

## Biologie historique et Évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

### ENSEIGNEMENTS

#### 1. Au titre du Collège de France

**1.a.** — Cours (les vendredis 5, 12, 19 et 26 janvier, 2, 9 et 16 février 2001, soit 14 heures)

*Crocodiles, Dinosaures, Oiseaux : Origine et Évolution des Archosauriens au Permotrias.*

La première leçon de l'année a été consacrée à un complément et à une actualisation du cours de l'année dernière à propos du problème de l'origine des oiseaux. Suite à ma mission en mai-juin 2000, j'ai présenté les gisements à « dinosaures emplumés » de la Chine du Nord-Est, à partir des excursions sur place et du symposium « Jeol Biota » organisé à Beijing. Les gisements correspondent à des sédiments de fond de lac, s'échelonnant probablement du Valangien au Barrémien (Crétacé inférieur). Des conditions de fossilisation exceptionnelles ont permis la conservation de l'empreinte du tégument et des contours corporels chez des centaines (voire des milliers) de spécimens de poissons téléostéens et chondrostéens, d'amphibiens, de reptiles divers (chéloniens, champsosaures, ...). De même, on observe clairement l'empreinte des phanères (pelages et plumages), respectivement chez les quelques mammifères et chez les très nombreux oiseaux indiscutables mis au jour. Ces constatations paraissent irréfutables et ne sont pas contestées. Dans ce contexte, l'insistance de certains à ne voir chez les « dinosaures emplumés » des mêmes gisements que des « fibres collagènes » (dermiques ?), des artefacts de fossilisation, voire des forgeries, me paraît insoutenable. Après l'observation personnelle des fossiles de *Sinosauropteryx*, *Protoarchaeopteryx*, *Caudipteryx*, *Beipiaosaurus*, *Sinornithosaurus* et d'autres spécimens non encore publiés à l'époque, il me paraît incontestable que ces fossiles montrent tous la présence de « phanères », au demeurant variées mais situées à l'extérieur de l'épiderme et de nature kératinisée. Si d'aucuns se

refusent encore à parler de « protoplumes » chez ces petits dinosaures pour éviter de suggérer une homologie avec la plume avienne, c'est pourtant bien la conclusion logique découlant des observations. Comme bien l'on pense, le colloque international de Beijing consacré à l'origine des oiseaux a donc été traversé, implicitement et explicitement, par de violentes controverses entre adversaires et partisans de l'origine dinosaurienne des oiseaux, sans que les fossiles du Liaoning parviennent à convaincre les adversaires de cette phylogénie.

Cette année, je me suis proposé, à l'occasion de recherches en cours, de présenter un panorama aussi riche et précis que possible de ce qui est actuellement connu sur les « ancêtres communs proches » des dinosaures, crocodiles et oiseaux. Cette enquête recouvre des archosaures d'âge surtout triasique (230 à 195 MA), longtemps connus sous le terme général de « Thécodontes ». Les exposés ont pris en compte et continuellement « croisé » trois composantes principales : a) d'une part, les données paléogéographiques, stratigraphiques et paléoclimatologiques concernant le Trias 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 organismes en cause, depuis les premières études et découvertes du XIX<sup>e</sup> siècle ; c) enfin, le renouvellement complet des conceptions, accompli au cours des quinze dernières années grâce à l'application de la méthode cladistique, aboutissant à des hypothèses phylogénétiques clairement argumentées, sinon toujours robustes.

Au cours du Trias, les archosaures ont présenté, de façon récurrente, des tendances adaptatives similaires dans diverses lignées. Du point de vue de la locomotion, des lignées à membres redressés (parasagittaux), voire plus ou moins nettement bipèdes, se différencient à partir de formes plus généralisées, quadrupèdes à membres transversaux. Du point de vue de la prédation s'opposent des types plus ou moins « généralistes », des types « piscivores » au crâne aplati et au museau allongé et des types « prédateurs terrestres » au crâne étroit et élevé, au museau relativement court. Écologiquement se distinguent des types manifestement adaptés à la vie amphibie et d'autres, inféodés à des environnements franchement terrestres... Il découle de ces circonstances une multitude d'homoplasies (parallélismes et convergences) qui ont longtemps rendu extrêmement difficile et problématique l'analyse de la phylogénie des archosaures triasiques. La situation a été encore compliquée du fait que de nombreux taxons n'étaient connus que par des restes plus ou moins fragmentaires ou techniquement difficiles à analyser. Ce n'est qu'au cours de ces toutes dernières années que des analyses cladistiques ont permis de débrouiller l'écheveau en se débarrassant des regroupements paraphylétiques pour converger vers un certain consensus phylogénétique, certes encore fragile.

