

## Biologie historique et évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

### ENSEIGNEMENT

#### **Cours : L'évolution secondaire des tétrapodes vers les milieux aquatiques. 4. Les diapsides (suite et fin) ; les anapsides**

*Mercredi 6, 13, 20 et 27 janvier, 3, 10, 17 et 24 février 2010 (16 heures)*

Le cours a débuté par un résumé rapide des problèmes généraux de phylogénie des Squamates (lézards [Sauria], amphibènes, et serpents [Ophidia]), déjà abordés l'année dernière. Compte tenu de la diversité anatomique et de la répartition stratigraphique des divers squamates fossiles du Jurassique et du Crétacé, les recherches ont abouti à des phylogénies contradictoires, en particulier en ce qui concerne l'origine et l'apparement des serpents (voir *Annuaire 2008-2009*, pp. 433-436). On en a d'abord terminé, cette année, avec la présentation historique et descriptive des groupes pertinents, avant de revenir aux problèmes généraux de phylogénie, prenant cette fois en compte les données moléculaires.

##### **1. Les Mosasaures**

Ils constituent un grand groupe de Squamates ayant vécu dans les mers du Crétacé supérieur, après la disparition des ichthyosaures. Il s'agit d'un groupe naturel (clade) très efficient dans son adaptation à des niches écologiques variées dans les mers épicontinentales et peut-être les océans. Son évolution est bien documentée, en particulier dans les phosphates sud-téthysiens (Maroc) et dans la « *continental seaway* » nord-américaine. La répartition du groupe a été mondiale, mais il demeure rare en Asie.

La découverte des Mosasaures constitue historiquement un des épisodes fondateurs de la paléontologie des vertébrés. On a relaté en détail les circonstances pittoresques de ces découvertes, de 1766 à 1780, dans les carrières de Maestricht et les études ultérieures de Cuvier, aboutissant à la notion d'« espèces perdues » du

fait des « Révolutions du globe » (1808), bien qu'il ait noté les fortes affinités anatomiques du fossile avec les lézards actuels. Le « grand animal de Maestricht » a donc constitué un argument en faveur du catastrophisme et du fixisme. Il n'a été formellement nommé *Mosasaurus* (le saurien de la Meuse) qu'en 1822 par Conybeare et le binon officiel *M. hoffmanni* est dû à Mantell en 1829. La suite du XIX<sup>e</sup> siècle est jalonnée de découvertes successives, tant en Europe (où P. Gervais crée la famille des Mosasauridés en 1853) qu'en Amérique du Nord (à partir de 1834) où la célèbre compétition entre les paléontologues E. Cope et O. Marsh a eu pour conséquence une rafale de publications sur les mosasaures, dans les années 1869 à 1881, avec la description de formes « classiques » telles que *Clidastes*, *Platecarpus* ou *Tylosaurus*. Cope propose un nouvel ordre de reptiles, les *Pythonomorpha*, pour inclure les mosasaures (1869) en précisant les caractères qui situent son nouvel ordre entre les lézards et les serpents, mais plus proche de ces derniers. Cette interprétation va susciter une multitude de discussions entre les plus notables herpétologistes, anatomistes et paléontologues de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, où l'on retrouve des contributions d'Owen (1877), Marsh (1880), Dollo (1894), Baur (1890), Merriam (1894) et Williston (1898).

Aux antipodes, des mosasaures sont découverts en Nouvelle Zélande par Hector (1874) dans des couches d'abord présumées d'âge cénomanien, ce qui fait croire un moment que cette région constitue « le berceau » des mosasaures : en fait les couches à mosasaures de Nouvelle Zélande sont bien plus récentes (Campanien-Maestrichthien). L'extrême fin du XIX<sup>e</sup> siècle est marquée par la recrudescence de découvertes de nouvelles formes du Crétacé supérieur en Europe occidentale (Belgique, France) et en Russie (*Dollosaurus*), la situation phylogénétique du groupe continuant à susciter les controverses. Baur (1890) réutilise le terme *Platynota* de Cope pour inclure Varanidés, Helodermatidés et Mosasaures dans un seul ensemble présumé naturel. Les découvertes de Kramberger et de Kornhuber (de 1892 à 1901) dans le Cénomaniens supérieur et le Turonien de Komen (Slovénie) et de Lesine (Croatie) renouvellent les perspectives. Pour Kramberger, des formes comme *Carsosaurus*, *Opetiosaurus* et *Aigialosaurus* sont à la fois les ancêtres des lézards et des mosasaures. Pour Kornhuber, ce sont plutôt des intermédiaires évolutifs entre varans et mosasaures ; cette dernière opinion, acceptée par une majorité de chercheurs, va devenir « classique » au cours du XX<sup>e</sup> siècle. À partir de 1912 des formes spécialisées de mosasaures pourvues de dents globuleuses sont découvertes : c'étaient des organismes broyeurs de coquillages. Par ailleurs, les découvertes de terrain étendent au XX<sup>e</sup> siècle la répartition connue du groupe à l'Afrique sub-saharienne, au Japon et à l'Antarctique.

À ce stade, j'ai détaillé une liste de traits anatomiques permettant de caractériser le groupe et ses subdivisions systématiques. Ces caractères ont été progressivement identifiés et utilisés dans quelques grandes synthèses détaillées (Camp, 1923, 1942 ; Mc Dowell et Bogert, 1954 ; Hoffstetter, 1955 ; Russell, 1967) conduisant à une vision évolutionniste « pré-cladiste » du groupe, où les différents taxons étaient rangés, selon une logique plus ou moins écologique, en quatre « sous familles ».

Selon ce schéma classique, on distinguait généralement :

a) les *Mososaurinae*, mésorhyncques, au tronc allongé, queue comprimée en nageoire, aux carpes et tarsi ossifiés, pattes postérieures à 4 orteils. Ils sont compris comme des nageurs de surface, avec des genres tels que *Clidastes*, *Mosasaurus*, *Leiodon* et *Plotosaurus*, ce dernier aux membres très modifiés en palettes ;

b) les *Platecarpinae*, microrhyncques, au tronc court et à la queue allongée mais non différenciée en nageoire, aux carpes et tarsi incomplètement ossifiés, et pourvus de 5 orteils. Ils sont considérés comme des plongeurs profonds, avec une oreille moyenne (carré, tympan et stapes) très spécialisée, capable de résister à de très fortes pressions. On y situait *Platecarpus*, *Baptosaurus*, *Dollosaurus*, *Plioplatecarpus* et *Taniwhasaurus*, ce dernier de Nouvelle Zélande ;

c) les *Tylosaurinae*, megarhyncques, de grande taille, au tronc court et à la queue allongée, un peu dilatée en nageoire, aux pattes postérieures à 5 orteils, aux carpes et tarsi entièrement cartilagineux, avec *Tylosaurus*, *Macrosaurus* et *Hainosaurus* ;

d) les *Globidentinae*, au crâne court et massif, à dents globuleuses, littoraux, avec *Globidens* et *Carinodens*.

Au cours des vingt dernières années, l'analyse phylogénétique du groupe a assez considérablement modifié ce schéma. D'abord les études nouvelles des Aigialosaures, considérés comme la souche des Mosasaures du Crétacé supérieur, ont montré la paraphylie de ce « groupe » mais réaffirmé l'enracinement des Mosasaures *sensu lato* (incl. Aigialosaures) dans les Varanidés (Carroll et de Braga, 1992, 1993). D'autre part, les analyses cladistiques de Bell (1993, 1997), Caldwell *et al.* (1995), etc. ont conduit à un certain consensus sur la structure phylogénétique du groupe. À titre d'exemple, j'ai détaillé la technique de codage des différents états de caractères utilisés par les auteurs dans la construction du cladogramme. Selon les conceptions actuelles, le clade *Mosasauroidae* est représenté « basalement » par *Opetiosaurus*, plésiomorphe relativement aux *Mososauridae*, plus dérivés. Ceux-ci comprennent « basalement » une série de formes encore « primitives » (*Aegialosaurus*, *Halisaurus*...), s'opposant au clade des *Natantia*, plus dérivés. Au sein de ces derniers, un premier clade regroupe *Tylosaurus*, *Platecarpus* et *Plioplatecarpus*, etc., adaptés à la plongée profonde. Tous les autres mosasaures se regrouperaient dans un clade apical des *Mososaurinae*, où divers taxons plurispécifiques « classiques » comme *Clidastes* et *Mosasaurus* apparaissent comme para- ou polyphylétiques. *Plotosaurus*, avec des membres totalement transformés en palettes natatoires avec polyphalangie apparaît comme le mosasaure le plus dérivé par l'ensemble de ses caractères. J'ai complété ce tableau par la présentation de diverses découvertes récentes sur le groupe : je ne relate ici que la découverte de restes dispersés de *Mosasaurus* (Gallager *et al.*, 2005) dans des « tsunamites », sédiments particuliers constituant la limite KT, dans l'État du Missouri, entre les formations *Owl creek* (Crétacé terminal) et *Clayton* (Paléocène inférieur). Cela constitue un saisisant « post scriptum » à la vision de Cuvier utilisant déjà le Mosasaure de Maestricht pour établir le concept « d'espèces perdues » et le catastrophisme !

En « complément de programme », j'ai invité le Dr. Alexandra Houssaye à présenter les principaux résultats de sa thèse récente portant sur les particularités

histologiques (pachyostose et ostéosclérose) des squamates réadaptés à la vie marine au cours du Mésozoïque.

