

## Biologie historique et Évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

### ENSEIGNEMENTS

#### 1. Au titre du Collège de France

**1.a.** — Cours (les vendredis 9, 16, 23, 30 janvier, 6, 13, 20 et 27 février, soit 16 heures)

*Crocodiles, Dinosaures, Oiseaux : le « Parc Jurassique » revisité (suite et fin).*

Achevant cette année un cycle d'enseignement consacré à l'analyse de l'évolution et de la paléobiologie des Archosauriens, débuté il y a quatre ans, j'ai complété le panorama des « dinosaures non aviens » par une présentation aussi complète et précise que possible de nos connaissances actuelles sur les Ornithischiens, ou « dinosaures à bassin d'oiseaux ». Il s'agit du groupe-frère des Saurischiens, passés en revue l'année dernière (Sauropodomorphes) et il y a deux ans (Théropodes). Les Ornithischiens, tous végétariens, comprennent les Ornithopodes (*Iguanodon*, Hadrosaures...), majoritairement bipèdes, et les Cératopsiens (*Triceratops*...) surtout quadrupèdes, tous fossiles célèbres par leur forme ou leur taille, ou par leur importance dans l'histoire de la Paléontologie. Ils comprennent aussi nombre d'autres types d'organismes d'un grand intérêt, soit par leur singularité à nos yeux (Stégosaures, Ankylosaures...) soulevant de nombreuses questions paléobiologiques, soit s'agissant de formes plus petites ou moins médiatisées mais qui ont dû jouer un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres du Mésozoïque.

Comme les années précédentes, j'ai essayé de faire distinguer clairement les connaissances solidement acquises des inférences plus ou moins directes ou hypothétiques concernant la phylogénie comme la paléobiologie. Au-delà des données anatomiques factuelles, les exposés ont donc systématiquement croisé trois composantes, dans une perspective critique : a/ d'une part, les données environnementales *sensu lato* (paléogéographie, stratigraphie et paléoclimatologie)

concernant le Mésozoïque et ses gisements à vertébrés continentaux, b/ d'autre part, les données d'histoire de la paléontologie et de la systématique portant sur la découverte, la compréhension, la classification et la nomenclature « traditionnelle » des groupes envisagés, c/ enfin, le renouveau des conceptions, accompli au cours des quinze dernières années grâce à l'application de la méthode cladistique, aboutissant à des hypothèses phylogénétiques argumentées, sinon toujours robustes, renouveau désormais associé à celui des principes et de la pratique de la nomenclature systématique (définition phylogénétique des taxons).

Après un rappel général de la structure phylogénétique des Archosauria, la première leçon a porté sur une présentation sommaire des Ornithischia (ou Avipelvia) en introduisant les principaux taxons « classiques » (de valeur familiale ou supra familiale) inclus : Fabrosauridés, Hysilophodontidés, Thyreophora (Stégosaures, Ankylosaures...), Ornithopodes (*Iguanodon*, Hadrosaures...) et Marginocephalia (Pachycéphalosaures, Cératopsiens...) dans leur contexte stratigraphique et phylogénétique. Historiquement, les Ornithischiens se placent aux sources mêmes du concept de dinosaure puisque les caractères des deux premiers genres d'Ornithischiens décrits, *Iguanodon* (1825) et *Hylaeosaurus* (1833), furent utilisés par Owen dans la publication où le taxon Dinosauria est établi (1841-42). Plus tard, H.G. Seeley va bouleverser la conception Owenienne unitaire de dinosaure en montrant (1887-88) que tous les dinosaures alors connus se répartissent en deux groupes, d'après la structure du bassin : c'est la fameuse distinction entre Saurischia et Ornithischia (ou respectivement Sauripelvia et Avipelvia, dans la nomenclature souvent utilisée en France). Chez les Ornithischia le bassin est spécialisé (autapomorphie), superficiellement comparable à celui des oiseaux (par homoplasie ou « parallélisme évolutif » avec ces derniers). Le pubis se dirige vers le bas et l'arrière, parallèlement à l'ischion, et développe une apophyse antérieure s'élargissant vers l'avant. La distinction pertinente effectuée par Seeley a eu une influence considérable pendant un siècle, mais aussi négative, car incitant à penser que le concept de dinosaure n'était pas naturel, puisque réunissant deux ordres distincts d'Archosaures pas spécialement apparentés (Romer 1966). Il faut attendre la décennie 1970 (avec la « montée en puissance » de la cladistique) pour voir un retour au concept originel de Dinosauria *sensu* Owen en tant que groupe naturel (monophylétique). Curieusement, le premier travail qui va remettre en avant la monophylie des Dinosauria (Bakker et Galton 1974) ne fut pourtant pas d'inspiration cladiste mais portait sur la paléophysiologie. Si les conclusions taxinomiques de ces auteurs (ériger les Dinosauria — oiseaux inclus — en une nouvelle Classe de vertébrés) n'ont pas été retenues, en revanche leurs conclusions phylogénétiques (les dinosaures forment un groupe monophylétique incluant les oiseaux) ont été très largement acceptées. Après avoir explicité l'évolution de cette question au cours des vingt dernières années, je me suis placé en fin de compte dans le cadre d'une définition phylogénétique des Dinosauria. Les premières définitions et diagnoses phylogénétiques de ce taxon, données par Gauthier (1986), étaient fondées sur le contenu, solution peu satisfaisante

à divers égards, et on leur a préféré les définitions proposées par Padian et May (1993). Ornithischia et Saurischia sont définis comme branches (« stem defined ») et les Dinosauria sont définis par un nœud (« node defined ») soit :

— Ornithischia : tous les Dinosauria plus proches de *Triceratops* que des oiseaux.

— Saurischia : tous les Dinosauria plus proches des oiseaux que des Ornithischia.

— Dinosauria : tous les descendants du plus récent ancêtre commun des oiseaux et de *Triceratops*.

La diagnose des Dinosauria et son contenu en taxons inclus changeront au fur et à mesure du progrès des connaissances et que l'on modifiera la distribution des synapomorphies en conséquence, mais ce qui ne devrait pas changer, dans le système de nomenclature phylogénétique régi par le (futur) phylocode, est la définition valide des Dinosauria.

Les Ornithischia Seeley 1888 sont considérés universellement comme un groupe naturel (monophylétique) depuis sa première définition. Cela a été confirmé par toutes les analyses cladistiques depuis Gauthier (1986) et Sereno (1986). On retient en général pas moins de 32 apomorphies basales pour le groupe, dont la présence d'os palpébraux, d'un os prédentaire, et bien sur, la structure du pubis. Divers taxons traditionnels (« Familles ou Super Familles » : Ornithopodes, Stegosauria, Ankylosauria, Ceratopsia...) ont été reconnus depuis longtemps au sein des Ornithischia mais le caractère naturel de certains de ces regroupements n'est pas évident et la structure phylogénétique du groupe dans son ensemble prête toujours à discussion, comme on le verra (Figure 1).

Les deuxième et troisième leçons ont largement porté sur la question de l'origine des Ornithischia et sur le problème connexe de la Famille des Fabrosauridés, en m'appuyant sur la thèse récente de F. Knoll. On a d'abord passé en revue diverses formes du Trias supérieur (Carnien, Norien) attribuées aux Ornithischia. Si *Pisanosaurus* du Carnien d'Argentine semble à bon droit constituer un Ornithischien triasique incontestable, d'autres fossiles, tels *Azendohsaurus* du Carnien du Maroc et divers matériels, surtout dentaires, du Trias supérieur que j'ai passé en revue en détail (*Galtonia*, *Technosaurus*, *Rvueltasaurus*, *Lucianosaurus*...) demeurent d'interprétation ambiguë. Le matériel suffit toutefois à démontrer l'existence d'Ornithischia au Trias supérieur et peut-être même, compte tenu de certains caractères de *Pisanosaurus*, la différenciation du groupe en plusieurs rameaux dès le Carnien. Le problème de la différenciation initiale du groupe ne peut être dissocié de la question difficile des limites entre Trias supérieur et Jurassique inférieur dans les séries continentales (voir aussi Annuaire 2001-2002 p. 468). Ainsi dans le groupe du Stormberg d'Afrique du Sud apparaissent deux « Familles » d'Ornithischiens primitifs : Fabrosauridés et Hétérodontaosoridés, longtemps considérées comme d'âge Triasique. L'interprétation moderne de la série stratigraphique et des « chronofaunes » successives qu'elle contient conduit

à présent à considérer ces deux Familles comme d'âge Jurassique inférieur (Sinémurien/Pliensbachien/Toarcien).

Les Fabrosauridés constituent une Famille d'Ornithischiens primitifs créée par Galton (1972). Originellement *Fabrosaurus* a été décrit par Ginsburg (1964) sur un fragment de mâchoire dentée découvert en 1959 dans la Formation Elliot supérieure au Lesotho. Ce matériel Type est peu ou pas diagnostique mais on lui a rapporté ultérieurement un matériel beaucoup plus complet, souvent décrit sous le nom de *Lesothosaurus diagnosticus* Galton 1978, permettant des études détaillées. J'ai analysé en détail, à titre d'exemple, l'ensemble des problèmes complexes de fond et de forme posés par cette Famille. D'une part le choix d'un « Type porte nom » incomplet et non diagnostique, d'autre part la caractérisation d'une Famille « primitive » par des plésiomorphies ont entraîné des ambiguïtés et difficultés multiples. Ainsi, sur la vingtaine de Genres Triasiques à Crétacés (!) rapportés aux Fabrosauridés, seuls *Lesothosaurus* et le matériel sud-africain de « grand Fabrosaure », seraient à rapporter à coup sur à ce taxon. En particulier diverses formes de petits Ornithischiens du Jurassique de Chine (*Agilisaurus*, *Yandusaurus*, *Tatisaurus*...) doivent en être exclues. Selon Knoll (2002), on peut apporter une diagnose positive aux Fabrosauridés du fait de la présence de trois autapomorphies : ils constitueraient donc un groupe naturel de petits Ornithischiens primitifs. À part cela, ils représenteraient un état synplésiomorphe pour tous les caractères, vis-à-vis de tous les autres Ornithischiens et se placeraient donc en position de groupe-frère externe de ces derniers. En particulier la position des dents jugales, restées marginale sur les maxillaires et dentaires ce qui constitue la disposition plésiomorphe, les éloignerait de tous les autres Ornithischiens, plus dérivés à cet égard, bien que d'autres interprétations puissent être soutenues.

Contemporains des précédents et provenant des mêmes gisements d'Afrique du Sud, les Hétérodontosauridés constituent une autre petite Famille d'Ornithischiens primitifs, définie par Romer (1966). Ils partagent quelque peu avec les Fabrosauridés le même habitus général de petits dinosaures bipèdes végétariens, assez légèrement bâtis. Ils en diffèrent par des membres antérieurs relativement plus développés et par une forte hétérodontie avec trois types de dents, les incisives coupantes étant séparées des jugales cisailantes par de puissantes canines logées dans des encoches de la mâchoire opposée. *Lycorhinus*, *Heterodontosaurus* et *Abrictosaurus* présentent en outre une série d'autapomorphies, par exemple dans la région tibiotarsienne. On se représente tous ces organismes comme de petits bipèdes rapides, facultativement quadrupèdes, fréquentant des environnements de dunes éoliennes mouvantes, cycliquement intéressées par des apports fluviaux, sous un climat à forte saisonnalité ayant produit les formations Elliot supérieure et Clarens du Stormberg.

Dans la quatrième leçon, j'ai détaillé ce que l'on sait des Hypsilophodontidés, ou « dinosaures gazelles », un groupe de végétariens graciles, de tailles modérées, connu du Jurassique moyen au Crétacé supérieur, qui a dû jouer un rôle important

dans les écosystèmes à dinosaures. C'étaient des bipèdes obligatoires ou facultatifs de 1 à 4 mètres de long. Le concept traditionnel de cette Famille (Galton 1974) en fait un « groupe basal » des Ornithopodes dont dérivent des formes plus grandes et plus évoluées. Il s'agirait donc d'un « groupe souche » paraphylétique. On a toutefois découvert au moins trois caractères autapomorphes pour ce groupe (Sereno 1986) qui serait alors monophylétique et une définition phylogénétique de ce taxon a été proposée : « Tous les Ornithopodes plus proches d'*Hypsilophodon* que d'*Iguanodon* » (Suess 1997 : définition par branche). Le type de ces organismes est donné par *Hypsilophodon foxii* du Crétacé inférieur de l'Île de Wight, anatomiquement bien connu, déjà très semblable à *Parkosaurus* du Crétacé terminal de l'Alberta. L'évolution morphologique du groupe semble donc fort limitée. Il s'agit de la première famille d'Ornithischiens connue de façon ubiquiste, avec des formes en Chine au Jurassique (*Yandusaurus*, *Agilisaurus*...) et en Australie (*Fulgurotherium*), par exemple. Certaines de ces dernières vivaient au-delà du cercle polaire antarctique au Crétacé inférieur, avec un développement considérable des lobes optiques (vision nocturne ?) et une histologie osseuse témoignant d'une croissance continue. *Hypsilophodon* a été longtemps interprété comme un « bipède arboricole » du fait de son gros orteil reconstitué comme opposable mais les reconstitutions modernes ont corrigé cette erreur et suggèrent une adaptation cursoriale. Il n'existe encore qu'une rangée fonctionnelle de dents jugales, montrant une usure réciproque entre antagonistes, et un début de pleurokinétisme (rotation latérale des maxillaires) est présent. La végétation exploitée pouvait aller de la surface du sol à un mètre de hauteur et l'étroitesse du museau, pourvu d'un bec corné, devait permettre une sélection alimentaire. Les individus à l'éclosion d'*Orodromaeus* (Campanien du Montana) montrent une ossification déjà poussée des régions épiphysaires des os longs, suggérant un développement de type nidifuge, avec d'emblée une bonne aptitude locomotrice.