Pour des raisons de place, on se limitera ici à un bref commentaire des structures principales du cladogramme-consensus retenu (fig. 1), sans lister ni

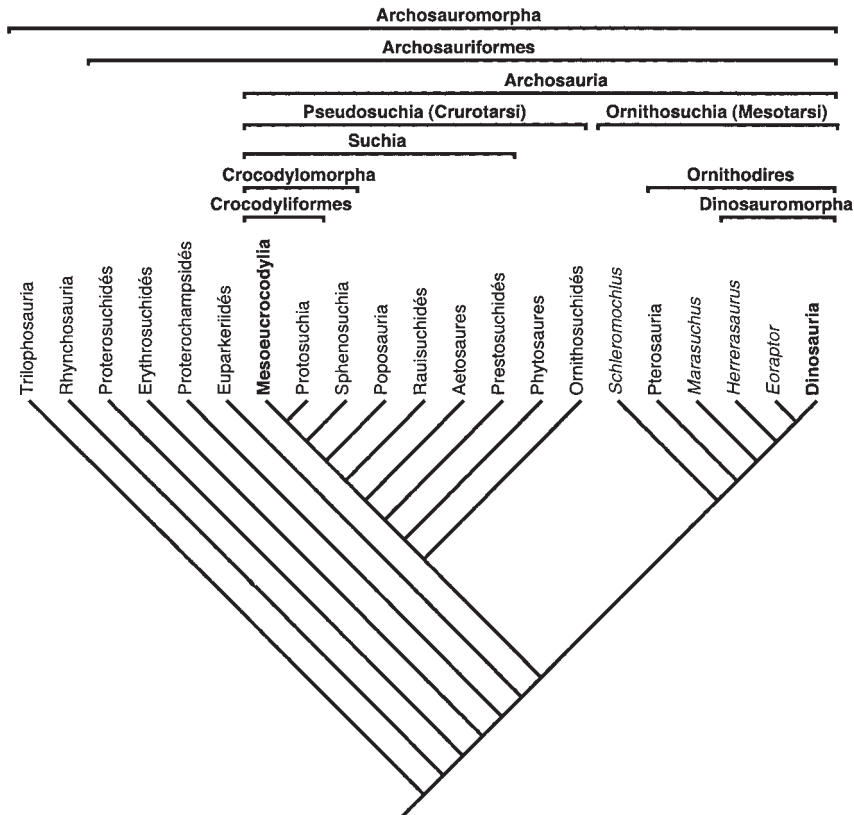


Figure 1 : Cladogramme « consensus » simplifié des Archosauromorphes. Seuls les taxons terminaux en gras contiennent des représentants actuels (respectivement crocodiles parmi les Mesoeucrocodylia et oiseaux parmi les Dinosauria). Voir commentaires dans le texte.

discuter les apomorphies justifiant sa construction ni même évoquer l'ensemble des sous-groupes inclus.

Les Archosauria (terme créé par Cope en 1869) regroupent les « reptiles qui viennent en premier », « premier » étant pris ici non pas au sens temporel (les plus anciens) mais hiérarchique (qui ont la préséance). Il s'agit en effet d'organismes spectaculaires et dominants (crocodiles, dinosaures...). Les Archosauria se rangent dans un vaste ensemble monophylétique (clade Archosauromorpha) de reptiles diapsides, aux côtés d'un certain nombre de clades moins importants (Protosauria, Trilophosauria, Rhynchosauria...) avec lesquels ils partagent une douzaine de synapomorphies.

Le plus ancien archosaure connu (*Archosaurus* du Permien supérieur de Russie (Zone IV, Tatarien) paraît très proche de formes classiques du Trias inférieur d'Afrique du sud (*Chasmatosaurus*)... On les regroupe (avec de nombreux autres

taxons souvent mal connus) dans une famille des Proterosuchidés, probablement monophylétique. C'étaient des prédateurs quadrupèdes amphibiens d'un à deux mètres de long.

Plus spectaculaires, les Érythrosuchidés sont des « superprédateurs » terrestres du Trias inférieur, à répartition mondiale (une dizaine de genres décrits). *Erythrosuchus* de la zone à *Cynognathus* du Karro d'Afrique du sud (Trias inférieur) avait un crâne d'un mètre de long.

