- BEAUMONT, A., P. CASSIER & J.-P. TRUCHOT (1998). *Biologie et physiologie animales*. Dunod, Paris.
- BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).
- BREUIL, M. (2003). *Dictionnaire des Sciences de la Vie et de la Terre*. Nathan, Paris, 2^e édition (1^e édition 1997).
- BREUIL, M. (2007). *Biologie 1^{re} année BCPST-véto*. Tec & Doc, Paris.
- BREUIL, M. (2009). *Biologie 2^e année BCPST-véto*. Tec & Doc, Paris.
- CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie*. De Boeck Université, Bruxelles, 2^e édition (1^e édition 1995).
- CHAPRON, C. (1999). *Principes de zoologie. Structure-fonction et évolution*. Dunod, Paris.
- CORNEC, J.-P. & A. GILLES (2006). *CAPES SVT. Biologie et physiologie animales et cellulaires*. Ellipses, Paris.
- COLLIN, A. & J.-M. DEMANY (2002a). *Colles BA BV Agro-Véto*. Ellipses, Paris.
- CORNEC, J.-P. & A. GILLES (2006). *CAPES SVT. Biologie et physiologie animales et cellulaires*. Ellipses, Paris.
- DARRIBÈRE, T. (2002). *Introduction à la biologie du développement*. Belin, Paris.
- DUPONT, M., J. SOUCHON & J.-P. VEILLAT (1998). *Nouveau mémento de biologie*. Vuibert, Paris.
- GILBERT, S. F. (coll. S. R. SINGER) (2004). *Biologie du développement*. Traduction de la 7^e édition américaine par S. ROLIN & É. BRACHET (2003). De Boeck, Bruxelles, 2^e édition (1^e édition 1996).
- GRASSÉ, P.-P. (1985). *Abrégé de Zoologie. 2. Vertébrés*. Masson, Paris, 2^e édition (1^e édition 1979).
- GRASSÉ, P.-P. & D. DOUMENC (1990). *Abrégé de Zoologie. 1. Invertébrés*. Masson, Paris, 3^e édition (1^e édition 1979).
- HALL, B. K. & B. HALLGRIMSSON (2008). *Strickberger's evolution*. Jones and Bartlett, Sudbury, MA (USA), 4^e édition (1^e édition par M. W. Strickberger 1990).
- HICKMAN, Jr., C. P. & L. B. KATS (2006). *Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology*. McGraw-Hill, 13^e édition.
- HICKMAN, Jr., C. P., L. S. ROBERTS, S. L. KEEN, A. LARSON, H. L'ANSON & D. J. EISENHOUR (2008). *Integrated Principles of Zoology*. McGraw-Hill, 14^e édition.
- HEUSSER, S. & H.-G. DUPUY (2002). *Biologie animale. 1. Les grands plans d'organisation*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^e édition 1998).
- HOURDRY, J. (dir.) (1998). *Biologie du développement. Morphogenèse animale. Unité et diversité des métazoaires*. Ellipses, Paris, 320 pages.
- HOURDRY, J., P. CASSIER, J.-L. D'HONDT & M. PORCHET (1995). *Métamorphoses animales. Transitions écologiques*. Hermann, Paris.
- LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse*. Ellipses, Paris.
- LE MOIGNE, A. & J. FOUCRIER (2009). *Biologie du développement*. Dunod, Paris, 7^e édition (1^e édition 1979).
- LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER (2009). *Classification phylogénétique du vivant*. Illustrations D. VISSET. Belin, Paris, 3^e édition (1^e édition 2001).
- MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et collaborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie*. Frison-Roche, Paris.
- PATTIER, J.-Y. (1991). *Croissance et développement des Animaux*. Ellipses, Paris.
- PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010a). *Biologie tout-en-un BCPST 1^{re} année*. Dunod, Paris, 2^e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1^e édition 2006).
- PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010b). *Biologie tout-en-un BCPST 2^e année*. Dunod, Paris, 2^e édition (1^e édition 2007).
- PLATEL, R. (dir.), F. J. MEUNIER, J.-M. RIDET & H. VIEILLOT (1991). *Zoologie des Cordés*. Ellipses, Paris.
- RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie*. De Boeck, Bruxelles.
- RICHARD, D., É. PÉRILLEUX (dir.), B. ANSELME, J.-C. BAEHR, J. CHAFFARD, J. MÉREAU & P. VALET (1997). *Physiologie des animaux. Tome 1. Physiologie cellulaire et fonctions de nutrition*. Nathan, Paris.
- RICHARD, D., É. PÉRILLEUX (dir.), B. ANSELME, J.-C. BAEHR, J. CHAFFARD, J. MÉREAU & P. VALET (1998). *Physiologie des animaux. Tome 2. Construction de l'organisme, homéostasie et fonctions de relations*. Nathan, Paris.
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, N. GIRAUD, F. PRADERE & T. SOUBAYA (2008). *Sciences de la vie pour le CAPES et l'Agrégation*. Dunod, Paris.
- RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, N. GIRAUD, F. PRADERE & T. SOUBAYA (2011). *Maxi-fiches Biologie*. Dunod, Paris.
- RIDET, J.-M., R. PLATEL & F. J. MEUNIER (1992). *Zoologie. Des Protozoaires aux Échinodermes*. Ellipses, Paris.
- RIDLEY, M. (1997). *Évolution*. De Boeck, Bruxelles, traduction de la 2^e édition américaine (1996).
- RIDLEY, M. (2004). *Evolution*. Blackwell, Malden, MA, USA, 3^e édition (1^e édition 1993).
- SALGUEIRO, E. & A. REYSS (2002). *Biologie de la reproduction sexuée*. Belin, Paris.
- SOUCHON, J. & C. TREILHOU (2000). *Comment résoudre un problème de biologie. Méthode. Prérequis. Sujets corrigés*. Vuibert.
- STEARNS, S. C. & R. F. HOEKSTRA (2005). *Evolution : an introduction*. Oxford University Press, Oxford (UK), 2^e édition (1^e édition 2000).
- THOMAS, F., T. LEFÈVRE & M. RAYMOND (dir.) (2010). *Biologie évolutive*. De Boeck, Bruxelles.

Et bien sûr...

Vos cours de L1 (J. FLEURENCE) et L2 (J. BAUDET, P. DECOTTIGNIES-COGNIE) de Biologie animale... et les **TP** !