Les Ornithopodes constituent un immense groupe d'Ornithischiens, auquel j'ai consacré, au moins en partie, les quatrième, cinquième et sixième leçons. Le groupe fut défini par Marsh dès 1881-82. Dans sa conception il s'agissait de bipèdes digitigrades comprenant les Camptosaures du Jurassiques, proches des Iguanodontidés du Crétacé inférieur, et les Hadrosaures du Crétacé supérieur, plus évolués. N'ayant ni « cornes » ou « collerettes », boucliers, plaques ou épines osseuses dermiques, on tendait à les considérer comme un « groupe de base » à partir duquel les autres Ornithischiens auraient dérivé. J'ai souligné comment ce groupe a joué un grand rôle dans l'histoire de la découverte et de la conceptualisation des dinosaures. *Iguanodon* a été le deuxième dinosaure découvert (Mantell 1825) et interprété d'abord comme quadrupède. Leidy a été le premier à suggérer que *Trachodon* (1856), *Hadrosaurus* (1858) et *Iguanodon* étaient des bipèdes. Cela sera confirmé par la célèbre découverte des quelque trente Iguanodons en connexion anatomique à Bernissart (1878) dont j'ai détaillé l'histoire, avec son rebondissement de 2003. De la fin du XIX<sup>e</sup> siècle aux années 1980 on a tendu de plus en plus à considérer les Ornithopodes comme un groupement informel

d'Ornithischiens bipèdes. Ce n'est que depuis une vingtaine d'années que l'application à ce groupe de l'analyse cladistique (Serenio 1986) a abouti à une relecture phylogénétique des Ornithopodes en tant que groupe monophylétique. Ainsi, par exemple, leur bipédie n'est-elle apparue que comme une plésiomorphie pour les Dinosauria en général. On a donc retiré des Ornithopodes *sensu stricto* des bipèdes tels que respectivement les Psittacosaures (inclus aux Cératopsiens) et les Pachycéphalosaures (inclus aux Marginocephalia, voir ci-dessous).

En pratique, les Ornithopodes sont des organismes de tailles adultes très diverses, d'un mètre de haut et de 2 mètres de long jusqu'à des formes d'une vingtaine de mètres. C'étaient tous des végétariens bipèdes, ou partiellement quadrupèdes pour les plus dérivés, connus du Jurassique inférieur ou moyen jusqu'au Crétacé terminal. Au fur et à mesure des découvertes, on les a décrits comme appartenant à des groupes successifs (« Familles ») apparaissant en formant une séquence continue du Jurassique moyen au Crétacé terminal. En prenant ainsi les Hysilophodontidés comme groupe basal relativement plésiomorphe, se différencieraient successivement les « Familles » des Dryosauridés, Camptosauridés, Tenontosauridés, Thescelosauridés, Iguanodontidés et finalement des Hadrosauridés.

Ces « Familles » sont-elles naturelles (monophylétiques) ou ne représentent-elles que de simples « grades évolutifs » successifs dans une série continue ? Ceci doit être discuté en détail et au cas par cas. De fait, j'ai montré comment on peut globalement décrire, dans l'ensemble de la série, des « tendances évolutives » portant sur divers appareils (dents et rangées dentaires, mécanique mandibulaire, rapports encéphalo-somatiques, structure du sacrum, structures des membres antérieurs et postérieurs, disposition des « tendons ossifiés », évolution de la taille (« Loi » de Cope-Dépéret)) qui semblent s'inscrire dans une logique linéaire de spécialisation croissante, pour discuter de façon critique ce type d'interprétation. Biologiquement parlant, le groupe est d'une importance extrême, au Mésozoïque, avec une forte biodiversité, un taux élevé de renouvellement systématique des taxons de rang spécifique et une répartition ubiquiste (y compris l'Antarctique). Ils sont les premiers végétariens qui différencient des rangées dentaires multiples associées à une véritable mastication et occupaient des niches écologiques quelque peu analogues à celles des végétariens « modernes » de taille moyenne à grande (antilopes, tapirs, élans, chevaux...).

La diagnose moderne du groupe (Fartovsky et Weishampel 1996) s'appuie sur 5 apomorphies basales, également partagées par les Hétérodontosauridés, qui apparaissent ainsi comme des Ornithopodes très anciens et primitifs, s'opposant aux Euornithopodes, plus dérivés du fait de la présence de trois apomorphies basales supplémentaires. Parmi ces derniers les Hysilophodontidés, plésiomorphes pour tous les caractères, s'opposent aux Iguanodontidés *sensu lato*, porteurs d'au moins cinq apomorphies nouvelles. Au sein de ces derniers, au moins cinq « Familles », dont la monophylie reste discutée (Dryosauridés, Camptosauridés, Tenontosauridés, Thescelosauridés, Iguanodontidés) présentent des combinaisons variées d'états primitifs et dérivés de caractères et leur apparentement

relatif demeure discuté. Le sixième groupe forme un clade encore plus dérivé (Famille des Hadrosauridés), bien diagnostiqué par de nombreuses autapomorphies. Toutefois certains taxons (*Telmatosaurus*, *Secernosaurus*, *Gilmoresaurus*...) ne possèdent pas toutes les apomorphies du groupe, et on les distingue comme formes basales, relativement aux Euhadrosauridés, plus dérivés. Par ailleurs, certains Iguanodontidés (*Ouranosaurus*, *Probactrosaurus*) montrent déjà un début de différenciation de caractères dentaires et de la région nasale qui pourrait les situer au voisinage de la souche des Hadrosaures, s'il ne s'agit pas d'homoplasies. La plupart des analyses cladistiques (Forster et Sereno 1994, etc.) confirment la monophylie des Hadrosaures avec au moins 7 apomorphies basales. Les quelque 27 genres valides s'échelonnant du Cénomaniens jusqu'au Crétacé terminal sont connus par des milliers de spécimens. Tous les Euhadrosaures se répartissent entre deux groupes frères (issus d'une même dichotomie) ayant chacun leurs propres autapomorphies : l'une des lignées n'est donc pas plus « évoluée » que l'autre. On distingue ainsi d'une part les Lambeosaurines (ou hadrosaures à crêtes creuses) et d'autre part les Hadrosaurines (ou Hadrosaures à tête plate) qui incluent désormais l'ancien groupe des Saurolophinés (Weishampel et Horner 1990). Les Lambeosaures possèdent des crêtes nasales bien développées contenant le canal nasal, celui-ci formant un circuit intra osseux plus ou moins complexe, et au moins quatre autres apomorphies. Chez les Hadrosaurines, outre cinq autres apomorphies différentes, les crêtes céphaliques sont absentes (*Gryposaurus*, *Edmontosaurus*...) ou surbaissées et formées d'os solides ne contenant pas les conduits respiratoires (*Prosaurolophus*, *Brachylophosaurus*...).

J'ai assez longuement développé divers éléments concernant la paléobiologie de tous ces organismes (locomotion, tégument, remplacement dentaire, cinétisme mandibulaire, reproduction, croissance, écologie, vocalisation (?)... en reprenant de façon critique l'analyse des données disponibles. Il n'est pas possible de les évoquer ici.

S'agissant avec les Ornithischiens d'organismes tous végétariens, ce qui était déjà le cas des Saurischiens Sauropodomorphes étudiés l'année dernière (Voir Annuaire 2002-2003, pp. 467-474) j'ai cru devoir consacrer toute la cinquième leçon à une brève analyse de l'évolution des flores du Mésozoïque, dans une optique surtout paléoécologique et paléobiogéographique, et du point de vue de la co-évolution entre végétaux et végétariens. Constituant à la fois le milieu et la ressource trophique des végétariens, les plantes terrestres assurent la productivité primaire des écosystèmes continentaux, mais leurs caractéristiques précises (taille, taux de reproduction, aptitude à la régénération, digestibilité...) retentissent de façon décisive sur la nature et la quantité des ressources effectivement disponibles pour les animaux. Au début de leur histoire (Trias supérieur) les dinosaures évoluent dans un monde végétal initialement dominé par des plantes vasculaires de type général « Ptéridophytes » et « Gymnospermes » (des groupes paraphylétiques), ce n'est qu'au Crétacé moyen que la radiation des Angiospermes va modifier de façon significative la structuration, et sans doute la productivité, des

écosystèmes végétaux. J'ai commencé par passer en revue les caractéristiques principales des divers groupes de plantes vasculaires connus du Mésozoïque (Ptéridophytes, Coniférophytes, Cycadophytes, Bennettitales, Ptéridospermales, Gingkoales, ... Angiospermes) envisagées en tant que ressources pour des vertébrés continentaux. J'ai ensuite proposé une synthèse sommaire de l'évolution des paléoflores du Permien supérieur au Crétacé supérieur en discutant les idées de Stebbins (1981) et de Bond (1989) concernant les aptitudes à la productivité, à la spéciation et à la co-évolution des différents groupes. J'ai enfin replacé ces considérations dans le cadre d'une phytogéographie historique du Mésozoïque inspirée de Vakhrameev (1991). La comparaison implicite avec l'actuel est probablement tout à fait trompeuse. Il n'y avait probablement rien de comparable, au Mésozoïque, avec la forêt circuméquatoriale actuelle, dense et humide, en cours de destruction rapide par l'homme. Du fait de la configuration des continents, du climat global et du type de végétaux connus pour le Mésozoïque, il faudrait plutôt se représenter, aux latitudes basses et moyennes, une végétation discontinue adaptée à une sécheresse saisonnière. Aux latitudes plus élevées devait se trouver une végétation persistante plus riche et plus continue, avec une plus forte productivité se maintenant jusque dans les régions circumpolaires.

J'ai ensuite exposé quelques données d'écologie générale sur les interactions plantes/animaux. Comme l'a montré King (1996) leur transposition au monde du Mésozoïque ne peut se faire qu'en interprétant les données propres à la paléontologie elle-même par référence à ce qui est connu dans les faunes et flores actuelles. Sur ces bases, on a spécialement analysé les implications de deux types de considérations : d'une part, l'efficacité de l'utilisation des plantes par les animaux dépend de la digestibilité, d'autre part, il existe une relation entre qualité alimentaire des végétaux et taille des végétariens. De façon générale, les petits (ou très petits) organismes peuvent sélectionner dans l'environnement des ressources dispersées mais à haute énergie et digestibilité facile (graines...). En revanche les grands organismes peuvent se contenter de ressources faiblement énergétiques et peu digestibles mais continuellement présentes en grande abondance dans l'environnement (matériel ligneux...). Il en découle des « stratégies » très diverses de co-évolution plantes-animaux étroitement corrélées à la taille. L'analyse de la variation de ces paramètres respectivement au Trias supérieur, au Jurassique et jusqu'au Crétacé moyen, et enfin du Crétacé moyen au Crétacé terminal permet de suggestives interprétations de la co-évolution entre végétaux et dinosaures végétariens. Ainsi la grande taille des sauropodomorphes pourrait être une conséquence de la faible qualité nutritionnelle des conifères du Jurassique et « l'explosion évolutive » des « Noeornithischiens » (Hadrosaures, Céraptopsien...) au Crétacé supérieur une conséquence de l'expansion des Angiospermes. La dynamique des interactions plantes/animaux du Trias supérieur jusqu'au Crétacé moyen a été différente de celle existant au Crétacé supérieur, et toutes deux sont totalement différentes des interactions plantes/animaux connues au Cénozoïque, et actuellement, entre mammifères, Oiseaux et Angiospermes. Ce

type d'études en est encore à sa phase initiale (il est surtout pratiqué depuis une vingtaine d'années) mais on peut déjà conclure que la vie sur les continents du Mésozoïque n'était pas « comme maintenant » avec simplement les dinosaures à la place des oiseaux et des mammifères. « L'âge des dinosaures » doit au contraire être envisagé comme celui d'un écosystème mondial très différent, ouvrant une fenêtre sur une véritable « vision alternative » de la vie continentale sur notre planète.