## 2. La phylogénie des Squamates et les données moléculaires

Pour résumer les données classiques (voir *Annuaire 2008-2009*, pp. 433-437), les squamates actuels représentent environ 4 900 espèces de lézards, 3 070 espèces de serpents et 200 espèces d'amphibènes. Un ensemble de lézards « généralisés », les Iguaniens (comprenant les familles des Iguanidés, Agamidés et Chaméléonidés) s'opposerait à tous les autres squamates, dits scléroglosses, plus dérivés, comprenant 17 familles de lézards, les amphibènes et les serpents. Cette structuration phylogénétique serait en accord avec un « scénario évolutif », à valeur fonctionnelle et explicative, fondé sur l'évolution des fonctions de prédation. Selon ce schéma, les Iguaniens représenteraient une condition primitive (également présente chez le Sphénodon) où la langue musculeuse joue un rôle fondamental dans la capture des proies. Dans la condition évoluée (scléroglosses), les mâchoires et les dents se spécialisent dans la capture des proies et la langue, kératinisée, développe une spécialisation dans la chimioréception, en étroite corrélation avec le développement fonctionnel de l'organe voméro-nasal (organe de Jacobson). Globalement, les scléroglosses auraient développé une plus grande biodiversité que les Iguaniens, liée à des modes de vie et à des habitats plus variés.

À partir des années 2002-2004, la mise en œuvre de phylogénies moléculaires s'appuyant sur l'étude de gènes nucléaires et mitochondriaux a renouvelé la perspective.

A. *Cas des serpents* (Vidal et Hedge, 2004 ; Vidal *et al.*, 2007 ; etc.), les nouveaux résultats indiquent que :

A.1. La condition macrostomate est primitive pour le groupe dans son ensemble.

A.2. La division entre *Scolecophidia* (Typhlopidés et Leptotyphlopidés, microstomates, fouisseurs) et les autres serpents (*Aletinoiphidia*) est valable.

A.3. Les Anilidés (microstomates fouisseurs d'Amérique du sud : *G. Anilius*) et les Tropidophiidés (macrostomates d'Amérique du Sud et des Antilles : *G. Trachyboa*) sont étroitement apparentés et constituent la lignée la plus basale des *Aletinoiphidia*.

A.4. Les autres « Anilidés », tous asiatiques (Cylindrophiidés, Uropeltidés, Anomochilidés) sont tous secondairement microstomates (en relation avec la vie fouisseuse) et ne sont pas apparentés à *Anilius*.

En conséquence, la séparation entre *Anilius* et Tropidophiidés (américains) de tous les autres Aletinoiphidiens représenterait un événement de vicariance géographique : la séparation au Crétacé moyen (100 MA) entre Afrique et Amérique du Sud. On distinguerait ainsi un clade (basal) des *Amerophidia* s'opposant aux *Afrophidia* au sein des *Aletinoiphidia*.

A.5. Au sein des Afrophidia, la plupart des analyses réunissent un ensemble de familles : les Pythonidés (Afrique, Asie, Australie, macrostomates, constricteurs), les Xenopeltidés (Asie du sud-est, fousseurs) et les Loxocemidés (Amérique centrale, fousseurs).

A.6. Un autre vaste groupe « basal » réunit *Calabaria* (le « serpent à deux têtes » de l'Ouest africain), les Boinés (néotropiques, îles pacifiques : *Candoia*), les Ericinés (Afrique, Inde : *Gongylophis*), les Ungaliophiinés (Amérique centrale : *Exiliboa*) avec les boas nord-américains (Erycinés : *Corallus*), bien que les relations précises entre tous ces taxons demeurent mal résolues.

A.7. Contrairement au cas de toutes ces lignées « basales » et anciennes d'*Aletinophidia*, les relations phylogénétiques générales au sein du clade des serpents les plus « dérivés » (*Caenophidia*) semblent bien résolues (Vidal *et al.*, 2007) par l'utilisation de sept gènes nucléaires codants. En accord avec les données morphologiques, les Acrochordidés (Java), formes aquatiques aux écailles perlées, apparaissent comme les plus basaux des *Caenophidia*, dont l'origine serait asiatique.

A.8. Au delà, les *Caenophidia* sans crochets venimeux antérieurs étaient généralement réunis en un groupe énorme (1 900 espèces) de « Colubridés » comprenant plusieurs « familles ». Les analyses récentes indiquent que le système venimeux a suivi une intense évolution « en mosaïque » avec dissociation de ses différents composants (variation biochimique des venins, spécialisation de la denture, morphologie glandulaire et des canaux à venins) qui évoluent indépendamment. Ainsi beaucoup de types de toxines peuvent se retrouver associés de façons différentes à des appareils inoculateurs très divers. Ce système venimeux se réduit secondairement chez les espèces où la constriction se développe (serpents ratiers américains), ou qui se spécialisent dans un régime oophage (*Dasypletis*) ou molluscivore (*Brachyuropis*).

A.9. Les Caenophidiens sans dents inocultrices antérieures (opistoglyphes) possèdent des venins complexes contenant de nombreux types de toxines. Le type à crochets antérieurs (protéroglyphes) est apparu au moins trois fois. Une fois précocement au cours de l'évolution des *Caenophidia* avec les Viperidés (solénoglyphes), une fois chez les Lamprophiidés africains, plus dérivés (Actraspidinés), enfin une troisième fois dans le clade des Elapidés (mambas, cobras, Hydrophiidés). Les Colubridés et Natricidés sont des serpents très dérivés où l'absence d'appareil d'inoculation serait secondaire. Les plus dérivés des serpents semblent être les Dipsadidés : des serpents-lianes américains.

B. *Cas des Amphisbénien*s. On l'a vu, ce groupe de squamates à mode de vie souterrain et le plus souvent totalement dépourvus de membres a longtemps suscité les hypothèses les plus contradictoires, tant en ce qui concerne sa structuration interne que son apparentement avec les autres squamates. Un travail récent (Vidal *et al.*, 2008) utilisant 10 gènes nucléaires et deux gènes mitochondriaux a considérablement renouvelé les perspectives.

B.1. Les Rhineuridés (Floride) sont basaux et forment le groupe frère de tous les autres amphisbènes (première perte totale et indépendante des membres dans le groupe).

B.2. Les Bipedidés (membre antérieurs présents, Mexique) sont plus étroitement apparentés aux autres amphisbènes plus dérivés qu'aux Rhineuridés.

B.3. Un clade (deuxième perte totale et indépendante des membres) réunit les Cadéidés (Cuba) et les Blanidés (région méditerranéenne).

B.4. Un dernier clade (troisième perte totale et indépendante des membres) comprend les Trogonophidés (Afrique et Moyen-Orient) comme groupe frère des Amphisbaenidés. Les Amphisbaenidés du Nouveau Monde (Amérique du Sud et Antilles) forment un clade relativement à un ensemble paraphylétique des Amphisbaenidés africains plus Trogonophidés.

Cette phylogénie pose d'intéressants problèmes de biogéographie historique. La divergence entre Amphisbaenidés africains et sud-américains remonte à 40 MA et toutes les autres divergences familiales au sein du groupe datent de moins de 65 MA (donc post-crétacées), sauf entre les Rhineuridés (Floride) et tous les autres, qui remonte à 109 MA. L'Amérique se séparant de l'Afrique vers 100 MA et en l'absence d'Amphisbénien laurasiens, seules des dispersions transatlantiques multiples (d'Afrique vers l'Amérique) peuvent expliquer la répartition du groupe, ce qui est contre intuitif, compte tenu du mode de vie fouisseur des amphisbènes.

### C. *Phylogénie générale des Squamates et position des Serpentes et des Amphisbénien*

Les premières études comparatives larges de phylogénie moléculaire (Harris *et al.*, 1998-2003) ont confirmé la monophylie de nombreuses familles déjà reconnues mais pas les relations interfamiliales. Les premières études utilisant des gènes nucléaires (Vidal et Hedges, 2004 a, b) mettent en évidence des résultats « non conventionnels » à cet égard :

- les Serpentes ne se situent pas en tant que clade inclus dans les Anguimorphes ;
- un apparentement proche est découvert entre Lacertidés et Amphisbénien.

Ceci contredit les relations étroites traditionnellement proposées entre les serpents et les varans, ou entre les serpents et les Amphisbénien. En outre, la dichotomie classique entre Iguaniens et Scléroglosses n'est pas soutenue. En effet, les Iguaniens (1/5<sup>e</sup> des squamates actuels) se révèlent constituer un clade très dérivé, se plaçant en situation très interne dans le cladogramme, au voisinage des serpents et des Anguimorphes. Ces résultats ont été confortés par l'utilisation de 9 gènes nucléaires à partir de 2005, permettant de proposer une résolution générale des dichotomies basales au sein des Squamates.

C.1. Les Dibamidés, dépourvus (secondairement) de membres, vermiformes et fouisseurs, représentés par deux genres actuels, du sud-est asiatique, Nouvelle Guinée et du Mexique, constituent le groupe basal s'opposant à tous les autres Squamates.

C.2. Tous les autres Squamates constituent un clade des *Bifurcata* (langue plus ou moins fourchue) au sein duquel les Gekkotiens constituent un premier vaste ensemble naturel de sept familles, avec une répartition mondiale. L'appartenance à ce clade des Gekkotiens des Pygopodidés serpentiformes d'Australie et de Nouvelle Guinée est confirmée.

C.3. Tous les autres *Bifurcata* plus dérivés constituent un clade des *Unidentata* (une seule dent de l'œuf et non pas deux) qui se subdivise en deux clades majeurs. D'une part, un clade des *Scincomorpha*, l'immense groupe des scinques regroupant quatre familles : les Cordilydés d'Afrique sud-saharienne avec une cinquantaine d'espèces réparties dans dix genres ; les Gerrhosauridés (Afrique, Madagascar : *Zonosaurus*) ; les Xantusidés (Amérique centrale et Antilles) et les Scincidés (1 275 espèces réparties dans 85 genres, distribution mondiale).

C.4. Le groupe frère des Scincomorphes au sein des *Unidentata* constitue le clade le plus dérivé des Squamates, regroupant tous les autres lézards, les amphibènes et les serpents.