Traditionnellement, Protérosuchidés et Érythrosuchidés étaient considérés comme les archosaures les plus primitifs, souvent réunis dans le groupe paraphylétique des « Protérosuchiens ». La récente définition phylogénétique des Archosaures par Gauthier (= le dernier ancêtre commun des crocodiles et des oiseaux et tous ses descendants) et la diagnose correspondante (une douzaine d'apomorphies) excluent Protérosuchidés et Érythrosuchidés des Archosauria *sensu stricto* de Gauthier. Dans ces conditions, on a distingué, au sein des Archosauromorphes un clade des Archosauriformes (= Archosaures *sensu lato*) où Protéro- et Érythrosuchidés apparaissent comme groupe-frères plésiomorphes successifs des Archosauria *sensu stricto*. Il en va de même pour un groupe plus récemment circonscrit, les Protérochampsidés, connu du Trias moyen et supérieur d'Afrique du Sud et d'Amérique du Sud (*Notochampsia*, *Chanaresuchus*... et six autres genres). Longtemps confondu avec des crocodiliens ou avec des phytosaures (dont ils partagent l'habitats de prédateurs amphibiens) il s'agit d'un rameau distinct, partageant au moins sept apomorphies supplémentaires avec les Archosauria *sensu stricto*.

Ici se place le petit rameau des Euparkeriidés. *Euparkeria* est un petit fossile (1 m de long) très bien connu du Trias inférieur d'Afrique du Sud qui a joué un rôle capital dans les discussions sur l'origine des dinosaures, ayant été classiquement considéré comme un « prototype » de ceux-ci, avec une démarche déjà partiellement bipède. Nous avons détaillé les argumentations contradictoires complexes, d'ordres fonctionnels et phylogénétiques, concernant ce groupe, pour conclure à sa position de groupe-frère plésiomorphe des Archosauria *sensu stricto*.

La phylogénie de ces derniers semble dominée par une dichotomie basale, liée à l'articulation de la cheville. Dans tous les cas, l'articulation fonctionnelle est intratarsienne mais celle-ci se réalise selon deux modalités distinctes.

Dans certaines lignées se différencie une articulation dite crurotarsienne : l'astragale reste fonctionnellement associé à la jambe et le calcanéum passe plus distalement et s'associe fonctionnellement au pied. L'essentiel de la rotation articulaire se réalise donc entre les tarsiens proximaux (l'astragale et le calcanéum). Ce dernier différencie un tuber, bras de levier pour l'action des extenseurs du pied.

D'autres lignées différencient une articulation dite mésotarsienne, où la rotation s'effectue simplement entre tarsiens proximaux et distaux, comme c'est encore le cas chez les oiseaux. Comme l'avait souligné dès 1963 notre regretté compa-

triole Bernard Krebs (1934-2001) à l'occasion de l'étude de *Ticinosuchus*, un Rauisuchidé primitif du Trias du Tessin, les implications phylogéniques de cette différence sont fondamentales. Les crocodiles vrais ont une articulation typiquement crurotarsienne mais les dinosaures et oiseaux ont une articulation mésotarsienne. Ainsi, toutes les formes triasiques montrant déjà, à des degrés divers, une articulation crurotarsienne seraient à rapprocher des crocodiliens (*sensu lato*) et ne pourraient se situer dans l'ascendance directe des dinosaures (et oiseaux). La situation est compliquée du fait que l'articulation crurotarsienne se réalise en fait selon deux modalités opposées dans différentes lignées. On distingue une articulation de type « crocodilien normal » (où une expansion convexe de l'astragale s'articule dans une fossette du calcanéum : crocodylotarsi) d'une articulation de type « crocodilien inversé » (où c'est le calcanéum qui porte une expansion convexe : Ornithosuchidés). Enfin, il n'est pas très difficile de faire dériver les divers types d'articulations tarsiennes des Archosauria *sensu stricto* à partir du tarse plus généralisé observé chez les Archosauriformes plus primitifs (Protéro- et Érythrosuchides ou, selon certains, Euparkeriidés).

En reprenant (avec des sens nouveaux) d'anciens termes déjà employés par les auteurs dans des sens très variés, Gauthier (1986) donne une définition phylogénétique des deux grands clades constituant les Archosauria *sensu stricto* : I. d'une part les Pseudosuchia comprennent les crocodylomorphes (dont les crocodiles) et tous les Archosaures plus étroitement apparentés aux crocodiliens qu'aux oiseaux ; II. d'autre part les Ornithosuchia comprenant les oiseaux et tous les Archosaures qui leur sont plus étroitement apparentés qu'aux crocodiliens. Ces définitions entraînent quelques paradoxes sémantiques. Ainsi le taxon Pseudosuchia (= « faux crocodiles ») inclut tous les vrais crocodiles et le taxon Ornithosuchia n'inclut pas la famille des Ornithosuchidés !