Après cette longue parenthèse paléobotanique et paléoécologique, j'en suis revenu, avec la septième leçon, à la présentation de la compréhension actuelle d'un autre groupe important d'Ornithischiens, les « dinosaures cuirassés » ou Thyreophora. Il s'agit d'un concept systématique assez récent où se trouvent réunis, du fait de la démonstration de leur apparemment particulier, deux groupes « classiques » : les Stégosaures et les Ankylosaures. L'histoire de la découverte de « dinosaures cuirassés » est ancienne, elle débute en Angleterre avec des formes du Jurassique décrites par Mantell (*Hylaeosaurus* : 1833) et Owen (*Scelidosaurus* : 1861-63). Huxley (1870) crée une famille des Scélidosauridés pour regrouper toutes les formes à ostéodermes, que Seeley placera (1887) dans ses Ornithischia. J'ai relaté l'histoire à épisodes de la découverte et de l'interprétation progressive de *Stegosaurus* par Marsh à partir de 1877, suivie par plus d'un siècle d'interprétations diverses (Czerkas 1987). Quant aux Ankylosaures du Crétacé, formes recouvertes d'une multitude de plaques et épines osseuses dermiques, ils sont définis par Romer à partir de 1927. Le terme de Thyreophora (porteur de bouclier) pour désigner les Ornithischiens porteurs d'armures dermiques diverses est introduit par Nopcsa (1915, 1928) dans un sens très large (incluant les Ceratopsiens) mais c'est Von Huene (1956) qui en donne l'acception moderne, en y incluant seulement les Scelidosaurus de Huxley et les Stégosaures de Marsh avec les Ankylosaures de Romer. Ce concept va être validé par l'analyse cladistique à partir des années 1980 avec la découverte d'au moins cinq apomorphies basales, dont la présence de rangées longitudinales d'ostéodermes initialement ovalaires et pourvus d'une carène. Par développement allométrique, ces ostéodermes peuvent prendre des formes très variées (plaques, épines polygones...). À partir des découvertes initiales du XIX<sup>e</sup> siècle en Europe et aux États-Unis, j'ai relaté comment l'accroissement progressif des découvertes va étendre au XX<sup>e</sup> siècle la connaissance du groupe à la fois spatialement (Afrique orientale, Inde, Chine, Australie, Antarctide, Amérique du Sud) et temporellement (du Jurassique inférieur au Crétacé terminal).

À l'heure actuelle, on distingue une série de « Familles » qui apparaissent progressivement et se relayent dans le temps, suggérant une « série évolutive » continue. Comme pour les Ornithopodes, il demeure largement à justifier si ces « Familles » sont bien naturelles, du fait de la présence d'autapomorphies, ou ne représentent que des « grades évolutifs » successifs. Les Scutellosauridés sont de petits dinosaures (taille adulte jusqu'à 1 m 20 de long) connus d'Angleterre et de l'Ouest des USA au Jurassique inférieur et moyen (Colbert 1981). C'étaient

des semi-quadrapèdes revêtus de nombreuses rangées d'ostéodermes. Ils constituent les Thyreophora les plus généralisés. La croissance semble avoir été remarquablement lente, relativement aux autres dinosaures (travaux inédits). Plus dérivés, les Scélidosauridés sont des quadrapèdes obligatoires de plus grande taille. Connus sur des restes d'abord assez fragmentaires du Jurassique inférieur d'Angleterre (*Scelidosaurus*, Owen 1861-63) ils sont désormais mieux connus et pourraient se situer au voisinage de l'origine à la fois des Stégosaures et des Ankylosaures. Les Huayangosauridés sont des stégosaures primitifs du Jurassique moyen de Chine avec des épines osseuses allongées aux épaules et sur la queue. Ils sont probablement paraphylétiques relativement aux Stégosauridés *sensu stricto*. Sereno (1986, 1999) a proposé un clade des Eurypoda pour regrouper tous les Thyreophora plus dérivés que les Scélidosaurides, car partageant 9 apomorphies basales, dont la spécialisation de la région supra orbitaire. Il n'est pas clair que les Huayangosauridés y soient inclus. Quoi qu'il en soit, les Eurypoda regroupent les « plated dinosaurs » (stégosaures) et les « armored dinosaurs » (ankylosaures), objets de multiples travaux récents (Galton 1990, Sereno et Doung 1992, Carpenter 2001).

Les Stégosauridés, outre le célèbre *Stegosaurus* de la Formation Morrison de l'Ouest américain, sont désormais connus par une quinzaine de genres valides, s'échelonnant du Bathonien inférieur d'Angleterre jusqu'au Crétacé supérieur (?) des Indes (*Dravidosaurus*), avec des formes connues de France (*Lexovisaurus*), de Chine (*Chialingosaurus*), d'Afrique orientale (*Kentrosaurus*)... On a détaillé l'histoire de la reconstruction anatomique des grandes plaques osseuses dorsales redressées et partiellement chevauchantes et celle des interprétations paléobiologiques diverses de ces étranges structures. Au plan méthodologique comment dépasser le « story telling » (scénarios adaptationnistes non testables) dénoncé par Gould et Lewontin dans leur célèbre article « The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm... » (1979) ? On a montré à cet égard qu'une méthodologie se rapprochant d'une procédure hypothético-déductive était possible en paléobiologie. À partir des données anatomiques on peut en effet déduire des hypothèses fonctionnelles dont les implications directes et nécessaires peuvent être « testées » par des données indépendantes de celles de départ. Ainsi, les données paléohistologiques et phylogénétiques suggèrent que l'interprétation fonctionnelle la plus plausible des plaques dressées des Stégosaures est la reconnaissance spécifique, bien qu'une fonction thermorégulatrice secondaire ait pu être « exaptée » par le système (Main, Padian et Ricqlès, inédit).

Les Ankylosaures, ou dinosaures cuirassés proprement dits, étaient des quadrapèdes obligatoires relativement massifs. Longtemps connus seulement par du matériel fragmentaire, surtout d'âge Crétacé, leur connaissance a progressé spectaculairement depuis vingt ans. On admet en général deux « Familles », Nodosauridés et Ankylosauridés (Coombs et Maryanska 1990) qui se distinguent par de nombreux caractères techniques. Les Nodosauridés ne sont peut-être cependant qu'un grade, paraphylétique relativement aux Ankylosauridés, globalement plus

dérivés. Cette interprétation paraît en accord avec la répartition stratigraphique actuellement avérée, les premiers étant connus dès le Jurassique, les seconds seulement à partir du Crétacé. Stégosaures et Ankylosaures pourraient être deux groupes frères, dérivant d'une souche commune d'âge Jurassique inférieur ou moyen, proche de *Scelidosaurus* (concept d'Eurypoda de Sereno, 1986). À partir de divers taxons désormais assez bien connus anatomiquement j'ai détaillé les multiples particularités anatomiques du groupe (crâne, denture, tronc, pelvis, membres...) constituant autant d'autapomorphies, ainsi que les caractères propres aux Nodosauridés (museau étroit, grands ostéodermes symétriques...) et aux Ankylosauridés (museau large, conduits nasaux spécialisés, ostéodermes polygonaux asymétriques en « marqueterie », « masse d'arme » caudale...). Parmi les Nodosauridés, *Sarcolestes* et *Tianchiasaurus* sont connus dès le Jurassique moyen, respectivement d'Europe et de Chine, la série se poursuivant au Jurassique supérieur (*Myrmoorapelta* de l'Ouest américain...), et au Crétacé inférieur avec *Hylaeosaurus* (l'un des trois dinosaures initiaux d'Owen !) en Europe et *Sauropelta* en Amérique du Nord. *Minmi*, connu du Queensland et diverses formes de l'Antarctique, constitueraient un rameau précoce des Ankylosauridés ayant évolué dans les régions Gondwaniennes. Les Ankylosauridés les plus typiques réalisent une vaste diversification à partir du Crétacé moyen, surtout en Asie et en Amérique du Nord, avec des formes telles que *Pinacosaurus* en Asie, *Ankylosaurus* et *Euoplocephalus* en Amérique du Nord. Sur ce dernier continent, ils voisinent avec des Nodosauridés évolués (*Edmontonia*, *Panoplosaurus*...) avec lesquels ils semblent avoir partagé l'espace écologique plutôt qu'être entré en compétition, du fait de spécialisations alimentaires différentes, et probablement aussi, comme je l'ai discuté, de stratégies différentes, de signalisation et de ritualisation des interactions.

Dans la huitième leçon, j'ai présenté un panorama du dernier grand groupe d'Ornithischiens, les Marginocephalia. Il s'agit d'un concept systématique relativement récent, proposé par Sereno à partir de 1986 et regroupant les Pachycéphalosaures avec les Cératopsiens. L'autapomorphie basale fondamentale justifiant la monophylie du groupe concerne la structure de la marge postérieure et postéro-latérale du crâne. Des expansions osseuses des pariétaux et squamosaux réalisent une marge postérieure surplombant le foramen magnum. Par ailleurs d'autres autapomorphies intéressent aussi la région naso-maxillaire et le bassin.

Les Marginocephalia constituent le dernier grand groupe de dinosaures à se différencier, n'étant connu que du Crétacé. Ceci rend sans doute compte de leur répartition, très probablement limitée à l'Eurasie et à l'Amérique du Nord, contrairement à celle, ubiquiste, de tous les autres groupes de dinosaures.

À partir de formes initiales bipèdes de petite taille du Crétacé inférieur, les structures céphaliques et post-crâniennes vont évoluer de façons très différentes chez les Pachycéphalosaures et chez les Cératopsiens pendant tout le Crétacé, effaçant toutes ressemblances superficielles entre les deux groupes malgré leur proche parenté. Chez les premiers, le crâne s'épaissit en un dôme osseux massif

au-dessus de la cavité cérébrale tandis que les membres restent adaptés à la bipédie. Chez les seconds le rebord post-crânien se développe en une collerette osseuse aplatie recouvrant le cou et des « cornes » osseuses variées se différencient dans les régions nasale et supra orbitaire, tandis que les membres s'adaptent à une quadrupédie secondaire. La présence de tous ces organes spécialisés et spectaculaires a évidemment suscité depuis longtemps de nombreuses interprétations fonctionnelles. Au-delà de la conception traditionnelle voyant dans toutes ces structures des armes offensives ou défensives (Colbert 1948) j'ai discuté un certain nombre d'interprétations complémentaires ou alternatives fondées sur l'éco-éthologie comparée. Tous ces organismes étaient végétariens et les Cératopsiens probablement grégaires. Dans ce contexte, beaucoup de ces structures spectaculaires et spécialisées pourraient être des produits de la compétition intraspécifique (sélection sexuelle) réalisant des structures aposématiques de « démonstration » (« display »). Un rôle dans la reconnaissance spécifique est également tout à fait envisageable.

Les Pachycéphalosaures apparaissent dans le Barremien de Grande-Bretagne avec *Yaverlandia*, petit bipède au crâne déjà épaissi, des formes de petite taille (*Wannanosaurus*, *Goyocephale*, *Ornatolithus*...) étant connues jusqu'au Crétacé terminal. Initialement, l'épaississement intéresse surtout les frontaux et pariétaux. D'autres lignées augmentent de taille, ainsi le dôme osseux de *Pachycephalosaurus*, de forme hémisphérique, peut dépasser 30 cm d'épaisseur pour un bipède de 5 à 6 mètres de long. Chez les grandes formes du Crétacé supérieur (*Stegoceras*, etc.) l'épaississement concerne aussi les préfrontaux, postorbitaires et squamosaux, avec éventuellement de fortes épines osseuses autour du dôme, différenciées à partir du squamosal (*Stygimoloch* du Maastrichthyen du Montana). Il n'est pas clair que la distinction entre formes à dôme osseux aplati (« Homalocéphalides ») ou bombé (« Pachycéphalosaurides *sensu stricto* ») soit valide au plan systématique car l'analyse de la signification de la variabilité de ce caractère (dimorphisme sexuel, ontogénie, phylogénie ?) est délicate. L'histologie du dôme renseigne davantage sur les modalités de sa propre croissance que sur ses fonctions éventuelles (travaux inédits). Les dents jugales demeurent typiquement ornithischiennes (régime végétarien) mais des canines courtes se différencient aux mâchoires supérieures et inférieures. Le squelette post crânien demeure assez généralisé et typiquement bipède, des paquets de tendons ossifiés entourent la partie distale de la queue.