Ce très vaste groupe apical a été nommé *Episquamates*, qui se structurent eux-mêmes en deux vastes ensembles monophylétiques : *Laterata* et *Toxicofera*.

C.5. D'une part le clade des *Laterata* (écailles ventrales disposées en tuiles de toit) regroupe les Amphibéniens, Lacertidés, Teidés (39 genres, Amériques) et Gymnophthalmidés. Ces deux dernières familles sont étroitement apparentées et basales au sein du clade. Les Lacertidés (Ancien Monde, plus de 150 espèces) sont plus dérivés et se situent en position de groupe frère de Amphibéniens.

C.6. D'autre part, le clade des *Toxicofera* (4 700 espèces) contient les Iguaniens, les Anguimorphes et les Serpentes qui forment ensemble une trichotomie encore non résolue. Un trait commun est la présence de glandes orales produisant des venins toxiques, ce qui soutient une origine ancienne (Jurassique ?) et unique du système venimeux chez les Squamates, au lieu de deux (une fois chez les Héloclématidés et une fois chez les Caenophidiens).

Une des découvertes les plus inattendues de cette nouvelle analyse est donc de placer les Iguaniens (dont la structure interne en Iguanidés, Agamidés et Chameleonidés est confirmée) avec les Anguimorphes et les serpents, en contradiction avec les données traditionnelles. En effet, ceci rejette la monophylie des *Scleroglossa*, compte tenu de l'enracinement désormais très apical des Iguaniens au sein des Squamates. Ceci amène à modifier le « scénario évolutif » susceptible de rendre compte de l'évolution du groupe. Les deux lignées de *Lepidosauria* utilisant la langue comme organe de préhension des proies, le *Sphenodon* et les Iguaniens, auraient acquis cette disposition indépendamment (convergence). Comme les Iguaniens forment le seul clade de Squamates à utiliser la préhension linguale et qu'ils se situent très apicalement dans le cladogramme, il en découle qu'ils ont perdu le système de préhension par les mâchoires, utilisé par tous les autres Squamates, et ont secondairement acquis leur système de préhension linguale (autapomorphie des Iguaniens, atteignant son maximum de spécialisation chez les caméléons). Corrélativement, les Iguaniens ont substitué au système de choix des proies associant vision et chimioréception voméro-nasale un système uniquement visuel.

Les Iguaniens ne représenteraient donc pas un état primitif de l'évolution des Squamates mais un lignage riche (1 470 espèces) et spécialisé, combinant préhension linguale, perception visuelle et chasse en embuscade.

Quelques études moléculaires très récentes utilisant diverses méthodes probabilistes (vraisemblance et Bayésienne) (*inter alia* Hedges *et al.*, 2009) ont

offre des datations absolues pour certaines grandes dichotomies au sein des Squamates. Les études suggèrent toutes que la plupart des groupes majeurs se sont différenciés au cours du Jurassique et du Crétacé, entre 200 et 66 MA. Au niveau familial un tiers (soit une dizaine) des familles de lézards et amphisbènes ont divergé en quelques millions d'années autour de la limite crétacé-tertiaire, ce qui suggère une relation possible avec « l'événement KT », l'extinction résultante et les changements écosystémiques subséquents.

*D. Synthèse : phylogénie des Squamates, données paléontologiques et origine des serpents*

Les données moléculaires (Vidal et Hedges, 2009) expriment donc une trichotomie irrésolue au sein d'un clade *Toxicofera* entre *Serpentes*, *Iguania* et *Anguimorpha* se situant au jurassique moyen ou supérieur. Dans quelle mesure ce résultat est-il congruent avec les données paléontologiques ? Au Jurassique supérieur, on connaît déjà des *Gekkonoïdea* (*sensu lato*) avec la famille des Ardeosauridés (*Ardeosaurus* : Franconie ; *Yabeinisaurus* : Chine) ; de même les *Scincomorpha* sont connus du Jurassique de Franconie (*Broilisaurus*), les Anguimorphes sont déjà représentés avec *Euposaurus* du Bugey et les Iguaniens avec *Bavarisaurus* (Hoffstetter, 1955). Ceci confirme la diversification de la plupart des grands rameaux de Squamates dès le Jurassique supérieur, suggérant une origine triasique des Squamates avec une diversification initiale au Jurassique inférieur ou moyen, ce qui n'est pas en contradiction avec les données moléculaires. Si les indices paléontologiques montrent qu'*Iguania* et *Anguimorpha* étaient déjà différenciés au Jurassique supérieur, alors les *Serpentes* devaient l'être aussi. Cela est-il compatible avec une classique origine « varanoïde » des serpents ? Les données paléontologiques sur les varanidés terrestres sont tardives, avec les Saniwinés du Crétacé supérieur de Mongolie (*Telmasaurus*, Gilmore 1943). Pour les Varanidés aquatiques, on retrouve les « Aigialosaures » (Mosasaures primitifs) et les Dolichosaures aux limites du Crétacé inférieur (Albien) et supérieur (Cénomaniens, Turonien inférieur), ce qui suggère une origine des *Varanoïdea* au Crétacé inférieur, par séparation d'avec les autres « *Anguioïdea* » (ce qui est en accord avec les données moléculaires).

Par ailleurs de nombreux serpents (*Lapparentophis*, *Pachyophis*...) dont les « serpents à pattes » (*Haasiophis*, *Eupodophis*...) sont déjà connus des limites du Crétacé inférieur (Albien) au Cénomaniens supérieur (Voir *Annuaire 2008-2009*, pp. 438-439).

Pour résumer, il ressort de la confrontation entre les datations des fossiles et le cladogramme des squamates issu des données moléculaires que :

D.1. L'ensemble *Varanoïdea* (incl. Varanidés, « Aigialosaures » et Mosasaures) ne serait pas directement apparenté aux *Serpentes* (il se différencie trop tardivement).

D.2. L'ensemble des Amphisbénieniens n'a aucune relation étroite avec les *Serpentes* (*contra* Rieppel et Zaher, 2000, etc.).



D.3. Les Dolichosaures connus sont beaucoup trop tardifs pour constituer la souche des *Serpentes* mais une relation phylétique étroite entre les deux groupes n'est pas exclue si les Dolichosaures ne sont pas eux-mêmes des *Varanoïdea* (ni même des *Anguimorpha* !).

D.4. Les Pachyophides macrostomates et aquatiques du Cénomaniens (*Haasiophis*, *Eupodophis*...) constitueraient un clade primitif et spécialisé des *Serpentes*. Compte tenu de l'ancienneté et du caractère plésiomorphe de la fonction venimeuse chez les *Toxicofera*, il n'est pas exclu qu'ils étaient venimeux, compte tenu aussi de leur mode de vie (benthique, avec faibles aptitudes locomotrices).

D.5. L'histoire initiale des *Serpentes* (du Jurassique moyen au Crétacé moyen) reste inconnue. Le possible scénario évolutif de « la vie souterraine initiale » n'est donc nullement éliminé par l'existence des serpents Pachyophidés aquatiques de l'Albien-Cénomaniens.

D.6. La forte proximité morphologique et écologique entre Dolichosaures et *Serpentes* au Crétacé moyen pourrait être seulement de la convergence.

Enfin, il est à peine besoin de souligner que ces conclusions demeurent provisoires, en l'attente, en particulier, de l'élaboration d'un consensus sur la phylogénie des Squamates dépassant les contradictions actuelles entre données morphologiques et moléculaires.

### 3. L'adaptation aux milieux aquatiques chez les Chéloniens (*Anapsida*)

#### A. Introduction au groupe, généralités

Si l'on ne tient pas compte des oiseaux, les *Chelonia* (tortues *sensu lato*) constituent, dans la nature actuelle, le groupe de *Reptilia* le plus important et diversifié après les *Squamata*. On reconnaît actuellement environ 250 espèces réparties en 75 genres dans 13 familles. Le groupe est connu depuis le Trias supérieur jusqu'à l'actuel, avec une assez bonne documentation fossile continue. On a d'abord présenté en détail la principale caractéristique ostéologique constituant une autapomorphie du groupe : la présence d'une carapace (dorsale) et d'un plastron (ventral), réunis par un pont osseux latéral. On a montré comment cette caractéristique originale avait dominé et contraint toute l'histoire évolutive du groupe, interdisant certaines adaptations tout en permettant d'autres, comme une adaptation très poussée à la vie marine. Sans vouloir relater ici les caractéristiques structurales et fonctionnelles du plastron et de la carapace, détaillées dans le cours, on rappellera seulement la complexité du système, formé de 59 à 61 ossifications dermiques et endosquelettiques étroitement associées, le plastron intégrant des éléments de la ceinture scapulaire dermique. Fait unique chez les tétrapodes, la ceinture scapulaire endosquelettique migre à l'intérieur de la « cage thoracique », en lien avec une physiologie respiratoire très particulière. Carapace et plastron squelettiques (osseux) sont complétés superficiellement par un puissant système d'écailles épidermiques kératinisées, dont le plan anatomique est totalement distinct de celui des os sous-jacents. On a également détaillé comment la forme de la carapace était étroitement liée à l'éco-éthologie et aux milieux de vie des diverses espèces.

J'ai détaillé ensuite la biodiversité actuelle du groupe où l'on reconnaît classiquement une grande subdivision : d'une part les *Cryptodires*, chez qui le cou se replie en S dans le plan de symétrie du corps, et dont le plastron comprend 8 à 9 ossifications et 11 à 12 écailles épidermiques, d'autre part les *Pleurodires* chez qui le cou se replie latéralement et dont le plastron comprend 9 à 11 ossifications et 13 écailles épidermiques.