## I. — Pseudosuchia

Ils réalisent une énorme radiation évolutive au Trias mais s'éteignent tous à la fin du Trias à l'exception des Crocodyliformes.

Les Ornithosuchidés, connus depuis longtemps du Trias supérieur d'Écosse (*Ornithosuchus*) et plus récemment d'Argentine (*Riojasuchus...*) sont des bipèdes carnivores bien caractérisés par une dizaine d'apomorphies. Longtemps considérés comme des dinosaures primitifs, on les situe désormais à la base des Pseudosuchia du fait de leur articulation tarsienne du type « crocodilien inversé » (protubérance du calcanéum s'articulant dans une cavité de l'astragale). Il est probable que leurs affinités ne sont pas encore clairement dégagées.

Les Parasuchia (ou Phytosaures) constituent un clade important bien connu du Trias supérieur (une quarantaine de genres décrits) et bien délimité par de nombreuses apomorphies. C'étaient des formes amphibies de 2 à 8-10 m de long, à aspect superficiel de crocodiles (convergences), plus ou moins longirostres. Ils constituent le rameau le plus généralisé des Crocodylotarsi, un clade caractérisé,

au sein des Pseudosuchia, par l'articulation tarsienne de type « crocodylien normal ».

Au sein des Crocodylotarsi on peut distinguer un ensemble monophylétique des Suchia, plus dérivé que les Parasuchia et diagnostiqué par au moins 9 apomorphies. Dans ce groupe complexe, à la phylogénie encore peu stabilisée, se placent les Crocodylomorpha, vaste ensemble monophylétique comprenant tous les crocodyliens « vrais » post triasiques, et au moins quatre lignées connues seulement du Trias et s'adaptant à des modes de vie variés.

1/ Les Prestosuchidés (*Prestosuchus...*) et 2/ les Rauisuchidés (*Ticinosuchus*, *Saurosuchus...*) sont des quadrupèdes, souvent de grande taille (2 à 5 m et plus) aux membres plus ou moins parasagittaux. Du fait de leurs mœurs de prédateurs terrestre, la morphologie générale de leurs crânes converge superficiellement avec celle des Érythrosuchidés et des dinosaures théropodes. Ils sont connus du Trias moyen et supérieur et sont probablement, avec d'autres pseudosuchiens, à l'origine des pistes quadrupèdes dites « chirotherium », d'interprétation longtemps difficile, caractéristiques du Trias.

3/ Les Aetosaures (= Stagonolepididés) sont les premiers Archosaures végétariens. C'étaient des quadrupèdes de 2 à 8 m de long, connus par de nombreux genres (*Typothorax*, *Desmatosuchus...*) et bien caractérisés par une quinzaine d'apomorphies. Ils sont remarquables par l'extension d'une armure dermique de plaques et d'épines osseuses et sont eux aussi à l'origine des pistes « chirotherium ».

4/ Les Pposauridés sont des carnivores du Trias supérieur, les plus dérivés des « Suchia à facies de dinosaure », avec un crâne haut et étroit et une démarche partiellement bipède (*Postosuchus*). Nous avons discuté les argumentations diverses concernant leur situation phylogénétique pour retenir celle les situant en groupe-frère des Crocodylomorpha.

Les Crocodylomorpha ou crocodyliens « *sensu lato* » forment au sein des Suchia un clade diagnostiqué par une dizaine d'apomorphies. Ils constituent l'énorme « groupe apical » des Pseudosuchia et sont les seuls à dépasser les limites du Trias pour se prolonger jusque dans la nature actuelle.

On y distingue un premier ensemble « basal », peut-être paraphylétique, les Sphenosuchia, confinés au Trias supérieur (*Hesperosuchus*, *Saltoposuchus...*). C'étaient des formes terrestres quadrupèdes aux membres redressés, parfois graciles (*Terrestrisuchus*). Ils s'opposent au clade plus dérivé des Crocodylifformes, bien diagnostiqués par une quinzaine d'apomorphies. Ne citons parmi eux que le clade basal des Protosuchia, du Trias supérieur et du Jurassique inférieur, connu par une douzaine de genres (*Protosuchus*, *Gobiosuchus...*). Ils s'opposent aux Mesoeucrocodylia, clade plus dérivé contenant les crocodyliens actuels...