On inclut désormais dans les Cératopsiens le petit groupe des Psittacosauridés, ou « dinosaures à bec de perroquet », uniquement connus du Crétacé inférieur et moyen d'Asie. Il s'agit de bipèdes (ou quadrupèdes facultatifs) ne dépassant pas 2 mètres de long. Ils partagent de multiples synapomorphies avec les Cératopsiens proprement dits (Neoceratopsia) dont la différenciation d'un os rostral médian au-dessus du museau, sans doute recouvert *in vivo* par un bec corné. On suit désormais l'évolution de ce groupe sur une trentaine de millions d'années,

du Berriasien à l'Albien. La spécialisation de la main (à trois doigts) empêche de voir dans les Psittacosaures les ancêtres directs des Neoceratopsia. Ces derniers correspondent à tous les Cératopsiens plus dérivés que les Psittacosauridés. Ils sont tous secondairement quadrupèdes, avec un crâne toujours très grand relativement au reste du corps. On dispose désormais d'une excellente documentation sur ce groupe, avec 22 Genres et plus d'une trentaine d'espèces valides. Il existe en moyenne une trentaine de spécimens par Genre et la moitié des taxons est connue par des spécimens complets. Les Neoceratopsia sont clairement caractérisés par une dizaine d'apomorphies. La « Famille » primitive des Protocératopsidés regroupe des genres de petite taille (1 m à 2 m 50) connus surtout d'Asie centrale et orientale (*Protoceratops*, *Breviceratops*...) et aussi d'Amérique du Nord (*Leptoceratops*, *Montanoceratops*...). L'absence d'autapomorphies nettes en fait un ensemble paraphylétique relativement aux Ceratopsia, plus dérivés. La main à cinq doigts demeure beaucoup plus généralisée que celle des Psittacosauridés. Les différents genres décrits semblent former une « série évolutive » mais non linéaire, montrant une évolution diversifiante de certains caractères (« cornes » supra-nasales et supra-oculaires, présence ou non de dents aux prémaxillaires, collerette...) et l'apparition d'un dimorphisme sexuel au cours de la croissance a pu être démontrée pour cette dernière structure.

Les Ceratopsia ou « Famille » des Cératopsidés forment un ensemble monophylétique de grandes formes du Crétacé supérieur et terminal de l'Ouest américain, caractérisé par au moins 6 apomorphies non partagées par les Protocératopsidés. La longueur peut dépasser 8 mètres pour ces quadrupèdes massifs, avec les plus grands crânes connus de tous les vertébrés (2 m 50 de long, y compris la collerette, chez *Torosaurus* et *Pentaceratops*). Les dents jugales s'organisent en batteries dentaires, mais avec un fonctionnement différent de celles des Hadrosaures. La collerette peut être fenestrée (*Achelousaurus*) ou non (*Triceratops*). Au sein du groupe, la qualité de la documentation a permis de reconnaître deux groupes frères (à valeur de « sous Familles »), issus d'une même dichotomie d'âge pré-Campanien, et chacun d'eux est bien caractérisé par ses propres autapomorphies dès le Campanien supérieur. Les Centrosaurines (*Avaceratops*, *Pachyrhinosaurus*, *Styracosaurus*...) ont le squamosal plus court que le pariétal, la face relativement élevée et un grand développement de la « corne » osseuse nasale, les supra-oculaires étant absentes ou modestes. Souvent de plus grande taille, les Chasmosaurines (*Triceratops*, *Torosaurus*...), connus du Mexique à l'Alaska, ont des squamosaux allongés et développent plutôt une paire de « cornes » supra-oculaires, la « corne » nasale étant réduite. On a discuté de la signification biologique des diverses structures spécialisées des Cératopsiens (collerettes, « cornes »...). Comme pour les Thyreophora, les interprétations actuelles insistent plus sur des fonctions aposématiqués (« display ») chez des végétariens dont on a de bonnes raisons de penser qu'ils étaient grégaires (« ranking » intra spécifique et reconnaissance interspécifique...) plutôt que sur des fonctions agonistiques, qui ne sont cependant nullement exclues.

Pour conclure, quelle phylogénie pour les Ornithischia ? Malgré les riches connaissances accumulées sur ce groupe majeur depuis bientôt trois siècles, un consensus ne semble pas encore atteint. Si chacun s'accorde à reconnaître la monophylie des Ornithischia eux-mêmes, c'est la structure interne du clade qui fait encore problème.

À la suite de nombreux travaux relativement récents (Norman 1984, Sereno 1986, 1999, Dodson 1990, 1996, ...) on considèrera ici comme raisonnablement démontrée la monophylie de trois grands groupes : les Thyreophora (stégosaures et ankylosaures), les Ornithopodes (Hypsilophodontes et Iguanodontia *sensu lato*) et les Marginocephalia (Pachycéphalosaures et Cératopsiens). Dans ce contexte, le problème demeure celui de l'apparement relatif de ces taxons et de leur enracinement (Figure 1).

Sereno (1986) a proposé le concept de Genasauria en tant que clade défini sur un nœud : « le dernier ancêtre commun des Thyreophora et des Cerapoda (voir ci-dessous) et tous ses descendants ». En pratique il s'agit de tous les Ornithischia sauf les Fabrosauridés (*Lesothosaurus*). La diagnose se fonde sur la présence d'une apomorphie : l'éloignement des dents jugales de la marge des os dentigères (maxillaire et dentaire). Biologiquement, cet espace latéral aux rangées dentaires serait l'indice de la présence postulée de véritables joues, et corrélativement d'une innovation fondamentale dans le traitement intra buccal des aliments, sous-tendant le succès évolutif de tout le groupe. Si cette interprétation est évidemment séduisante, il est à peine besoin de souligner son caractère largement hypothétique.

Au sein des Genasauria, les Thyreophora associeraient la conservation de caractères assez généralisés à des autapomorphies justifiant leur monophylie. L'autre rameau des Genasauria serait constitué par les Cerapoda *sensu* Sereno (1986). Les Cerapoda sont définis sur un nœud comme « le dernier ancêtre commun des Euornithopodes et des Marginocephalia et tous ses descendants ». Ceci implique une situation de groupes frères pour les Ornithopodes (Euornithopodes de Sereno) et les Marginocephalia, autrement dit ces deux groupes auraient la même ancienneté puisque issus d'une même dichotomie. Cette phylogénie, appuyée par trois synapomorphies, paraît en contradiction avec les données stratigraphiques. Les Ornithopodes sont en effet connus dès le Jurassique inférieur (Hétérodontosauridés) tandis que les premiers Marginocephalia n'apparaissent que dans le Crétacé inférieur d'Asie. Si la phylogénie est correcte, elle suggère donc pour ces derniers l'existence d'une longue « lignée fantôme » inconnue pendant tout le Jurassique... Une autre interprétation a donc été proposée par Norman (1984) et Benton (1990). Elle fait dériver les Marginocephalia à partir d'une souche d'Ornithopodes déjà évolués, peut-être de grade Hypsilophodontidés, datant du Jurassique supérieur ou même du Crétacé basal. S'il en est ainsi, il est clair que le concept de Cerapoda tel que défini par Sereno devient alors problématique.

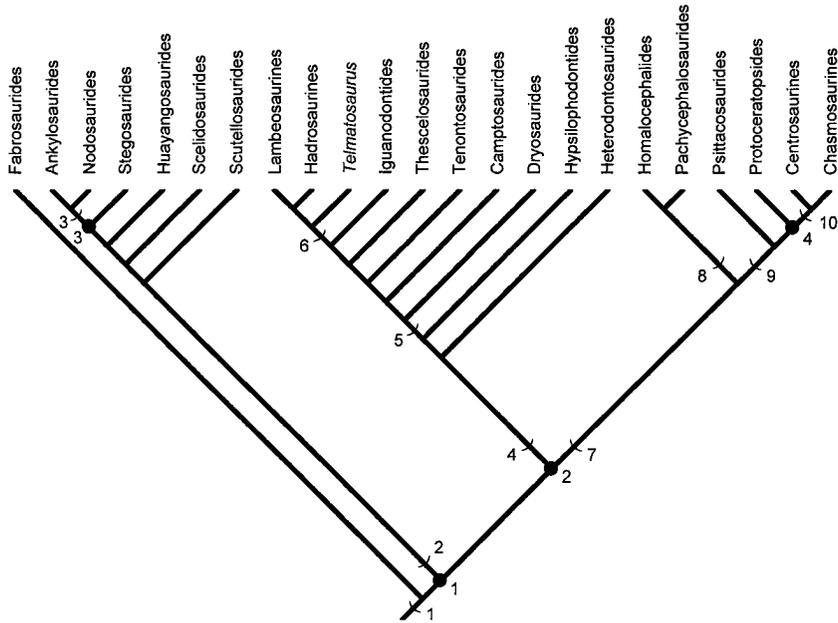


Figure 1 : Cladogramme « consensus » simplifié des Ornithischia. Cercles noirs : taxons définis phylogénétiquement par un nœud (« node defined »), voir texte. 1 : Genasauria, 2 : Cerapoda, 3 : Eurypoda, 4 : Neoceratopsia.

Ouvertures de parenthèses : taxons définis phylogénétiquement par une branche (« stem defined »), voir texte. 1 : Ornithischia, 2 : Thyreophora, 3 : Ankylosauria, 4 : (Eu)ornithopoda, 5 : Iguanodontia, 6 : Hadrosaurides, 7 : Marginocephalia, 8 : Pachycephalosauria, 9 : Ceratopsia, 10 : Ceratopsides.

**1.b. — Séminaire :** les jeudi 29 et vendredi 30 avril 2004, Amphithéâtre Guillaume Budé

**« Cent ans après Jules-Étienne Marey :  
Aspects de la morphologie fonctionnelle aujourd'hui »**

Symposium placé sous le haut patronage de la « Commémoration du centenaire de la mort de Jules-Étienne Marey » (Ministère de la Culture) et dans le cadre de l'ACI « La notion de Fonction dans les sciences humaines, biologiques et médicales ».

Judi 29 avril :

9 h-9 h 15 : *Présentation du Symposium*, par **A. de Ricqlès** (FRE 2696 CNRS/MNH/UPMC-P6/Collège de France).

9 h 15-10 h : *Formes, fonctions, transformations*, par **Jean-Pierre Gasc** (FRE 2696 CNRS/MNH/UPMC-P6/Collège de France).

**1 - Appareil buccal et fonctions orales**

10 h-10 h 30 : *De l'anatomie fonctionnelle à l'éco-éthologie : une approche évolutive de l'appareil du bec des oiseaux*, par **Chr. Erard et coll.** (UMR 5176 CNRS/MNHN).

10 h 30-11 h : *Fonction et mécanisme de la prise de nourriture en milieu terrestre*, par **Vincent Bels** (CARAH, Belgique).

**2 - Appareil locomoteur et fonctions locomotrices**

11 h 30-12 h : *Forme-Fonction-Milieu : exemple de l'appareil locomoteur des tortues actuelles*, par **M. Depecker et coll.** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

14 h-14 h 30 : *Analyse des trajectoires articulaires du membre inférieur : du kinogramme de Marey au cyclogramme traité par la méthode Procruste*, par **L. Decker et coll.** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

14 h 30-15 h : *Interprétation évolutive de la variabilité morphologique du squelette post-crânien d'Homo sapiens*, par **Christine Tardieu** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

15 h-15 h 30 : *Évolution et adaptation fonctionnelle du pelvis des Hominidés : l'analyse Procruste comme outil pour l'étude de l'évolution des formes complexes*, par **C. Berge, J. Bouhallier et coll.** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

16 h-16 h 30 : *Un modèle de coordination motrice chez un petit mammifère quadrupède : la souris*, par **Marc Herbin et coll.** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

16 h 30-17 h : *Flexion dorsale et stabilité dynamique de la course des petits mammifères*, par **Remy Hackert et M. Fischer** (FRE 2696 et Université d'Iéna).

17 h-17 h 30 : *Aspects de la biomécanique de la marche bipède chez les Oiseaux*, par **A. Abourachid** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

Vendredi 30 avril :

9 h 30-10 h 15 : *Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction ? Perspective philosophique*, par **Jean Gayon** (Université Paris I).

**Appareil locomoteur et fonctions locomotrices (suite)**

10 h 15-10 h 45 : *La régionalisation fonctionnelle de l'axe vertébral chez les Téléostéens en relation avec le mode de nage*, par **François J. Meunier** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France et MNHN).