Les *Cryptodires*, à répartition quasi mondiale dans les régions tropicales à tempérées, sont représentés actuellement par 11 familles généralement reconnues (Carettochelyidés, Chelydridés, Dermatemydidés, Cheloniidés, Dermochelyidés, Emydidés, Kinosternidés, Staurotypidés, Testudinidés, Trionychidés et Platysternidés). Les Pleurodires ne sont plus représentés actuellement que par deux familles à répartition « gondwanienne » : les Chelyidés et les Pelomédusidés. Pour toutes, j'ai détaillé les principales caractéristiques morphologiques, écologiques, de diversité et concernant la répartition géographique. Écologiquement, aux Testudinidés typiquement terrestres (une dizaine de genres, plus de 40 espèces), s'opposent les tortues franchement marines : Cheloniidés (4 genres) et les Dermochelyidés (monogénérique). Toutes les autres familles présentent des adaptations plus ou moins poussées à la vie aquatique ou amphibie, mais très différentes de celles des tortues marines.

Compte tenu de l'importance biologique des chéloniens dans la nature actuelle, des graves problèmes environnementaux liés au maintien de leur biodiversité et aux progrès des connaissances modernes concernant l'écophysiologie de ce groupe, j'ai détaillé quelques éléments de biologie : croissance, longévité, physiologie respiratoire, reproduction, différenciation sexuelle (température-dépendante)... Je ne reprendrai ici, en quelques mots, que les données sur la locomotion aquatique. L'anatomie des membres, dans les diverses familles, offre de bons indicateurs de la locomotion. Pour les formes amphibiennes et aquatiques, on peut distinguer trois types adaptatifs :

a. Les formes « marchant sur le fond » ont des doigts allongés, griffus, réunis par une palmure modérée, ex : « *Matamata* » (*Chelys*), « tortues alligators » (*Macroclemys*), Trionychidés, etc. ;

b. Les formes nageuses en pleine eau, principalement dulcaquicoles (Emydidés, Dermatemydidés, Carettochelyidés...) ont une palmure très développée, augmentant la surface de la portion distale des quatre membres qui sont utilisés en alternance diagonale, selon le patron locomoteur normal pour les tétrapodes. La palmure distale des membres maximise la traînée, la patte « prenant appui » sur le fluide à la façon d'une rame.

c. Chez les tortues marines (Cheloniidés : *Lepidochelys*, *Caretta*, *Chelonia*, *Eretmochelys*) et chez *Dermochelys* (Dermochelyidés), l'adaptation est entièrement différente : il s'agit d'un véritable « vol subaquatique » comparable à celui des manchots (oiseaux Spheniscidés) et sans doute des plésiosaures. Il y a perte de l'alternance diagonale et mise en synchronisme des membres antérieurs gauche et droit qui battent en symétrie. Les membres antérieurs prennent une forme d'aile allongée, très hydrodynamique, effilée distalement. Les membres postérieurs, plus réduits, ont surtout une fonction de gouvernes.

### B. Le problème de la position phylogénétique des Chelonia

Le sujet continue à éluder une réponse définitive, à partir des données aussi bien morphologiques que moléculaires.

B.1. Les données morphologiques ont suscité de nombreuses hypothèses, alliant les chéloniens avec des groupes d'Amniotes anciens et éteints du Carbonifère au Trias et tous anapsides (absence de fosses temporales, disposition généralement considérée comme plésiomorphe pour les amniotes). On les a ainsi rapprochés des Captorhinidés du Permien (Gauthier *et al.*, 1988a), ou avec divers *Parareptilia* : Procolophonidés du Trias (Laurin et Reisz, 1995, etc.) ou Pareiasaures du Permien (Gregory, 1946 ; Lee, 1997a ; etc.). D'autres études concluent qu'en dépit de la disposition anapside (fermée) de leur région temporale, les chéloniens se situent phylogénétiquement parmi les diapsides, comme proches parents soit des *Lepidosauromorpha* (Rieppel, 2000, etc.), soit des *Archosauromorpha* (Merck, 1977). Si les chéloniens sont (ou dérivent) des diapsides, cela nécessite une importante réversion évolutive impliquant la fermeture des fosses temporales : la disposition anapside de leur crâne serait alors secondaire, ce qui n'est suggéré ni par les données paléontologiques, ni par celles de l'embryologie.

B.2. Les données moléculaires et les analyses combinées. Les analyses moléculaires ont initialement soutenu certaines des hypothèses ci-dessus. L'ADN mitochondrial rapproche les chéloniens des archosaures actuels (crocodiles plus oiseaux) (Kumazawa et Nishida, 1999, etc.) tandis que l'ADN nucléaire soutient un lien chéloniens-crocodiliens à l'exclusion des oiseaux (Cao *et al.*, 2000, etc.). Les analyses qui ont combiné données morphologiques et moléculaires (Eernisse et Kluge, 1993) soutiennent qu'il faut placer les chéloniens à l'extérieur des diapsides si l'on ajoute dans la matrice les données morphologiques issues de nombreux anapsides fossiles, mais au sein des diapsides si les fossiles sont exclus de l'analyse (Lee, 2001). Le fait que tous ces résultats soient non congruents (contradictoires) entre eux pose un défi aussi bien aux morphologistes qu'aux molécularistes pour résoudre ce genre de conflits. Une solution pourrait être l'exploitation de « supermatrices » combinant un très grand nombre de données résultant aussi bien de l'augmentation du nombre de taxons que du nombre de caractères pris en compte.

Un tel projet a été réalisé par Hill (2006) concernant les données morphologiques, dans le but spécifique de résoudre le problème de l'apparementement des chéloniens. À titre d'exemple, j'ai détaillé dans le cours la méthodologie mise en œuvre. L'analyse finale porte sur tous les taxons et caractères déjà utilisés dans la littérature plus 43 taxons et 71 caractères nouveaux, ces derniers concernant l'anatomie et l'histologie du dermosquelette et du tégument, compte tenu du développement particulier des caractères correspondants chez les chéloniens. Le résultat de l'analyse retrouve la monophylie des clades majeurs « classiques » au sein des amniotes. Toutefois, les chéloniens y ressortent comme membres des *Diapsida*, en position de groupe-frère des *Lepidosauria* (*Sphenodon* plus Squamates). À titre de commentaire, on notera seulement ici que l'inclusion de nombreux caractères nouveaux, portant sur les structures tégumentaires, modifie la topologie et la

résolution de l'arbre. Toutefois, comme on a des raisons de suspecter que ces caractères sont très fortement sujets à développements homoplasiques, on peut penser qu'ils n'améliorent nullement le résultat phylogénétique obtenu, qu'il convient donc de considérer avec prudence.

### C. Origine et éléments de phylogénie

Du Permien moyen d'Afrique du Sud, Seeley avait décrit 5 exemplaires d'un petit reptile au tronc court (10 vertèbres) dont 8 portent des côtes spécialisées, aplaties en cuillère et se rejoignant. Le crâne est mal connu, palais et mâchoires sont dentés, les membres et ceintures sont généralisés. DMS Watson a émis l'hypothèse (1914) que cet *Eunotosaurus tecton* était un ancêtre permien des chéloniens (*Archichelone* de Watson, 1914 ; *Eunotosauria* de Williston, 1917). En fait, au delà des ressemblances générales, il n'existe pas de synapomorphies précises entre *Eunotosaurus* et les Chéloniens, notamment dans la structure de la carapace, permettant de valider cette relation éventuelle, qui demeure toutefois plausible.

C.1. Les formes triasiques et jurassiques. Les Triassocheylidés sont des tortues terrestres du Keuper (Norien) de Halberstadt et du Wurtemberg. « *Triassocheylis* » Jaekel est synonyme de *Proganochelys* Baur 1887 qui a priorité. C'étaient des tortues terrestres typiques, au crâne anapside, qui possèdent déjà tous les éléments caractéristiques de la carapace et du plastron, très larges du fait d'éléments supplémentaires. Les membres et la tête ne pouvaient se rétracter dans la carapace mais étaient protégés par des ostéodermes, dont certains étaient soudés aux os dermiques du toit crânien et de la joue. Le palais était pourvu de vraies dents. Clavicules et interclavicule étaient déjà incorporées au plastron. Les Proterochersidés (*P. robusta* Fraas 1913, du Keuper du Wurtemberg (= *Chelytherium* V. Meyer) en étaient proches. Plus récemment, des formes triasiques très voisines ont été retrouvées en Thaïlande (de Broin, 1985), au Groenland (1994) et en Amérique du Sud (1995).

Pour Romer (1966), les tortues triasiques constituent un « groupe ancestral » des « *Proganochelydia* », mais celui-ci n'est évidemment défini que par des plésiomorphies (groupe paraphylétique). De même, Lydekker (1889) avait créé un groupe des « *Amphicheylidia* » pour regrouper des formes jurassiques un peu plus évoluées (perte des dents) que celles du Trias, et qui seraient aussi des formes intermédiaires (et ancestrales) entre Pleurodires et Cryptodires, dont les « *Thalassemidés* » (genres *Plesiocheylis* et *Thalassemys*) adaptés à la vie marine, position reprise par Hay (1908) et Williston (1914). Ce type de traitement systématique, que nous avons déjà noté à propos de l'évolution des crocodyliens (« pro-, meso- et eusuchia », voir *Annuaire* 2002-03, pp. 462-65) correspond à la notion de « grades évolutifs » successifs, encore illustrée par Romer (1966).