**3 - La fonction de préhension**

11 h-11 h 30 : *Mécanismes de la préhension chez les Primates*, par **E. Pouydebat** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

#### 4 - Diversité des relations structuro-fonctionnelles dans les tissus squelettiques

11 h 30-12 h : *Deux aspects de la signification biomécanique des microstructures osseuses chez les oiseaux*, par **Jorge Cubo** et **Emmanuel de Margerie** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

14 h-14 h 30 : *Aspects temporels des relations structures-fonctions dans le tissu osseux chez les Mammifères, essai de synthèse*, par **Jacques Castanet** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

14 h 30-15 h : *L'apport des données de microanatomie osseuse au problème de la conquête des environnements terrestres*, par **Michel Laurin** (FRE 2696 CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France).

15 h-15 h 30 : *De la méthode comparative à la « paléontologie fonctionnelle » : à la recherche du rythme perdu*, par **Christine Argot** (Université d'Iéna).

#### 5 - L'intégration sensori-neuro-motrice

16 h-16 h 45 : *Évolution des concepts dans le domaine de la motricité rythmique chez les Mammifères*, par **Denise Viala** (Université de Bordeaux).

16 h 45-17 h 15 : *Le développement de la locomotion chez le rat : le dialogue de la fonction et des structures*, par **Marc Jamon** (INPC, Marseille).

17 h 15-17 h 45 : *L'anatomie fonctionnelle du système vestibulaire*, par **Werner Graf** (Physiologie de la perception et de l'action, Collège de France).

17 h 45-18 h 15 : *Jules-Étienne Marey et la morphologie fonctionnelle : Regards sur une œuvre exceptionnelle*, par **Thierry Pozzo** (INSERM/ERIT-M 0207 Motricité-Plasticité, Dijon).

18 h 15-18 h 45 : Discussion générale et conclusions (**Modérateurs : S. Renous, J.P. Gasc, A. de Ricqlès**).

Le séminaire de cette année de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme a revêtu un caractère un peu exceptionnel. Nous l'avons en effet organisé sous forme d'un Symposium de deux journées consacré à la Morphologie fonctionnelle, en hommage à Jules-Étienne Marey. Cette réunion a été ainsi placée sous le haut patronage de la Commémoration nationale du centenaire de la mort de Jules-Étienne Marey, dont le souvenir est célébré cette année dans toute la France. Le Professeur Alain Berthoz (Collège de France) a d'abord exposé l'ensemble des manifestations scientifiques et culturelles organisées dans le cadre de cette célébration nationale. Marey occupa avec un lustre incomparable la Chaire d'« Histoire naturelle des corps organisés » au Collège de France, de 1869 à sa mort, en 1904, et il était donc normal que notre Maison soit intimement associée à cette commémoration nationale. On se souvient peut-être surtout de Marey comme d'un physiologiste, expérimentateur hors pair, acharné à enregistrer par les moyens mécaniques et graphiques de son temps diverses caractéristiques de l'organisme animal vivant. Au travers de l'Institut Marey, c'est sans doute cette discipline biologique majeure, la Physiologie, qui, en France, a recueilli et fait fructifier une grande partie de l'héritage intellectuel et technique de Marey. Le

but et l'originalité du symposium a été toutefois de mettre l'accent sur des facettes du génie scientifique de Marey qui ne se laissent pas facilement décrire comme de la physiologie à strictement parler, telle que nous pouvons la concevoir aujourd'hui, au travers de son évolution tout au long du XX<sup>e</sup> siècle. Il m'a semblé que la physiologie proprement dite ne constituait qu'une partie de l'héritage scientifique de Marey et la spécificité du symposium était donc d'éclairer une autre partie, peut-être moins connue et médiatisée de cet héritage. Il s'agit de la tradition intellectuelle et technique largement tournée vers les approches comparatives, et donc potentiellement évolutionnistes, et que l'on peut approximativement qualifier du nom de Morphologie fonctionnelle.

Le Professeur Jean-Pierre Gasc a présenté, dans sa généralité, l'historique et la problématique de ce vaste champ disciplinaire, ou plutôt transdisciplinaire, qu'est la morphologie fonctionnelle. L'observation de l'organisme animal complet, vivant, en interaction avec son environnement, met immédiatement en évidence un certain nombre de comportements caractéristiques, au nombre desquels se situe par exemple la locomotion. On donne souvent le nom de « fonctions » à ces actions ou aptitudes biologiques : ainsi la fonction locomotrice, qui répond à l'aptitude au déplacement dans le milieu, mais aussi la fonction manducatrice par laquelle l'appareil buccal va prélever dans l'environnement et traiter le « carburant » nécessaire au métabolisme... et cætera. La réalisation de toutes ces fonctions biologique est évidemment sous tendue par la présence de structures organiques spécifiques, au moyen desquelles elles sont réalisées. Chacun est familier de ce dualisme structures/fonctions. Notons qu'il organise toute la classification des sciences biologiques. Au niveau de l'organisme et de ses constituants principaux, ce dualisme s'exprime par l'opposition familière entre anatomie et physiologie mais il serait facile de retrouver cette même dualité à tous les niveaux d'intégration du vivant. La réflexion sur les rapports entre structures en fonctions, semée d'embûches épistémologiques, conduit immédiatement à la notion d'adaptation, un autre concept clé de la biologie évolutionniste, dont il n'a pas manqué d'être question, implicitement ou explicitement, tout au long des exposés.

Ainsi, la morphologie fonctionnelle peut-elle apparaître comme un domaine hybride, une interface entre disciplines structurales et fonctionnelles, s'intéressant d'abord à comprendre la réalisation concrète de grandes fonctions biologiques, notamment celles de la vie de relation, chez l'organisme complet en situation dans son environnement naturel. La morphologie fonctionnelle ressort des disciplines structurales de la biologie : d'abord évidemment de l'anatomie comparée et, au-delà d'elle, d'autres disciplines structurales telles que l'histologie et la cytologie, mais aussi de la systématique dont elle crée et utilise à la fois les objets : les caractères du phénotype et les taxons. Aux disciplines fonctionnelles : physiologie, éthologie, écologie... la morphologie fonctionnelle emprunte nombre de leurs concepts et techniques, en les appliquant toujours à ce niveau on ne peut plus concret de l'organisation biologique qu'est le phénotype, c'est-à-dire l'organisme individuel.

On voit par là que la morphologie fonctionnelle semble à première vue contredire l'une des approches les plus fructueuses, et les plus obstinément poursuivies par la biologie française depuis deux siècles, celle du réductionnisme. S'intéressant à l'organisme dans sa totalité intégrée, la morphologie fonctionnelle a semblé ne pas pouvoir se situer dans le puissant courant réductionniste qui a entraîné la biologie au XX<sup>e</sup> siècle pour triompher définitivement avec la génétique moléculaire contemporaine. Ainsi, trop vite taxées de passéisme, les études de morphologie comparative, fussent-elles fonctionnelles, ont-elles dû subir, pendant la plus grande partie du XX<sup>e</sup> siècle, une éclipse, voire un ostracisme, qui se sont manifestés avec continuité tant dans les choix des décideurs que dans les programmes d'enseignements et de recherche. D'où la situation actuelle où la morphologie fonctionnelle n'occupe plus qu'une position relativement très marginale au sein de nos institutions et établissements de recherche. Il faudrait ici le talent de polémiste du regretté Pierre Bourdieu pour bien faire comprendre et sentir la situation de science institutionnellement dominée dans laquelle dût survivre la morphologie fonctionnelle, ainsi que quelques autres disciplines « naturalistes » mal aimées comme la Biosystématique, jusqu'à ce qu'une timide prise de conscience de leur intérêt commence enfin à intervenir au cours de ces toutes dernières années.

Et pourtant, la morphologie fonctionnelle, à y bien regarder, participe du réductionnisme méthodologique aussi franchement que la biochimie ou que toute autre discipline biologique dite moderniste, et Marey nous en offre justement le plus éclatant exemple. Le réductionnisme méthodologique de Marey, et après lui de toute la morphologie fonctionnelle, ne participe pas de la chimie mais plutôt de la physique. Chez Marey, pour comprendre le mouvement, la locomotion animale, il convient de réduire l'organisme à une série de segments, d'articulations, de leviers, de vecteurs représentatifs. Il faut repérer les forces, leurs points d'application, leur intensité, leur durée, et comment elles s'exercent successivement et cycliquement dans le cadre d'une cinématique rigoureuse. En somme, il ne s'agit de rien moins que de réduire la complexité apparente du mouvement animal aux lois et principes généraux de la physique classique déterministe. Programme parfaitement rationaliste dont les conséquences ultimes seront la possibilité de calcul et de reconstitution virtuelle du mouvement, telles que la robotique, l'informatique, la cinématographie par images de synthèse et les prothèses intelligentes nous le montrent désormais chaque jour.

Au cours de ces deux journées, nous avons vu comment les principes qui guidèrent les premières analyses de Marey trouvent désormais, au travers de fantastiques progrès techniques, des applications de plus en plus précises et variées. Il devient désormais possible, par exemple, d'évaluer le coût métabolique d'une fonction telle que la locomotion, et de reporter celui-ci au sein du bilan énergétique global de l'organisme en situation dans son environnement. De telles quantifications permettent, par voie comparative, d'évaluer l'efficacité de tel ou tel dispositif anatomique, objectivant ainsi la notion d'adaptation fonctionnelle.

Il est évident que de telles études ont un retentissement direct sur la compréhension des traits d'histoire de vie et corrélativement sur notre vision des mécanismes adaptatifs mis en jeu dans l'évolution.

Mais la morphologie fonctionnelle issue de Marey doit nous interroger aussi sur un autre plan. Dans « morphologie fonctionnelle » il y a « fonction », un concept universellement utilisé en biologie, comme on l'a vu, sinon admis par tous, mais qui demeure néanmoins problématique. Rendre compte, comme le font les biologistes, de la présence d'une structure par la ou les fonction(s) qu'elle exerce au sein de l'organisme pose problème au philosophe. En biologie, derrière le fonctionnalisme c'est donc en réalité tout le problème du finalisme qui ne peut manquer de se profiler. Vieux problème dira-t-on qui, depuis les « causes finales » d'Aristote, n'a pas manqué d'alimenter presque vingt-cinq siècles de débats philosophiques. Pour le biologiste, les structures ne vont pas sans les fonctions et réciproquement. À tous les niveaux d'intégration, de la molécule à l'écosystème, la dualité structuro-fonctionnelle s'exprime à l'évidence et l'on retrouve cette opposition, qui est aussi complémentarité indissoluble, dans le syntagme « d'être vivant ». Autrement dit, comme l'exprimait Wainwright avec humour : « les structures sans les fonctions sont des cadavres, les fonctions sans les structures sont des fantômes ».

Dans quelle mesure une vision épurée du concept de fonction biologique pourrait-elle enfin se distancier radicalement du finalisme ? Divers épistémologues ont proposé des solutions au cours des trente dernières années et c'est pour faire le point sur cette question que le Ministère de la Recherche a initié un projet d'ACI (Action concertée incitative) interdisciplinaire sur la notion de fonction dans les sciences humaines, biologiques et médicales. S'agissant de morphologie fonctionnelle, nous avons voulu, bien entendu, placer le présent symposium dans le cadre de cette action. Le Professeur Jean Gayon a développé cet aspect des choses. À cet égard, il semble que le public ait été plus séduit par le concept « étiologique » de fonction, qui s'inscrit dans une dimension explicitement évolutionniste que par le concept « systémique » qui tente d'en faire l'économie.

Je souhaite remercier tout spécialement l'ensemble de mes collègues de notre unité CNRS, le FRE 2696 pour avoir présenté un large éventail de travaux de morphologie fonctionnelle actuellement en cours au sein de l'Unité, exposés qui constituent en quelque sorte la colonne vertébrale de ce Symposium. Bien entendu, ces présentations, et celles des collègues d'autres Unités et Institutions, que je remercie aussi chaleureusement de leur participation, ne peuvent prétendre recouvrir la totalité du champ de tout ce qui se fait actuellement en morphologie fonctionnelle. Il ne s'agit donc là que d'un aperçu sur des recherches variées qui se poursuivent actuellement au niveau mondial et qui, bien entendu, ne s'appliquent pas qu'aux seuls vertébrés. Notre espoir est que ce symposium ait donné une plus grande visibilité à ce type de recherches à vocation intégrative. Celles-ci demeurent, à mon sens, beaucoup trop négligées et peu soutenues dans notre

pays pour une série de raisons institutionnelles, historiques, voire de sociologie scientifique que j'ai déjà eu l'occasion d'évoquer rapidement ici — précisément à propos de Marey (Voir Annuaire 1998-99, pp. 504-506), en souhaitant que cette réunion, et de façon générales les commémorations de ce centenaire, fassent évoluer les choses.

**1.c. — Enseignement à l'étranger** (Université de Barcelone), 7-12 mai 2004.  
Conférences : Apports de la méthode comparative à l'histophysiologie osseuse.