C.2. E. Gaffney (1969, 1975) est le premier à relever la paraphylie de ces regroupements traditionnels et va jouer par la suite un rôle de pionnier dans l'analyse phylogénétique des Chéloniens. D'abord, Gaffney explicite (1988) la monophylie du groupe par la mise en évidence de 9 autapomorphies basales, bien représentées

chez *Proganochelys* et *Paleochersis* (Trias supérieur) et *Australochelys* (Jurassique inférieur). Selon Gaffney, tous les autres genres fossiles et actuels plus dérivés appartiennent au « groupe apical » des chéloniens (« *crown group* » = tous les Pleurodires et Cryptodires et leur dernier ancêtre commun) et se situent donc soit dans les Cryptodires soit dans les Pleurodires (Gaffney *et al.*, 2007). S'il en est ainsi, ce « groupe apical » (Testudines *sensu* Joyce 2004) apparaît dès le Trias supérieur. Une hypothèse alternative a été proposée (Rougier, 1995 ; Joyce, 2007, etc.) selon laquelle diverses tortues du mésozoïque représentent des « *stem groups* » successifs et le « *crown group* » ne se différencie qu'au sommet du Jurassique moyen. Par ailleurs, il a été possible de caractériser 5 apomorphies basales des Testudines *sensu* Joyce 2004 (= *pro parte* les *Casichelydia* de Gaffney, 1988), c'est-à-dire du « *crown group* » excluant les genres triasiques et comprenant tous les Pleurodires et Cryptodires. Il est toutefois apparu que de nombreuses formes du Mésozoïque ne possédaient pas encore les modes de repliement du cou actuellement caractéristiques soit des Pleurodires, soit des Cryptodires. On pourrait toutefois les y rattacher, du fait de la présence d'autres caractères autapomorphes de l'un et de l'autre groupe (Gaffney, 1988). Ceci a entraîné une redéfinition plus extensive des Pleurodires et des Cryptodires, fondée sur une analyse comparative détaillée des éléments du basicrâne et du palais en rapport avec la disposition de la musculature mandibulaire. De ce point de vue, Pleurodires et Cryptodires apparaissent comme deux groupes-frères issus d'une même dichotomie, pas plus « évolués » l'un que l'autre, mais clairement caractérisés chacun par une série d'autapomorphies qu'il n'est pas utile de détailler ici.

C.3. Actuellement, la prise en compte de Chéloniens fossiles d'âge jurassique, tel que *Condorchelys antiqua* décrit en 2008 par Sterli permet de caractériser une série d'une douzaine de plésiomorphies (caractères généralisés) les écartant du « *crown group* », bien que quelques caractères dérivés partagés puissent les en rapprocher, mais il s'agit peut-être plutôt d'homoplasies que de synapomorphies. En résumé, la répartition successive sur le cladogramme de formes telles qu'*Australochelys*, *Kayentachelys* et *Indochelys* (Jurassique inférieur-moyen), de *Condorchelys* et *Heterochelys* (Jurassique moyen-supérieur) puis de *Mongolochelys* et *Kallokibotion* (Crétacé supérieur) semble jalonner la différenciation successive d'une série de « *stem groups* » externes, relativement aux Testudines (« *crown group* ») qui ne se différencierait qu'à partir du Jurassique moyen-supérieur, soit une soixantaine de millions d'années plus tard que dans la conception de Gaffney *et al.* (2007).

#### D. Radiations mésozoïque et cénozoïque des tortues marines

Au Jurassique, des formes telles que *Plesiochelys*, *Thalassemys* et *Portlandemys* sont des « Thalassémides », tortues marines que Lydeker (1889) place dans ses « *Amphichelydia* », un groupe paraphylétique (Gaffney, 1975). On les considère actuellement comme des cryptodires marines primitives n'ayant pas encore tous les caractères des cryptodires, mais que certaines autapomorphies permettent de réunir en un clade des Plesiochelidés. C'étaient des formes côtières, néritiques. Les

membres antérieurs et postérieurs étaient également développés et n'étaient pas aussi transformés en palettes natatoires que chez les *Chelonioidea*.

D.1. *Les Chelonioidea*. Ce sont les « vraies » tortues marines, des Cryptodires spécialisées qui constituent un clade apparaissant au Crétacé inférieur dans la documentation paléontologique, et caractérisé par la modification des membres antérieurs en ailerons permettant le vol subaquatique (Zangerl, 1953). Elles comprennent les deux familles vivant encore actuellement (Cheloniidés et Dermochelyidés) et les Protostégidés, limités au Crétacé. Leur étude synthétique par Hyarayama (1997) donne une diagnose des familles avec la répartition stratigraphique et géographique des taxons inclus (plus de 1 000 spécimens déterminables rien que pour le Crétacé). En fait, la phylogénie au sein des *Chelonioidea* n'est pas définitivement résolue. Les représentants primitifs du groupe ne possèdent pas encore toutes ses spécialisations, à des degrés divers (*Toxochelys*, *Ctenochelys*). Le développement d'un palais secondaire a été proposé pour construire une phylogénie (Zangerl, 1980, etc.) mais ce caractère s'est révélé très homoplasique chez les chéloniens et serait plus lié au mode d'alimentation (Moody, 1984) qu'à la phylogénie. De même, le plus ou moins fort degré de développement (ou de réduction) de l'ossification de la carapace et du plastron varie de façon complexe selon les lignées et dépend de l'ontogénie. Les fontanelles entre les éléments ossifiés ne concernent pas les ossifications marginales, de telle sorte que les formes et limites externes des carapaces demeurent clairement reconnaissables.

Cheloniidés (Gray, 1825). Cette lignée, survivant actuellement avec quatre genres, est connue dès l'Aptien avec des formes primitives (*Toxochelys*, *Ctenochelys*, *Osteopygis*... parfois regroupés en familles séparées) et des formes plus dérivées (*Glyptochelone*, *Allopleuron*...). La famille atteint sa diversité maximale au Crétacé supérieur. Quelques taxons sont connus de part et d'autre de la limite Crétacé/Paléocène. À cette famille se rattacherait les plus anciens restes découverts et décrits de tortues fossiles (Camper, 1786 ; Cuvier, 1812), découverts dans la Montagne Saint-Pierre de Maestricht (Crétacé terminal).

Protostégidés (Cope, 1873). Cette famille, plus étroitement apparentée aux Dermochelyidés, atteint une très grande diversité au Crétacé supérieur mais ne dépasse pas la limite KT. Aux formes primitives (*Desmatochelys*, *Chelosphargis*...) succèdent des formes géantes telles que *Protostega* (carapace longue d'1,50 m) et *Archelon* (carapace de 2,20 m).

Dermochelyidés (Gray, 1825). Connus du Santonien à l'actuel, le seul survivant étant la tortue luth *Dermochelys coriacea*, la plus grande des tortues actuelles (1,83 m, 683 kg). Les premiers auteurs (Cope, 1872 ; Hay, 1908) croyaient que c'était une forme très primitive, ancestrale par rapport à tous les autres chéloniens. En fait, les éléments habituels de la carapace ont secondairement régressé et sont remplacés par une mosaïque de petites plaques osseuses enchâssées dans le derme épais. Du Santonien au Campanien, la famille est représentée par *Corsochelys* (carapace longue d'1,30 m). *Eosphargis* est connue de l'Éocène.

D.2. Les Pleurodires marines. Pendant le Crétacé et le Tertiaire, les Pélomédusidés se sont différenciés en formes marines, connues d'Amérique du Nord et du Sud,

d'Europe et d'Afrique. Elles ne montrent pas d'adaptations manifestes à la nage, comparables à celles des *Chelonioidea*, et il n'y a pas de réduction de la carapace et du plastron, mais leurs fossiles sont toujours retrouvés dans des formations sédimentaires marines et associés à des faunes marines (Wood, 1976). Elles semblent avoir colonisé des mers épicontinentales peu profondes et les zones côtières des deux côtés de l'Atlantique ainsi que la partie « méditerranéenne » de la Téthys. *Stupendemys* du Pliocène du Venezuela est le plus grand chélonien connu, avec une carapace longue de 2,30 m.

*E. La découverte d'Odontochelys : un groupe originellement ou secondairement aquatique ?*

Avec la découverte de *Proganochelys* et des formes voisines du Trias supérieur, à partir de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, il paraissait évident que les Chéloniens constituent un groupe d'amniotes primitivement et fondamentalement terrestres.

Dans cette perspective, les très nombreuses familles adaptées à des modes de vie amphibies ou plus ou moins aquatiques en milieux dulcaquicoles ou saumâtres (en fait la grande majorité des formes actuelles) ne représenteraient que des modulations adaptatives relativement mineures à partir d'un mode de vie ancestral terrestre. Enfin, les tortues franchement marines (Plésiochelidés, *Chelonioidea*) à « vol subaquatique » correspondraient à une évolution secondaire encore plus poussée vers la vie aquatique. Chez toutes, la persistance de la ponte en milieu terrestre représenterait une « contrainte historique » liée, en tant qu'amniotes, au statut fondamental de vertébrés terrestres des *Chelonia*.

E.1. La découverte récente d'une tortue très primitive dans des terrains marins d'âge triasique de la province du Guizhou (Chine) remet en question certaines des conclusions ci-dessus (Chun Li, Xiao Chun Wu, O. Rieppel, Li-Ting Wang et Li-Jun Zhao, 2008).

Le nouveau fossile, *Odontochelys semitestacea*, provient de couches marines côtières du Carnien (base du Trias supérieur) et est donc sensiblement plus ancien que *Proganochelys*, *Proterochersis* et *Paleochersis* du Norien. Il s'agit d'une tortue de petite taille (40 cm) dont la bonne conservation a permis une description précise et complète. On n'en retiendra ici que quelques caractéristiques essentielles : le crâne, anapside, au museau pointu, possède des dents marginales sur les mâchoires supérieures et inférieures ainsi que sur le palais. La carapace n'est représentée que par de petites plaques neurales non soudées aux vertèbres et par 8 paires de côtes aplaties et élargies. Le plastron osseux, beaucoup plus développé, comprend une série d'éléments pairs successifs dont quatre portent de fortes expansions latérales. Il n'y a pas d'ostéodermes superficiels sur la tête, le cou et les membres. Ceintures scapulaire et pelvienne et membres sont relativement généralisés avec une ossification poussée, suggérant une condition adulte ; la queue est allongée.

E.2. Discussion. Selon ses descripteurs, *Odontochelys* serait plus primitif que *Proganochelys* par une dizaine de caractères (dont la présence de dents aux mâchoires) mais partagerait avec *Proganochelys* un grand nombre d'états de

caractères plésiomorphes pour les *Chelonia* en général. L'inclusion de ce taxon dans la matrice de caractères établie par Rieppel et de Braga (1996) et Rieppel et Reisz (1999) confirmerait 1) que c'est le plus basal des chéloniens et 2) l'enracinement des *Chelonia* dans les *Diapsida*. Selon ses descripteurs, *Odontochelys* montrerait que le plastron s'est différencié avant la carapace dorsale au cours de la phylogenèse initiale du groupe, conformément à l'ordre de différenciation de ces éléments dans l'ontogenèse des tortues actuelles (Rieppel, 1993 ; Scheil, 2005). En bref, la situation d'*Odontochelys* évoquerait une étape embryonnaire du développement chez les tortues actuelles bien que le fossile corresponde bien à un adulte. Par ailleurs, l'absence d'ostéodermes suggère que la carapace ne s'est pas constituée à partir de ces derniers (*contra* Lee, 1993). Le développement premier d'une armure ventrale a été interprété comme indiquant une origine initialement marine des tortues (Rieppel et Reisz, 1999) : *Odontochelys* pourrait donc avoir peuplé des zones marines marginales d'un bassin en voie d'envahissement marin, ou des deltas, signant ainsi l'origine aquatique des chéloniens.

E.3. Contrepoint. Dans la présentation de l'article *princeps* décrivant *Odontochelys*, Reisz et Head (2008) argumentent en faveur d'une interprétation alternative. Prenant en compte les caractéristiques de nombreux chéloniens très aquatiques, en particulier les Trionichydés, où la carapace osseuse est très régressée, ils interprètent la condition de la carapace d'*Odontochelys* comme déjà présente, mais secondairement régressée car formée de tissus dermiques non ossifiés (évolution par troncation du développement : paedomorphose par progenesis). En conclusion, la carapace d'*Odontochelys* est soit primitive (si les Chéloniens ont une origine aquatique) soit déjà dérivée (si les Chéloniens ont une origine terrestre) : *Odontochelys* représenterait alors la plus ancienne radiation des chéloniens vers la vie aquatique...

### **Séminaire : Perspectives sur l'évolution des vertébrés : sujets et problèmes**

Sous forme d'un colloque international, les 14, 15 et 16 juin 2010.

Organisateurs : Jorge Cubo, Michel Laurin

#### PROGRAMME DU COLLOQUE

#### **Lundi 14 juin**

Introduction : Michel Laurin.

Discours de bienvenue, biographie d'Armand de Ricqlès : Michel Laurin.

« Vertebrate paleohistology then and now: a retrospective in the light of the contributions of Armand de Ricqlès » : K. Padian.

« Osteohistology and the extinction of dinosaurs » : J. Horner.

« Signposts Ahead. Hard Tissue Signals on Rue Armand de Ricqlès » : T. Bromage.

« Des années 60 aux années 2000 : près d'un demi-siècle d'histoire de l'équipe des "Formations squelettiques" » : F. Meunier

« D'Argana à Tazouda, du Permien au Lias : de nouveaux vertébrés au Maroc » : Ph. Taquet, N.-E. Jalil, N. Aquesbi, Y. Ennadifi, R. Allain, M. Monbaron, Ph. Janvier.



**Evolution** (modérateur : Jorge Cubo)

« Ce que l'évolution dit à la biologie fondamentale » : H. Le Guyader.

« De la drosophile aux vertébrés, le problème de la colinéarité génétique le long de l'axe antéro-postérieur de la plupart des organismes. Un regard historique » : C. Galperin.

« La perte d'organe dans la perspective darwinienne : le cas du poisson aveugle *Astyanax* » : J. Deutsch.

« Internalisme vs externalisme dans la théorie évolutive actuelle » : A. Casinos.

« Temps et biogéographie historique : une synthèse » : V. Ung, R. Zaragüeta, and F. Cecca.

« La méthode comparative ou comment utiliser la phylogénie dans la recherche d'adaptation » : Y. Desdevises.

**Systematics** (modérateur : Hervé Le Guyader)

« La biodiversité : "au pays des aveugles le borgne est roi" » : G. Lecointre.

« L'arbre de Darwin : nouveau regard » : J. Gayon.

« Une histoire de géométrie et de finesse (ou : comment parler de phylogénétique) » : P. Tassy.

« La nouvelle classification des téléostéens » : G. Lecointre.

« Phylogénie des tétrapodes avec considération spéciale de l'origine des amphibiens modernes » : D. Marjanovic, M. Laurin.

**Mardi 15 juin****Paleontology** (modérateur : Philippe Taquet)

« La "Méthode de Zadig" en paléontologie : traces, induction, abduction » : Cl. Cohen.

« La place des dinosaures dans la paléontologie française au XIX<sup>e</sup> siècle » : E. Buffetaut.

« Un mythe persistant en paléobiologie : le poumon des Placodermes » : D. Goujet.

« Histoire des interactions entre biodiversité et sociétés depuis 10 000 ans : un nouveau champ pour l'anatomie comparée et la systématique » : J.-D. Vigne.

« *Nigerpeton ricqlesi*, histoire d'une découverte » : S. Steyer.

« Origin and early evolution of Anura : facts and doubts » : Z. Róček.

« A new bipedal stem crocodylian, early archosaur phylogeny, and innovation in archosaur locomotion » : J.-A. Gauthier, S.-J. Nesbitt, W.-G. Joyce, E. Schachner.

« Fossils and morphology: towards a new phylogeny of modern birds (Neornithes) » : E. Bourdon.

**Paleohistology I** (modérateur : Christian de Muizon)

« Examen au microscope électronique à transmission de la trame organique dans des os de quelques fossiles » : L. Zylberberg.

« Les Ostéichthyens, du Paléozoïque à l'actuel, au travers de l'histologie osseuse et de la paléohistologie » : F. Meunier.

« Anatomie et histologie du diplocaulide marocain (Permien du couloir d'Argana) » : D. Germain, S. Sanchez.

« L'apparition des tétrapodes : implications paléohistologiques » : S. Sanchez.

« Écophysologie, paléoenvironnements et taphonomie de tétrapodes du site de Las Hoyas (Espagne, Crétacé inférieur) » : A. Bailleul, L. Segalen, A. Buscalioni, J. Cubo.

***Paleohistology II*** (modérateur : Martin Sander)

« Bone microanatomy, habitat use in extant tetrapods, and the move onto land : a progress report » : M. Laurin, A. Canoville.

« New insights into the functional implications of bone mass increase in amniotes » : A. Houssaye.

« Architectural specialisation of vertebral centra in fast swimming marine tetrapods » : M. Dumont, V. Volpato, A. Mazurier, R. Macchiarelli, E. Pellé, V. de Buffrénil.

« How sea cows acquired their skeletal ballast : pachyostosis and osteosclerosis in the evolutionary history of sirenians » : A. Canoville, V. de Buffrénil.

« Hyperdense rostral bones of ziphiid whales : diverse processes for a similar pattern » : O. Lambert, C. de Muizon, V. de Buffrénil.

**Mercredi 16 juin*****Paleohistology III*** (modérateur : Andrew Lee)

« Contribution of bone histology to understanding the evolution of life history strategies in continental and insular ecosystems – perspectives for future research » : M. Köhler, N. Marín.

« Phylogenetic signal and functional significance of incisor enamel microstructure in *Arvicola* » : F. Marcolini, P. Piras, A. Kotsakis, J. Claude, J. Michaux, J. Ventura, J. Cubo.

« The uniformity of growth across long bones of extant dormice : a histological approach » : R. Garcia, N. Marín, M. Köhler.

« Bone growth models in Primate skulls » : C. Martinez-Maza.

« What dental microstructure and eruption pattern tell us about the life history of the fossil bovid *Myotragus* (Majorca, Balearic Islands) » : X. Jordana, M. Köhler.

« Enamel-like tissue on a lizard osteoderms » : V. de Buffrénil, J.-C. Rage, Y. Dauphin, J.-Y. Sire.

« Bone growth rates and bone histology in extant amniotes » : L. Montes, J. Castanet, J. Cubo.

« Archosauromorph growth rates » : S. Werning, R.B. Irmis, S.J. Nesbitt, N.D. Smith, A.H. Turner, K. Padian.

« Late Cretaceous Malagasy Sauropods, Perspectives on Evolution and Paleoecology » : K. Curry Rogers.

***Paleohistology IV*** (modérateur : Kevin Padian)

« Evolution of metabolic rates in amniotes (empirical evidence for extant species and inferences using bone histology for extinct ones) » : J. Cubo, L. Montes, N. Le Roy.

« Dental growth pattern as an indicator of thermoregulation for fossil forms (virtual histology by the mean of X-ray tomography) » : J. Pouech, J.-M. Mazin, P. Tafforeau.

« Regulation of body temperature among Mesozoic reptiles (inferred from the oxygen isotope composition of tooth apatite) » : R. Amiot, C. Lécuyer, E. Buffetaut.

« How well does the Universal Temperature Dependence model predict body temperatures of extant amniotes and extinct dinosaurs » : A.H. Lee, R.B. Irmis, M.P. Taylor, M.J. Wedel, S. Werning, K. Padian.

« Long bone histology and life history in sauropod dinosaurs » : M. Sander.

« Island dwarfing in sauropod dinosaurs as detected by bone histology » : K. Stein.

**Clôture** (A. de Ricqlès)

Leçon de clôture de la chaire de Biologie historique et évolutionnisme.