## 2. *Autres enseignements (A. de Ricqlès)*

### 2.a. Dans le cadre de l'École doctorale « Diversité du vivant » :

- DEA Biodiversité : génétique, histoire et mécanisme de l'Évolution (DEA commun aux Universités Paris 6, Paris 7, Paris 11, au MNHN et à l'INA-PG). Séminaire Développement et Évolution. Matinée : Les Hétérochronies, 23 octobre 2003, Jussieu.

## RECHERCHE

### 1. Généralités, statuts et situation institutionnelle (juin 2004)

La FRE 2696 « Évolution et adaptations des systèmes ostéomusculaires » (CNRS/MNHN/UPMC-P6/Collège de France) dirigée par le Dr Sabine Renous, Directeur de recherches au CNRS, a été mise en place l'année dernière par le CNRS pour faciliter la restructuration, à échéance de deux à trois ans, de notre ancienne UMR 8570, dans le cadre de la mise en place de la contractualisation du MNHN. Le but recherché étant, par la fusion d'anciennes petites UMR, de parvenir à de nouvelles Unités de recherche de dimensions nettement plus importantes que par le passé. Dans le cadre du FRE actuel, le Professeur Jacques Castanet (Université Paris 6) conserve la fonction de Directeur-adjoint de l'Unité et dirige l'une de ses deux composantes, l'équipe « Ostéohistologie comparée » à laquelle la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme du Collège de France, dirigée par A. de Ricqlès, est rattachée vis-à-vis du CNRS. L'autre équipe constitutive du FRE, l'équipe « Locomotion », est dirigée par S. Renous. Le groupe de recherche dirigé par J.Y. Sire, Directeur de recherches au CNRS, quittera l'unité au 31/12/2004. Sans préjuger de la restructuration définitive de l'Unité et compte tenu du contexte exposé ci-dessus, on a conservé le cadre de présentation de nos activités de recherche déjà utilisé (Voir annuaire 2002-2003, pp. 479-490).

## 2. Activités de recherche 2003-2004 et travaux en cours

### *Publications scientifiques*

#### 2003 (suite)

Ash, A., Bruce, R., **Castanet, J. & Vieillot, H.** 2003. Population parameters of *Plethodon metcalfi* on a ten year cut old clearcut and in nearby forest in the southern blue ridge mountain. J. Herpetol., 37 : 445-452.

Bocherens, H., Michaux, J., Billou, D., **Castanet, J.** & Garcia-Talavera, F. 2003. Contribution of collagen stable isotope biogeochemistry to the paleobiology of extinct endemic vertebrates from Tenerife (Canary island, Spain). Isotopes Env. Health Stud., 39 : 197-210.

**Cubo, J.** 2003. Evidence for speciation change in the evolution of ratites (Aves : Palaeognathae). Biol. J. Linn. Soc., 80 : 99-106.

**Cubo, J., Berge, C., Quilhac, A., Margerie, E. de & Castanet, J.** 2002. Heterochronic patterns in primate evolution : evidence from endochondral ossification. Eur. J. Morphol., 40 : 81-88.

**Delgado, S., Davit-Béal, T. & Sire, J.Y.** 2003. The dentition and tooth replacement pattern in *Chalcides* (Squamata, Scincidae). J. Morphol., 256 (2) : 146-159.

Girondot, M. & **Laurin, M.** 2003. Bone profiler : a tool to quantify, model and statistically compare bone section compactness profiles. J. of Vertebrate Paleontology, 23 (2) : 458-461.

Kacem, A. & **Meunier, F.J.** 2003. Halastatic demineralization in the vertebrae of the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. (Teleostei, salmonidae), during its anadromous migration. J. Fish Biol., 63 : 1122-1130.

Morvan-Dubois, G., Leguellec, D., Garonne, R., **Zylberberg, L.** & Bonnaud, L. 2003. Phylogenetic analysis of vertebrate fibrillar collagens locates the position of zebrafish type One alpha 3 chain (verif.) and suggests an evolutionary link between collagen One alpha chain(s) (verif.) and Hox clusters. J. Mol. Evol., 57 : 501-514.

Plouhinec, J.L., Sauka-Spengler, T., Germot, A., Le Mentec, C., Cabana, T., Harrison, G., Pieau, C., **Sire, J.Y.**, Véron, G. & Mazan, S. 2003. The mammalian Crx genes are highly divergent representatives of the Otx5 gene family, a gnathostome orthology class of orthodenticle-related homeogenes involved in the differentiation of retinal photoreceptors and circadian entrainment. Mol. Biol. Evol., 20 : 513-521.

**Quilhac, A.**, Holleville, N., Bontoux, M., Monsoro-Burq, A.H. 2003. BMP signals regulate Dlx5 during early avian skull development. Dev. Biol., 257 (1) 177-189.

**Sire, J.Y.** & Huysseune, A. 2003. Formation of skeletal and dental tissues in fish : A comparative and evolutionary approach. *Biol. Rev.*, 78 : 219-249.

Tissir, F., Lambert De Rouvroit, C., **Sire, J.Y.**, Meyer, G. & Goffinet, A.M. 2003. Reelin expression during embryonic brain development in *Crocodylus niloticus*. *J. Comp. Neurol.*, 457 : 250-262.

**Zylberberg, L.**, Chanet, B., Wagemans, F. & **Meunier F.J.** 2003. Structural peculiarities of the integumental bony tubercles in the turbot, *Scophthalmus maximus* (L. 1758) (Osteichthyes, Pleuronectiformes, Scophthalmidae). *J. Morph.*, 258 : 84-96.

#### 2004 & sous presse

**Buffrénil, V. de**, Dabin, W. & **Zylberberg, L.** 2004. Histology and growth of the cetacean petro-tympanic bone complex. *J. Zool. London*, 262 : 371-381.

**Castanet, J.**, **Croci, S.**, Aujard, F., Perret, M., **Cubo, J.** & **Margerie, E. de**. 2004. Bone growth marks and age estimation in a small Primate : *Microcebus murinus*. *J. Zool. Lond.*, 263 : 31-39.

**Cubo, J.** 2004. Pattern and process in constructional morphology. *Evol. & Dev.*, 6 : 131-133.

**Delgado, S.**, **Davit-Béal, T.** & **Sire, J.Y.** 2004. Tooth development in the scincid *Chalcides viridanus* (Squamata) with particular attention to amelogenesis. *Cell Tissue Res.* (sous presse).

**Delgado, S.**, Girondot, M. & **Sire, J.Y.** 2004. Molecular evolution of amelogenin in mammals. *J. Mol. Evol.* (sous presse).

Esteban, M., Sanchez-Herraiz, M.J., Barbadillo, L.J. & **Castanet, J.** 2004. Population age-structure and growth in an isolated population of *Pelodytes punctatus* in Northern Spain. *J. Nat. Hist.* (sous presse).

Gaudant, J. & **Meunier, F.J.** 2004. Un test pour déterminer la position systématique du genre *Thaumaturus reuss* (Poisson Téléostéen) : L'approche paléohistologique (sous presse).

Huysseune, A. & **Sire, J.Y.** 2004. The role of epithelial remodelling in tooth eruption in larval zebrafish. *Cell Tissue Res.*, 315 (1) : 85-95.

Kacem, A., **Meunier, F.J.**, Aubin, J. & Haffray, P. 2004. Caractérisation histomorphologique des malformations du squelette vertébral chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) après différents traitements de triploïdisation. In 2<sup>es</sup> rencontres d'Ichtyologie en France, Soc. Fra. Ichtyol., *Cybium*, 28 (1 suppl.) : 15-23.

Laurenti, P., Thaeron, C., **Allizard, F.**, Huysseune, A. & **Sire, J.Y.** 2004. The cellular expression of *eve1* suggests its requirement for initial patterning of the dentition and differentiation of the ameloblasts in the zebrafish (*Danio rerio*). *Dev. Dyn.*, 230 : 727-733.

**Laurin, M.** & Anderson, J. 2004. Meaning of the name Tetrapoda in the scientific literature : an exchange. Systematic Biology, 53 (1) : 68-80.

**Laurin, M.** & Cantino, P.D. 2004. First international phylogenetic nomenclature meeting : a report. Zoologica Scripta, 33 : 475-479.

**Laurin, M.** 2004. The evolution of body size, Cope's rule and the origin of Amniotes. Systematic Biology, 53 (4) : 594-622.

**Laurin, M.**, Girondot, M. & **Loth, M.M.** 2004. The evolution of long bone microanatomy and lifestyle in lissamphibians. Paleobiology, 50 p., 8 figs.

Le Guellec, D., Morvan-Dubois, G. & **Sire, J.Y.** 2004. Skin development in bony fish with particular emphasis on collagen deposition in the dermis of the zebrafish (*Danio rerio*). Int. J. Dev. Biol., 48 : 217-231.

**Margerie, E. de**, Robin, J.P., Verrier, D., **Cubo, J.**, Groscolas, R. & **Castanet, J.** 2004. Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate : a fluorescent labelling study in the King Penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). J. Exp. Biol., 207 : 869-879.

**Margerie, E. de**, **Sanchez, S.**, **Cubo, J.** & **Castanet, J.** 2004. Torsional resistance as a principal component of the structural design of long bones : comparative multivariate evidence in birds. Anat. Rec. (sous presse).

**Meunier, F.J.**, Sorba, L. & Béarez, P. 2004. Présence de tissu osseux acellulaire vascularisé dans les écailles élastoïdes de *Micropogonias altipinnis* (Osteichthyes, Perciformes, Sciaenidae). In 2<sup>es</sup> rencontres d'Ichtyologie en France, Soc. Fra. Ichtyol., Cybium, 28 (1 suppl.) : 25-31.

**Meunier, F.J.** & Brito, P.M. 2004. Paleohistology of basal teleostean scales. Cybium, 28 : (sous presse).

Reisz, R. & **Laurin, M.** 2004. A reevaluation of the enigmatic Permian synapsid *Watongia* and of its stratigraphic significance. Canadian Journal of Earth Sciences, 41 (4) : 377-386.

**Ricqlès, A. de**, **Castanet, J.** & **Francillon-Vieillot, H.** 2004. The « message » of bone tissue in Paleoherpetology. Ital. J. Zool. (sous presse).

**Sire, J.Y.** & Akimenko, M.A. 2004. Scale development in fish : A review, with description of *sonic hedgehog* expression in the zebrafish (*Danio rerio*). Int. J. Dev. Biol., 48 : 233-247.

**Sire, J.Y.**, **Delgado, S.**, **Fromentin, D.** & Girondot, M. 2004. Amelogenin : Lessons from Evolution. Arch. Oral Biol. (sous presse).

Steyer, J.S., **Laurin, M.**, **Castanet, J.** & **Ricqlès, A. de.** 2004. First histological and skeletochronological data on temnospondyl growth : palaeoecological and palaeoclimatological implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 206 : 193-201.

Vallin, G. & Laurin, M. 2004. Cranial morphology and affinities of *Microbrachis*, and a reappraisal of the phylogeny and lifestyle of the first amphibians. Journal of Vertebrate Paleontology, 24 (1) : 56-72.

Zylberberg, L. 2004. New data on bone matrix and its proteins. C.R. Palevol. (sous presse).

### *Participation à des Congrès*

#### 2003 (suite)

Chisaka, H., Sire, J.Y. & Kozawa, Y. 2003. Development of first generation tooth in *Xenopus laevis*. Morphological and cytochemical studies. Japanese Dental Congress, juillet 2003.

Jégu, M., Fermon, Y., Le Bail, P.Y., Keith, P. & Meunier, F.J. 2003. Étude de la diversité ichtyologique du haut Maroni (Guyane française) à l'aide de la pêche traditionnelle au poison végétal (communication affichée).

Kacem, A., Meunier, F.J., Aubin, J. & Haffray, P. 2003. Caractérisation histo-morphologique des malformations du squelette vertébral chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) après différents traitements de triploïdisation (communication affichée). 2<sup>es</sup> Rencontres d'Ichtyologie en France, Paris, 25-29 mars 2003.

Keith, P., Fermon, Y., Le Bail, P.Y., Meunier, F.J. & Pruvost, P. 2003. Richesse et particularités de l'ichtyofaune du marais de Kaw (Guyane française) (communication affichée). 2<sup>es</sup> Rencontres d'Ichtyologie en France, Paris, 25-29 mars 2003.

Khemiri, S., Gaamour, A., Zylberberg, L., Meunier, F.J. & Romdhane, M.S. A comparative study of dorsal fin ray, opercula bone, otolith, scales and vertebrae for determining the age and growth of *Boops boops* (communication affichée). FIS, Paris (France), mars 2003.

Meunier, F.J. 2003. L'ichtyologie au Muséum national d'Histoire naturelle (communication orale). 2<sup>es</sup> Rencontres d'Ichtyologie en France, Paris, 25-29 mars 2003.

Meunier, F.J., Sorba, L. & Béarez, P. 2003. Présence de tissu osseux vascularisé dans les écailles élasmoïdes de *Micropogonias altipinis* (Osteichthyes, Perciformes, Sciaenidae) (communication orale). 2<sup>es</sup> Rencontres d'Ichtyologie en France, Paris, 25-29 mars 2003.

Meunier, F.J. & Zylberberg, L. Ultrastructure du cartilage hémal des vertèbres de la carpe *Cyprinus carpio* (Teleostei, Ostariophysii, Cyprinidae) (communication orale). 2<sup>es</sup> Journées franco-tunisiennes de Zoologie, Tozeur (Tunisie), 15-17 octobre 2003.

Ricqlès, A. de, Coradin, Th., Godefroit, P., Yans, Y. *et al.* 2003. Bernissart's Iguanodons : the case for « fresh » versus old dinosaur bone (communication

orale). *Journ. Vert. Pal.*, 23 (3) Suppl. SVP 63th Annual Meeting, St Paul, Minn. 45 A, octobre 2003.

Sbaihi, M., Kacem, A., Aroua, S., **Meunier, F.J.** & Dufour, S. 2003. Contrôle endocrinien de la résorption osseuse vertébrale chez l'anguille : considérations évolutives. 2<sup>es</sup> Journées franco-tunisiennes de Zoologie, Tozeur (Tunisie), 15-17 octobre 2003.

**Sire, J.Y.** 2003. Evolutionary analysis of amelogenin in tetrapods and its use to validate some mutations leading to Amelogenesis Imperfecta. COST B23 conference : Craniofacial and tooth development and regeneration. Prague, Rép. Tchèque, février 2003.

Van Der Heyden, C., **Sire, J.Y.** & Huysseune, A. 2003. Development of the zebrafish dentition *in vitro* reveals possible clues for understanding polyphyodonty. European Zebrafish and Medaka Meeting, Paris, juin 2003.

Verreijdt, L., Van Der Heyden, C., Borday, V., **Sire, J.Y.** & Huysseune, A. 2003. *Dlx* expression in the zebrafish cranial skeleton. European Zebrafish and Medaka Meeting, Paris, juin 2003.

**Zylberg, L.** & **Meunier, F.J.** 2003. Les tubercules osseux de la peau du turbot *Scophthalmus maximus* (Teleostei, Pleuronectiformes, Scophthalmidae) sont des écailles élasmoïdes modifiées (communication affichée). 2<sup>es</sup> Journées franco-tunisiennes de Zoologie, Tozeur (Tunisie), 15-17 octobre 2003.

**Zylberg, L.** 2003. Biominéralisations : Les collagènes fibrillaires de l'os et leur organisation spatiale (conférence invitée). Université de Tunis, 18 octobre 2003.

#### 2004 & sous presse

**Cubo, J., Ponton, F., Margerie, E. de & Castanet, J.** 2004. Phylogenetic and Functional effects on Bone Vascularization in Sauropsids. 7th International Congress of Vertebrate Morphology, Boca Raton, Floride, USA, 27 July-1 August 2004.

**Castanet, J., Margerie, E. de, Robin, J.P., Verrier, D., Cubo, J.** & Groscolas, R. 2004. Early bone growth in King Penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). 7th International Congress of Vertebrate Morphology, Boca Raton, Floride, USA, 27 July-1 August 2004. Abstract in *J. Morphol.*, 260 : 282.

**Davit-Béal, T. & Sire, J.Y.** 2004. Tooth development and morphological variations through ontogeny in the amphibian, *Pleurodeles waltl*. 8th Int. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, York, G.B., juillet 2004.

**Davit-Béal, T. & Sire, J.Y.** 2004. Morphological variations in a tooth family through ontogeny in *Pleurodeles waltl* (Amphibia, Caudata). 7th Int. Congress of Vert. Morphol., Boca Raton, Floride, USA, juillet 2004.

**Delgado, S., Davit-Béal, T., Fromentin, D., Girondot, M. & Sire, J.Y.** 2004. The evolutionary analysis of dental proteins : A new tool to validate genetic

anomalies. An example with the amelogenin, the major protein of forming enamel. Meeting European COST action B23, Gand, Belgique, mars 2004.

**Delgado, S., Davit-Béal, T., Couble, M.L., Allizard, F. & Sire, J.Y.** 2004. Dentition pattern, tooth development and amelogenin expression in the lizard, *Chalcides viridanus* (Scincidae, Squamata). 8th Int. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, York, G.B., juillet 2004.

**Delgado, S., Davit-Béal, T., Allizard, F. & Sire, J.Y.** 2004. Tooth development in a scincid lizard, *Chalcides viridanus* (Squamata), with particular attention paid on enamel formation. 7th Int. Congress of Vert. Morphol., Boca Raton, Floride, USA, juillet 2004.

Huyseune, A., Laurenti, P., Thaëron, C., **Allizard, F. & Sire, J.Y.** 2004. Expression of the *even skipped*-related gene *evel* suggests its requirement in initiation and morphogenesis of the first tooth, and in the differentiation of the ameloblasts in the zebrafish (*Danio rerio*). 8th Int. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, York, G.B., juillet 2004.

Kacem, A., **Meunier, F.J.**, Aubin, J. & Affray, P. 2004. Caractérisation histomorphologique des malformations du squelette vertébral chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) après différents traitements de triploïdisation. (communication affichée). Société Zoologique de France, Reims, 4-6 octobre 2004.

**Meunier, F.J.** 2004. Le matériel ichtyologique du site magdalénien de « La Garenne ». (communication orale). Argenton-sur-Creuse, 7-9 octobre 2004.

**Sire J.Y.** 2004. Amelogenin : lessons from evolution. 8th Int. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, York, G.B., juillet 2004.

### Chapitres d'ouvrages

#### 2003 (suite)

Gayet, M. & **Meunier, F.J.** 2003. Palaeontology and Palaeobiogeography of Catfishes, pp. 491-522. *In* Catfishes, Arratia, G., Kapoor, B.G., Chardon, M. & Diogo, R. (eds), vol. 2, Part IV, Fossil Record. Science Publishers, Plymouth, G.B.

**Meunier, F.J.** 2003. Préface *in* Poissons de mer de Guyane, 2004, M. Léopold, Ifremer éd., 214 p., Plouzané.

**Ricqlès, A. de.** 2003. Histoire naturelle, neurosciences, sociétés : quelques réflexions sur La Mal-mesure de l'Homme, en hommage à Stephen Jay Gould. *In* J.P. Changeux (Dir.), Gènes et Culture (Sympos. Collège de France), Éditions Odile Jacob, Paris, pp. 201-219.

**Ricqlès A. de.** 2003. Préface *in* K. Padian, De Darwin aux Dinosaures (Leçons au Collège de France, juin 2002), Éditions Odile Jacob, Paris.

*Chapitres d'ouvrages***2004 & sous presse**

**Laurin, M.** The advantages of Phylogenetic nomenclature over Linnean nomenclature. 41 pages, 12 figures. *In* : Minelli, A., Ortalli, G. and Sanga, G. (eds), I nomi degli animali (Animal Names), Instituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, Venise, Italie (sous presse).

**Meunier, F.J.** 2004. Morphologie et structure des écailles du poisson-chirurgien *Ctenochaetus striatus* (Quoy et Gaimard, 1825) (Teleostei, Acanthuridae). Bol. Museu Munic. Funchal, Supp. n° 6 (2001) : 187-198.

*Éditions d'ouvrages***2004 & sous presse**

**Meunier, F.J.** (coord.). 2004. Piranhas enivrés, des poissons et des hommes en Guyane. SFI/RMN éditeurs, 128 p.

*Commentaires d'ouvrages***2004 & sous presse**

**Castanet, J.** Commentaires sur l'ouvrage : Manuel de sclérochronologie des poissons. Direct. : J. Panfili, H. de Pontual, H. Troadec, P.J. Wright. Éditions IRD et IFREMER. 2002. 463 p. *In* Cybium (sous presse).

**Meunier, F.J.** 2004. Commentaire de : Biologie des poissons d'eau douce européens, 2001, Bruslé, J. & Quignard, J.P., Éditions Tec & Doc, Lavoisier, Paris, 625 pages. *In* Bull. Soc. Zool. Fr. (sous presse).

**Meunier, F.J.** 2004. Commentaire de : Candiru. Life and legend of the blood-sucking catfishes, 2002, Stephen SPOTTE, 322 pages, Creative Arts Book Company, Berkeley, California USA. *In* Bull. Soc. Zool. Fr. (sous presse).

**Meunier, F.J.** 2004. Commentaire de : Fundamentals of Ichthyology, 2002, S.P. BISWAS, Narendas Publishing House, Dehli — 110006 Inde, 392 pages, SFI-Info, 2003, 25.

**Meunier, F.J.** 2004. Commentaire de : Esturgeons et Caviar, 2002, Billard R. Coord., Éditions Tec & Doc, Lavoisier, Paris, 298 pages. *In* Cybium, 2004, 28 (1) : 42.

**Meunier, F.J.** 2004. Commentaire de : Check-List of the freshwater fishes of South and central America, 2003, R.E. Reis, S.O. Kullander & S.J. Ferraris, EDIPUCRS, Porto Alegre, Brésil, 742 pages. *In* Cybium, 2004, 28 (2) : 82.

**Meunier, F.J.** 2004. Commentaire de : Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de Nouvelle Calédonie, 2003, G. Marquet, P. Keith & E. Vigneux,

Patrimoines naturels, Publications scientifiques du MNHN, 58 : 282 pages. *In* Cybum, 2004, 28 (2) : 96.

**Meunier, F.J.** 2004. Commentaire de : Peces de las Islas Canarias. Catalogo comentado e ilustrado, 2002, A. Brito, P.J. Pascual, J.M. Falcon, A. Sancho & G. Gonzalez, Francisco Lemur Ed., La Laguna (Tenerife), 419 pages. *In* Cybum, 2004, 28 (2) : 158.

### *Diffusion et valorisation des connaissances*

#### **2003** (suite)

**Meunier, F.J.** 2003. Hans Hederström (1710-1792), un précurseur avisé de la squelettochronologie pour la détermination de l'âge individuel des poissons et la gestion des stocks. *In* La Mer dévorée. Le poisson bon à manger, le poisson bon à penser. A. Geistdoerfer, J. Ivanoff et J. Matras-Guin eds., pp. 23-28, Anthropologie maritime-CCSTI, Paris.

**Meunier, F.J.** 2003. Histoire entière des poissons... de Guillaume Rondelet. Célébrations nationales 2004, pp. 232-233. Ministère de la Culture et de la Communication, Dir. Archives de France.

**Laurin, M., Plejel, F. & Ricqlès, A. de.** 2003. Premier Congrès International de Nomenclature Phylogénétique. Bulletin de la Société Française de Systématique, 30 : 18-19.

#### **2004 & sous presse**

Jégu, M., Keith, P., Fisch-Muller, S., Fossati, O. & **Meunier, F.J.** 2004. Les rapides et leur peuplement. *In* Meunier F.J. (coord.), Piranhas enivrés, des poissons et des hommes en Guyane. SFI/RMN éditeurs, pp. 27-33.

**Laurin, M. & Ricqlès, A. de.** 2004. Compte rendu sur le premier congrès international de nomenclature phylogénétique : 6-9 juillet 2004, MNHN, Paris, Bulletin de la Société française de Systématique, 32 : 9-10.

**Meunier, F.J.** 2004. Note de présentation. *In* Meunier F.J. (coord.), Piranhas enivrés, des poissons et des hommes en Guyane. SFI/RMN éditeurs, pp. 9-11.

**Meunier, F.J., Pagezy, H., Keith, P. & Jégu, M.** 2004. Introduction. *In* Meunier F.J. (coord.), Piranhas enivrés, des poissons et des hommes en Guyane. SFI/RMN éditeurs, pp. 13-15.

**Meunier, F.J., Fermon, Y., Jégu, M. & Keith, P.** 2004. Les piranhas et les kumaru : Diversité et Biologie. *In* Meunier F.J. (coord.), Piranhas enivrés, des poissons et des hommes en Guyane. SFI/RMN éditeurs, pp. 35-41.

**Meunier, F.J.** 2004. Les poissons de « La Garenne ». *In* « Préhistoire du Val de Creuse en Berry » (P. Paillet, ed.), 92-94.

Pagezy, H., Jégu, M., Keith, P. & **Meunier, F.J.** 2004. Conclusions. *In* Meunier F.J. (coord.), Piranhas enivrés, des poissons et des hommes en Guyane. SFI/RMN éditeurs, pp. 69-78.