LEÇON DE CLÔTURE  
DE LA CHAIRE DE BIOLOGIE HISTORIQUE ET ÉVOLUTIONNISME

Compte tenu de la couverture extensive et récente de la problématique évolutionniste dans le cadre de l'année Darwin (Voir *Annuaire* 2009, pp. 441-443), le parti a été pris de concentrer cet exposé de clôture des activités de la chaire sur la perspective paléontologique. Après avoir remercié mes collègues proches ou lointains pour l'organisation et le contenu de ces trois journées, qui ont admirablement illustré à la fois le cadre général et les aspects spécialisés de mes activités scientifiques, j'ai d'abord proposé un bilan de l'évolution récente de la paléontologie. J'ai souligné l'extraordinaire accroissement qualitatif et quantitatif des connaissances, son accélération et sa mondialisation au cours des deux dernières décennies. Si l'on se réfère un instant, comme point de comparaison, aux deux chapitres de *l'Origine des espèces* consacrés aux données géologiques et paléontologiques, on peut constater à quel point les carences de la documentation paléontologique au niveau mondial avaient sérieusement limité, pour Darwin, l'appui que les données fossiles pouvaient fournir alors à l'évolutionnisme scientifique. Depuis lors, la reconstitution objective de l'histoire évolutive de la vie fournie par la paléontologie a accompli des progrès presque inimaginables. Ces progrès proviennent évidemment de la mondialisation des recherches de terrain et de l'amélioration aussi bien des techniques de fouille que du perfectionnement de multiples techniques de laboratoire et de traitement des données. Plus profondément peut-être, ils participent d'un puissant renouvellement de la pensée évolutionniste elle-même, remettant en cause un concept de « progrès » par trop anthropocentrique, et de la mise en œuvre généralisée de l'analyse cladistique dans la reconstitution de la phylogénie. Actuellement, des milliers (en fait des dizaines de milliers) de fossiles bien localisés dans le temps et dans l'espace témoignent de combinaisons originales d'états de caractères portés par des organismes sans équivalents directs dans le monde actuel, mais dont la signification est fondamentale pour documenter l'histoire évolutive du vivant. D'une part, certains d'entre eux comblent, au fil du temps profond, les immenses lacunes morphologiques et fonctionnelles séparant les grands groupes survivants dans la nature actuelle. D'autres nous révèlent l'existence d'organismes, de lignées, nullement orientés « vers » le monde actuel, mais ayant réalisé une multitude de dispositions biologiques originales et variées, à proprement parler inimaginables, mais qui furent parfois dominantes, et cela durant des dizaines de millions d'années, dans les écosystèmes du passé.

J'ai consacré quelques réflexions au problème de *l'administration de la preuve* dans les sciences historiques. Celles-ci sont dites « paléontologiques » parce que les causes des phénomènes étudiés appartiennent irréductiblement au passé, et parce qu'elles traitent de phénomènes qui n'ont lieu (ou n'ont eu lieu) qu'une seule fois. On les oppose donc classiquement aux sciences « nomologiques », sciences en principe « atemporelles » (car recherchant des lois générales qui sont valables en tous temps et tous lieux). Le problème de l'administration de la preuve se pose donc en termes différents pour les unes et pour les autres. L'accès aux tests

expérimentaux toujours répétables et modulables est ouvert aux sciences nomologiques. Face à cela, les sciences historiques ne peuvent généralement pas disposer de tests expérimentaux, mais mettent cependant en œuvre un arsenal de tests plus ou moins efficaces, dits de « consilience additive ». Ainsi, en dépit du fait que les sciences historiques fondent leurs preuves sur une « monstration » sans cesse enrichie (d'où l'importance, pour elles, du récit et de l'accumulation indéfinie d'objets valant preuve) plutôt que sur une démonstration expérimentale ou formalisée, elles aussi participent d'une pratique scientifique de « conjecture et réfutation » sans cesse approfondie.

Il est intéressant de constater que sciences nomologiques et palétiologiques tendent peut-être actuellement à se rapprocher. Ainsi, au delà du déterminisme de la physico-chimie « classique », la microphysique comme la cosmologie contemporaines n'ont fait qu'accroître l'importance de la prise en compte d'une historicité évolutive de l'Univers.

J'ai abordé ensuite diverses réflexions concernant quelques grandes thématiques de la paléontologie.

La *paléobiogéographie mobiliste* moderne, fondée sur la rencontre de la « tectonique des plaques » et de la cladistique, a renouvelé de fond en comble la considération du « puzzle » multidimensionnel constitué par l'origine, la différenciation et la répartition des biotes dans le temps et l'espace. En dépit de succès remarquables dans l'élucidation des causes de la répartition spatio-temporelle de certains taxons, on demeure trop souvent confronté à des contradictions entre jeux de données (par exemple géophysiques et biologiques). À cet égard, il est probable que les recherches futures dans ce domaine apporteront, à diverses échelles, des surprises de taille. Mon sentiment global (et subjectif) est donc qu'une théorie générale de « panbiogéographie historique », si elle est possible, n'a pas encore atteint un niveau de maturité suffisant.

La *paléoécologie* constitue un autre domaine fascinant, impossible au demeurant à séparer de la paléogéographie et de la paléoclimatologie. Les écosystèmes globaux du Paléo- ou du Mésozoïques ont constitué, sur notre terre elle-même, de véritables « expériences alternatives » en vraie grandeur, relativement au monde actuel, et qu'il nous importe très concrètement d'analyser en détail. Quelle est la rémanence d'un système écologique global, face à telle ou telle perturbation ? en quoi des « effets de seuil », liés par exemple à des variations pourtant lentes de la paléogéographie seront-ils susceptibles, à un moment donné, de modifier brutalement courants marins et aériens, climats et productivités locales et générale ? Ces « *mondes disparus* », au fur et à mesure qu'on les modélisera avec une précision croissante, prendront de plus en plus d'intérêt, non seulement pour une hypothétique exobiologie sur des exoplanètes, mais très concrètement, ici et maintenant, pour l'étude des « *global changes* » qui polarisent désormais, à juste titre, l'attention des décideurs, tout en suscitant parfois controverses et angoisses peu constructives dans les populations humaines.

L'étude de *La vie au Précambrien* m'apparaît aussi comme un domaine plein de promesses pour la paléontologie du futur. La découverte de nouveaux gisements

extraordinaires, combinée avec de nouvelles techniques d'étude me semblent placer la paléontologie en situation de documenter, beaucoup plus qu'autrefois, des étapes vraiment très anciennes de l'histoire du vivant. Il est évident que l'application à ces fossiles précambriens des nouvelles techniques permises par la lumière synchrotron, les reconstructions 3D virtuelles et les analyses chimiques *in situ* hyperfocalisées aux dimensions moléculaires est en train d'ouvrir un nouveau chapitre passionnant pour la paléontologie de demain. J'ai pris comme exemple l'étude du Néoprotérozoïque qui constitue désormais un sujet de recherche internationalement développé, et qui commence à moduler de façon décisive la vision sans doute par trop simpliste que l'on se faisait sous le terme « d'explosion cambrienne ».

Les dernières parties de mon exposé ont concerné des domaines touchant plus directement mes activités personnelles. J'ai esquissé un historique de la *paléohistologie* des vertébrés fossiles et souligné combien cette approche était en cours d'évolution accélérée, compte tenu de l'arrivée progressive de techniques non destructives et d'un accès de plus en plus aisé à la reconstruction tridimensionnelle. Pour l'essentiel j'ai exposé en quoi les études paléohistologiques constituaient, en contexte évolutionniste, une véritable « science carrefour », tissant plus particulièrement des liens étroits entre paléontologie « traditionnelle » et divers aspects de la biologie : histomorphogenèse, développement, croissance, physiologie, structure et dynamique des populations, traits d'histoire de vie, microévolution... L'exemple du « dinosaure post-moderne » m'a permis, pour conclure, de m'exprimer sur les rapports parfois ambigus, tissés au travers des médias, entre recherche fondamentale et train de se faire et diverses fictions ou mythologies véhiculées par « la culture de masse ». Face aux dérives de toutes natures imposées par « l'air du temps », dans tous les domaines, l'utilité permanente d'enseignements scientifiques de haut niveau, liés directement à la recherche, apparaît évidente.

*La leçon de clôture de la chaire et le colloque des 14-16 juin 2010 sont disponibles en vidéo sur le site Internet du Collège de France, à la page du professeur (rubrique audio/vidéo) : [http://www.college-de-france.fr/default/EN/all/bio\\_his/audio\\_video.jsp](http://www.college-de-france.fr/default/EN/all/bio_his/audio_video.jsp)*

## RECHERCHE

### **Généralités, statuts et situation institutionnelle** (juin 2010)

La situation de la chaire reste identique à celle précisée l'année dernière (voir *Annuaire 2008-2009*) au sein de l'UMR 7193 CNRS/UPMC-P6 (Pr Huchon). La chaire de Biologie historique et évolutionnisme du Collège de France disparaîtra au 1<sup>er</sup> septembre 2010 avec la mise à la retraite d'A. de Ricqlès. À cette date, les personnels du Collège de France rattachés à la chaire poursuivront leurs activités de recherche dans le cadre de Paris 6 par mutation (H. Lamrous) ou comme professeur invité (A. de Ricqlès), dans le cadre du groupe de recherche animé par le professeur J. Cubo (Paris 6) au sein de l'équipe « Biominéralisations » dirigée par le professeur de Rafaelis (Paris 6).

## Activités de recherche 2009-2010 et travaux en cours

### Publications et travaux

#### 2009 (suite)

Horner J.R., **Ricqlès A. de**, Padian K, Scheetz R.D., « Comparative long bone histology and growth of the "Hypsilophodontid" dinosaurs *Orodromeus makelai*, *Dryosaurus altus*, and *Tenontosaurus tilletti* (Ornithischia : euornithopoda) », *Journ. Vert. Pal.*, 29 (3), 2009, 734-747.