**Ricqlès, A. de.** 2004. Travaux de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme. Annuaire du Collège de France, 2002-2003 : 461-490.

**Ricqlès, A. de.** 2004. Les Hétérochronies face à la Théorie synthétique (1930-1979) : de l'échec au rebond. Bull. d'Hist. et d'Épistémol. des Sciences de la Vie, 2002 (paru 2004) 9 (2) : 163-184.

**Ricqlès, A. de.** 2004. Adaptation, pp. 22-24 *in* Notions. Encyclopaedia Universalis, Paris.

**Ricqlès, A. de** & Yon-Khan J. 2004. Structures et Fonctions, pp. 984-986 *in* Notions. Encyclopaedia Universalis, Paris.

Trueb, L. & **Laurin, M.** 2004. The appearance of limbed vertebrates—the stegocephalians, Lissamphibia, pp. 7-14. *In* Hutchens, M., Duellman, W.E., & Schlager, N. (Edts), Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 6 : Amphibians. Farmington Hills, Michigan : Gale group.

#### ANNEXES

### I. Collaborations avec des chercheurs français et étrangers

#### 2003-2004

— Professeur **Marie-Andrée Akimenko** (Université d'Ottawa, Canada). Expression de divers gènes (*Msx*) au cours du développement des dents et des écailles de *Danio* (J.Y. Sire, A. Quilhac).

— Professeur **Jurgen Bereiter-Hahn** (Goethe Universität, Francfort/Main, Allemagne). Techniques microscopiques spéciales (L. Zylberberg).

— Docteur **J. Bonaventure** (Hôpital Necker-Enfants Malades, Paris, INSERM U393). Anomalies génétiques de l'ostéogenèse (L. Zylberberg).

— Professeur **Paulo Brito** (UERJ Rio de Janeiro, Brésil). Structure des écailles des lepisosteidae et des groupes basaux de Téléostéens (F.J. Meunier).

— Professeur **Richard Bruce** (Highlands Biological Station Highlands, N.C. USA). Traits d'histoire de vie comparés de différentes populations de Desmognathidés (Amphibiens, Caudata) (J. Castanet).

— Docteur **Ariane Burke** (Université de Manitoba, Winnipeg, Canada). Reçue en tant que Professeur invitée, Paris 6, Printemps 1999. Analyse expérimentale de la dynamique de croissance osseuse et dentaire chez les jeunes porcs (J. Castanet).

— Docteur **Valérie Cormier-Daire** (Hôpital Necker-Enfants Malades, Paris, INSERM U393). Anomalies génétiques des tissus conjonctifs (L. Zylberberg).

— Docteur **Marie-Lise Couble** (Université Dentaire de Lyon). Étude de l'expression de l'amélogénine dans les dents d'un lézard (S. Delgado, J.Y. Sire).

— Docteur **Mireille Gayet** (CNRS, Centre des Sciences de la Terre, Univ. Lyon 1 - Cl. Bernard). Structure des os dermiques et des écailles et Phylogénie des Polypteridae (F.J. Meunier).

— Docteurs **P. Godefroit** (MRHN, Bruxelles) et **Y. Yans** (Faculté polytechnique de Mons). Iguanodons de Bernissart dans les forages de 2003 (A. de Ricqlès).

— Docteur **Roger Fons** (Dir. Recherches CNRS. Observatoire Biologique de Banyuls). Recherches sur la dynamique de croissance osseuse chez les musaraignes (J. Castanet).

— Professeur **Marc Girondot** (Université Paris-Sud). Étude de l'évolution du gène de l'amélogénine chez les vertébrés (S. Delgado, J.Y. Sire). Modélisations profils osseux (M. Laurin).

— Professeur **Jack Horner** (Dept. of Paleontology, Museum of the Rockies et Université du Montana, Bozeman, Mt., USA). Paléohistologie des Archosauriens (A. de Ricqlès).

— Professeur **Ann Huysseune** (Université de Gand, Belgique). Développement des dents de *Danio*. PICS 483 : Programme International de Coopération Scientifique (France-Belgique) (J.Y. Sire).

— Professeur **Ishiyama** (Université de Niigata, Japon). Étude de l'évolution des gènes de l'amélogénine chez les squamates (J.Y. Sire, S. Delgado).

— Docteurs **Patrick Laurenti** et **Véronique Borday** (Université Paris 7). Étude de l'expression de gènes du développement au cours du développement des dents.

— Docteur **Laurence Legeai-Mallet** (Hôpital Necker-Enfants Malades, Paris, INSERM U393). Anomalies génétiques de l'ostéogenèse (L. Zylberberg).

— Docteur **Dominique Leguellec** (Université de Lyon). Développement de la peau du *Danio* (J.Y. Sire, S. Delgado). Typages collagènes (L. Zylberberg).

— Professeur **Henry Magloire** (Université Dentaire de Lyon). Étude de l'expression de l'amélogénine dans les dents d'un lézard (S. Delgado).

— Professeur **Arnold Munnich** (Hôpital Necker-Enfants Malades, Paris, INSERM U393). Anomalies génétiques de l'ostéogenèse (L. Zylberberg).

— Professeur **Antonio Nanci** (Université de Montréal, Canada). Immunohistochimie des protéines de l'émail (J.Y. Sire, L. Zylberberg).

— Madame **Gisèle Nicolas** (Institut des Neurosciences, Université Paris 6). Techniques spéciales de microscopie électronique (L. Zylberberg).

— Professeur **Kevin Padian** (Department of integrated Biology and Museum of Paleontology, Université de Californie à Berkeley, USA). Paléohistologie des Archosauriens (A. de Ricqlès).

— Docteur **Martine Perret** (Dir. Recherche CNRS-MNHN, laboratoire d'écologie, Brunoy). Recherches sur la dynamique de croissance osseuse en relation avec le métabolisme chez les sauropsidés et les mammifères (J. Cubo, L. Montes, J. Castanet).

— Professeurs **R. Peterkova** et **M. Peterka** (Université de Prague, Rép. Tchèque). Étude du développement des dents de *Crocodylus niloticus* (J.Y. Sire, V. de Buffrénil).

— Monsieur **Pascal Picq** (Maître de conférences au Collège de France). Jauges de contraintes (J. Cubo, E. de Margerie).

— Professeur **Christian Rey** (CRIMAT-ENSIACET, Toulouse). Analyses par des techniques physiques des hydroxyapatites de l'os (Collaboration L.Z. + V. de Buffrénil).

— Docteur **Martin Sander** (Université de Bonn, Allemagne). Paléohistologie des sauropodes (A. de Ricqlès).

— Professeur **C. Sfeir** (Université de Portland, USA). Expression de la sialoprotéine dentinaire chez le Danio (J.Y. Sire).

— Professeur **Philippe Taquet** (MNHN). Embryons de dinosaures du Portugal (A. de Ricqlès).

— Professeur **M. Telles Antunes** (Univ. nova de Lisbonne, Portugal), Monsieur **O. Mateus** (Museo de Lourinha, Portugal). Embryons de dinosaures du Portugal (A. de Ricqlès).

— Professeur **Wolfie Traub** (Weizmann Institut, Israël). Tissus hyperdenses (V. de Buffrénil, L. Zylberberg).

— Docteur **Steve Weiner** (Weizmann Institut, Israël). Tissus hyperdenses (V. de Buffrénil, L. Zylberberg).

## II. Missions lointaines ou à l'étranger

### 2003 (suite)

— **A. de Ricqlès**. Séjour de recherche aux USA, 19 septembre-20 octobre 2003 (Professor Melvin Glimcher, Boston) ; Museum of the Rockies, Bozeman, Mt (Professor J. Horner) ; Participation aux 63<sup>es</sup> journées annuelles de la Vertebrate Society of Paleontology, St Paul, Mn.

— **J.Y. Sire**. Mission d'une semaine à l'Université de Gand, Belgique, dans l'équipe du Prof. A. Huyssene.

### 2004

— **A. de Ricqlès** (Barcelone) enseignements au titre du Collège de France.

### III. Directions de thèses

#### 2003-2004

— **Davit-Béal, Tiphaine** (Assistante Dentaire, Université Paris 5), 2000-2004. L'amélogénèse chez les amphibiens urodèles. Direction : **J.Y. Sire**.

— **Jégu, Michel** (CR1, IRD). La structure biogéographique de l'ichthyofaune amazonienne à partir du cas des Serrasalminae (Teleostei : Characiformes) en Amazonie orientale. Direction : **F.J. Meunier** (Thèse soutenue, février 2004).

— **Parisi, Béatrice** (Étudiante (MNHN). Phylogénie du clade *Calophysus-Pimelodus sensu* Lundberg *et al.*, 1991. Direction : **F.J. Meunier** (Thèse soutenue, octobre 2003).

— **Hébraud, Frédéric** (Dr Vétérinaire), depuis octobre 1998. « Anatomie rostrale, biologie de la reproduction et conservation de l'Espadon, *Xiphias gladius* » (thèse en cours). Direction : **F.J. Meunier**.

— **Khemiri, Sana** (ENSA Rennes). Étude des populations de petits téléostéens pélagiques des côtes tunisiennes. Co-direction tunisienne (Professeur Romdhane) et française (**L. Zylberberg**) dans le cadre d'une co-tutelle de INAT de Tunis et de l'ENSAR de Rennes.

— **Margerie, Emmanuel de** (ATER Collège de France). Différenciation histologique des os longs au cours de la croissance chez le canard en fonction des sollicitations biomécaniques. Direction : **J. Castanet** (Thèse soutenue, 5 juillet 2004, mention Très Honorable avec Félicitations).

### IV. Liste des Étudiants en stage de formation initiale ou continue

#### 1. DEUG et BTS

— **Raguét, Johanna** (BTS Chimie-Biologie de l'ENCPB) : Formation aux techniques de Biologie moléculaire. 2002-2003. Tuteurs : **J.Y. Sire** et **S. Delgado**.

— **Newton, Nancy** (BTS Chimie-Biologie de l'ENCPB) : Formation aux techniques de Biologie moléculaire. 2003-2004. Tuteurs : **J.Y. Sire** et **S. Delgado**.

— **Jacq, Mélanie** (BTS Chimie-Biologie de l'ENCPB) : Formation aux techniques de Biologie moléculaire. 2003-2004. Tuteurs : **J.Y. Sire** et **S. Delgado**.

— **Allano, Solène** (BTS Biotechnologie, Orsay) : Formation aux techniques de Biologie moléculaire. 2002-2003. Tuteur : **A. Quilhac**.

#### 2. Licence et Maîtrise

— **Montes, Laetitia** (Stage de Maîtrise sur 2 ans). Sujet : Évolution et corollaires histomorphologiques de l'envol prématuré chez les oiseaux. Tuteur : **J. Cubo**.

— **Sanchez, Sophie** (Stage de Maîtrise sur 2 ans). Sujet : Signification de l'orientation géométrique des microstructures osseuses dans les os longs de quelques oiseaux. Tuteur : **E. de Margerie**.

— **Sorba, Laurent** (Université Paris 6). Étude comparée de la morphologie et de la structure des écailles de divers téléostéens marins et d'eau douce. Janvier-juillet 2003. Tuteur : **F.J. Meunier**.

— **Campagne, Cécile** (Maîtrise BOP, Paris 6) : « Étude morphologique et méristique de plusieurs Gymnotidae guyanais. Recherche de nouvelles espèces pour la Guyane ». Mars à juillet 2003. Tuteur : **F.J. Meunier**, Codirection P. Keith.

— **Lord, Clara** (Licence-Maîtrise BOP de Paris 6) : « Croissance *in situ* des Kumarus du Haut-Maroni. Approche squelettochronologique à partir de l'étude des cernes des vertèbres ». Mars à octobre 2003. Tuteur : **F.J. Meunier**.

### 3. DEA

— **Fromentin, Delphine**, stage de DEA, Université Paris 5. 2003-2004. Direction : **J.Y. Sire**.

— **Ponton, Fleur**, stage de DEA, Université Paris 6. 2002-2003. Direction : **J. Castanet** et **J. Cubo**.

### 4. Post-Doctorant

— **Delgado, Sidney**, ex-ATER Collège de France, Boursier de la Fondation de recherche odontologique. Étude de l'expression du gène de l'amélogénine dans des perspectives phylogénétiques chez les Mammifères. Direction : **J.Y. Sire**.

### 5. Stagiaires étrangers

— **Van der Heyden, Christine**, étudiante belge, 2003. Étude de l'expression des gènes dlxs. Tuteur : **J.Y. Sire**.

— **Verreijdt, Liesbeth**, étudiante belge, oct. 2003. Étude de l'expression des gènes dlxs au cours du développement des os du crâne. Tuteur : **J.Y. Sire**.