**Ricqlès A. de**, Taquet Ph., Buffrenil V. de, « "Rediscovery" of Paul Gervais' paleohistological collection », *Geodiversitas*, 31 (4), 2009, 943-971.

Zaragüeta Bagils R., **Bourdon E.**, Ung V., Vignes-Lebbe R., Malecot V., « On the International Code of Area Nomenclature (ICAN) », *Journal of Biogeography*, 36(8), 2009, 1617-1619.

**Zylberberg L.**, « L'intérêt des écailles élasmoïdes des téléostéens pour la mise en œuvre des techniques histologiques, ultrastructurales, immunologiques et apport de ces techniques à l'observation de la structure de ces écailles », *Rev. franç. d'histotechnologie*, 22, 2009, 23-47.

#### 2010 et sous presse

Brito P.M., **Meunier F.J.**, Clément G., Geffard-Kuriyama D., « The histological structure of the calcified lung of the fossil coelacanth *Axelrodichthys araripensis* (Actinistia: Mawsoniidae) », *Palaeontology*, 2010 (sous presse).

Cuny G., Cobbett A.M., **Meunier F.J.**, Benton M.J., « Vertebrate microremains from the Early Cretaceous of southern Tunisia. Microrestes de vertébrés du Crétacé inférieur du Sud tunisien », *Geobios*, 2010 (sous presse).

Gaudant J., **Meunier F.J.**, Bonelli E., « Morphological and histological study of the hyperostosis of *Lepidopus* a fossil Trichiuridae from the Tortonian (Upper Miocene) of Piedmont (Italy) », *Cybium*, 34(3), 2010 (sous presse).

Knoll F., Padian K, **Ricqlès A. de**, « Ontogenetic change and adult body size of the early Ornithischian dinosaur *Lesothosaurus diagnosticus* : implications for basal ornithischian taxonomy », *Gondwana Research*, 17, 2010, 171-179.

**Meunier F.J.**, Keith P., Fermon Y., Le Bail P.Y., Pruvost P., « Inventaire et biogéographie des peuplements ichtyologiques des marais et de la rivière de Kaw (Guyane française) », *Cahiers des naturalistes parisiens*, 2010 (sous presse).

**Montes L.**, **Castanet J.**, **Cubo J.**, « Relationship between bone growth rate and bone tissue organization in amniotes: first test of Amprino's rule in a phylogenetic context », *Animal Biology*, 60, 2010, 25-41.

**Ricqlès A. de.**, « On Darwin's palaeontology in *The Origin of Species* », in Gros F., Gayon J. et Veuille M. (dir.), *A non darwinian Darwin. Comptes rendus biologie*, 333 (2), 2010, 87-94

**Zylberberg L.**, **Meunier F.J.**, **Laurin M.**, « A microanatomical and histological study of the postcranial dermal skeleton in the Devonian sarcopterygian *Eustheropteron foordi* », *Acta Palaeontologica Polonica*, 2010, 55 (3), 459-470.

### Communications à des colloques et congrès

#### 2009 (suite)

**Meunier F.J.**, Jolly C., Figueroa D.E., « La régénération de l'endosquelette de la nageoire caudale chez les Téléostéens : données morphologiques », 11<sup>e</sup> journées de l'ATS-mer, Nabeul (Tunisie), 19-22 décembre 2009.

**Ricqlès A. de**, « Histoire de l'évolutionnisme », in *Darwin a deux cents ans*, colloque de rentrée, Collège de France (A. Prochiantz, org.), 15-16 octobre 2009.

**Ricqlès A. de**, « Les apports de la paléontologie » (sur invitation), in *Perspectives des approches théoriques de l'Évolution*, Académie européenne interdisciplinaire des sciences, (université Paris 7, 11-12 décembre 2009).

**Zylberberg L.**, Congrès de l'Association Française d'Histotechnologie, Nice, 2009 : « L'intérêt des écailles des téléostéens pour la mise en France des techniques histologiques, ultrastructurales et immunologiques et apport de ces techniques à la structure des écailles » (sur invitation).

2010 et sous presse

**Bailleul A.**, Segalen L., Buscalioni A., **Cubo J.**, « Écophysiole, paléoenvironnements et taphonomie des tétrapodes du site de Las Hoyas Crétacé inférieur », Symposium Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems, Collège de France, Paris, juin 2010.

**Cubo J.**, **Montes L.**, **Le Roy N.**, « Evolution of metabolic rates in amniotes (empirical evidence for extant species and inférences using bone histology for extinct ones) », symposium « Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems », Collège de France, Paris, juin 2010.

Hamonou A., **Meunier F.J.**, « Les dessins ichtyologiques réalisés par Du Verney et de La Hire pendant leur voyage en Basse-Bretagne en 1679/1680 », *Cybium*, 34(1), 2010, 19-27.

Marcolini F., Piras P., Kotsakis A., Claude J., Michaux J., Ventura J., **Cubo J.**, « Phylogenetic signal and functional significance of incisor enamel microstructure in *Arvicola* », symposium « Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems », Collège de France, Paris, juin 2010.

**Meunier F.J.**, « Des années 60 aux années 2000 : près d'un demi-siècle d'histoire de l'équipe des "Formations squelettiques" », International Meeting: Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems, Collège de France Paris, 14-16 juin 2010.

**Meunier F.J.**, « Les ostéichtyens, du Paléozoïque à l'actuel, au travers de l'histologie osseuse et de la paléohistologie », International Meeting: Perspectives on vertebrate evolution : topics and problems, Collège de France, Paris, 14-16 juin 2010.

**Montes L.**, **Castanet J.**, **Cubo J.**, « Bone growth rates and bone histology in extant amniotes », Symposium « Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems », Collège de France, Paris, juin 2010.

**Ricqlès A. de**, « A point of view » in *Conceptual change in Evolutionary Developmental biology 1981-2011* (Alan C. Love, Dir.), Berlin, 15-18 juillet (sur invitation).

**Zylberberg L.**, « Microstructural analysis of fossil bone organic matrix by transmission electron microscopy », In Symposium « Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems », Collège de France, Paris, juin 2010.

### *Ouvrages et chapitres d'ouvrages*

**Meunier F.J.**, Keith P., Fermon Y., Le Bail P.Y., Pruvost P., « Inventaire et biogéographie des peuplements ichtyologiques des marais et de la rivière de Kaw (Guyane française) », *Cahiers des Naturalistes Parisiens*, 2010 (sous presse).

**Ricqlès A. de**, Gayon J., « Fonction », in Heams Th., Huneman Ph., Lecomte G. et Silberstein M. (dir.), *Les mondes darwiniens, l'évolution de l'évolution*, Syllepse, Paris, 2009, pp. 105-125.

Gayon J., **Ricqlès A. de** (2010). « Introduction », pp. 1-11, in Gayon J. et Ricqlès A. de (dir.), *Les fonctions : des organismes aux artefacts*, PUF, Paris, 428 p.

**Ricqlès A. de, Cubo J.**, « Le problème de la causalité complexe aux sources de la relation structuro-fonctionnelle : 1) généralités, 2) l'exemple du tissu osseux », in Gayon J. et Ricqlès A. de (dir.), *Les fonctions : des organismes aux artefacts*, PUF, Paris, 2010, pp. 179-188.

**Ricqlès A. de**, « Une brève histoire de l'évolutionnisme », in Prochiantz A. (dir.), *Darwin a deux cent ans*, Odile Jacob, Paris, 2010, pp. 13-60.

#### *Diffusion des connaissances*

**Ricqlès A. de**, Travaux de la chaire de Biologie historique et évolutionnisme 2008-2009, *Annuaire du Collège de France*, n° 109, 2009, pp. 427-452.

#### *Autres productions, vulgarisation et formation permanente*

**Meunier F.**, Derouch M., Fascicule de cours. Stage d'Ichtyologie : initiation, ONEMA ed., 2009, 215 pp., Boves, 80332.

**Ricqlès A. de**, « Une très riche année 2009 pour la défense et l'illustration de l'Évolution biologique », *Lettre du Collège de France*, 25, 2009, 12-13.

**Ricqlès A. de**, « 150 ans après *L'Origine des espèces* : du darwinisme de Darwin à l'évolutionnisme contemporain », *Lettre du Collège de France*, 26, 2009, 41-42 ; en anglais : *The Letter* n° 4.

**Ricqlès A. de**, « Regard sur l'évolutionnisme d'aujourd'hui : de la "Synthèse moderne" à la "Super Synthèse évo-dévo (1970-2010)" », *Lettre de l'Académie des Sciences*, 26, 2010, 12-21.

**Ricqlès A. de**, « Données robustes, hypothèses ou spéculations : que savons-nous *vraiment* des dinosaures et de l'origine des oiseaux ? », conférence, Institut français, Madrid, 24 mai 2010.

**Ricqlès A. de**, « Paléontologie et preuves de l'Évolution », in *Évolution ?, Évolution !*, cycle de conférences organisé par la Société géologique de France (suite), Dijon, 2 décembre 2009, Caen, 31 mars 2010.

#### *Encadrement, étudiants et stagiaires 2009-2010*

##### Stages de master

Stage de master 2 de Sciences et technologie, mention Biologie intégrative et physiologie, étudiante : Alice Morgand ; titre du mémoire : « Canalisation du développement squelettique d'un vertébré tétrapode, le pleurodèle de Waltl (*Pleurodeles waltlii*) par les protéines Hsp90 » ; maître du stage : Jorge Cubo.

##### Stage de Master 2 SDUEE

Systématique, évolution, paléobiodiversité ; étudiante : Alida Bailleul ; titre du mémoire : « Étude paléohistologique et géochimique d'ossements de tétrapodes de Las Hoyas (créacé inférieur, Espagne) », maîtres du stage : Jorge Cubo et Loïc Segalen.