## II. — Ornithosuchia

Ce clade pourrait être, selon Gauthier, diagnostiqué par une douzaine d'apomorphies basales. A côté des dinosaumorphes (oiseaux inclus), on y plaçait classiquement quelques rares formes triasiques (*Scleromochlus*) à articulation mésotarsienne et les Ptérosaures, bien que l'enracinement de ces derniers au sein même des Archosauria soit encore contesté. Pourtant, au sein des Ornithosuchia, une liste d'une vingtaine d'apomorphies réunit Dinosaumorphes et Ptérosaures dans un clade des Ornithodires. Suite à de multiples discussions, les Dinosaumorphes eux-mêmes apparaissent comme monophylétiques, avec une dizaine d'apomorphies basales.

La compréhension relativement récente du fait que l'immense majorité des Archosaures du Trias (ci-devant « Thécodontes ») se placent au sein des Pseudosuchia et ne peuvent donc constituer ni des ancêtres plausibles des dinosaures, ni surtout être eux-mêmes des dinosaures primitifs (comme on le pensait pour certains d'entre eux : Ornithosuchidés par ex.) a reposé de façon aiguë le problème de l'origine des dinosaures. Ce n'est que la découverte de très petites formes d'archosaures bipèdes à articulation mésotarsienne du Trias d'Argentine (*Lagosuchus*, *Lagerpeton*, *Lewisuchus*, *Marasuchus*...) d'âge Ladinien supérieur, qui a permis de combler partiellement le hiatus morphologique et stratigraphique entre Archosauriformes généralisés du Trias inférieur et dinosaures très primitifs du Trias supérieur (Ladinien supérieur et Carnien inférieur) tels qu'*Herrerasaurus* et *Eoraptor*.

Comment expliquer le succès évolutif des premiers dinosaures, des ptérosaures et des crocodiles « vrais » au Trias supérieur quand s'éteignent toutes les autres lignées d'Archosauriens ?

En conclusion, j'ai commencé à confronter les données anatomiques qui sont à la base de la phylogénie actuelle avec les données paléohistologiques et de physiologie comparée pour envisager, dans une perspective paléobiologique générale, l'histoire des « stratégies de croissance » et de la physiologie thermo-métabolique chez les Archosauriens. Cette enquête se poursuivra l'année prochaine.

### 1.b. — Séminaire (organisé en un prologue et deux journées, soit 14 h 15)

*Taphonomie, Fossilisation, Paléobiochimie, ADN fossile*

I — Vendredi 18 mai 2001 : *Introduction au séminaire* par **A. de Ricqlès**, Professeur au Collège de France.

*Taphonomie et diagenèse : comment se forment les gisements de fossiles ? Quelle image des environnements du passé ?* par **Christiane Denys**, Professeur au MNHN, Directrice du Laboratoire de Zoologie : Mammifères et Oiseaux.

II — Mardi 22 mai 2001 : 9 h 30-10 h 30 : *La fossilisation des organismes au corps mou et le rôle des voiles microbiens dans les fossilisations exceptionnelles,*

par **Jean-Claude Gall**, Professeur à l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, École et Observatoire des Sciences de la Terre.

10 h 45-11 h 30 : *Taphonomie de gisements à mammifères : le cas des avens oligocènes du Quercy*, par le **Dr Frédéric Laudet** (Laboratoire de Planétologie et Géodynamique, UMR 6112 CNRS, Université de Nantes).

11 h 30-12 h : *Le pollen fossilisé dans l'ambre*, par le **Dr Jean Dejax** (Laboratoire de Paléontologie (Paléobotanique), UMR 8569 CNRS, MNHN, Paris).

14 h-15 h : *Taphonomy and paleoecology of the Malema Hominid site — northern Malawi*, par le **Dr Oliver Sandrock**, Curator du Département de Paléontologie du Muséum de Darmstadt, Allemagne.

15 h-16 h : *Aspects microstructuraux et biogéochimiques des phénomènes de fossilisation*, par le **Dr Yannicke Dauphin** (Paléontologie, UMR 8616 CNRS, Université de Paris XI, Orsay).

16 h 30-17 h 30 : *L'apport de la Biogéochimie isotopique à la connaissance paléontologique : une revue*, par le **Dr Hervé Bocherens** (CNRS, Laboratoire de Biogéochimie isotopique, UPMC, Paris).

17 h 30-18 h 30 : *Comment la biogéochimie isotopique nous renseigne sur les milieux du passé : le cas des vertébrés du Pléistocène supérieur de Sibérie*, par le **Dr Paola Iacumin**, Département des Sciences de la Terre, Université de Parme, Italie.

III — Mercredi 23 mai 2001 : 9 h 30-10 h 30 : *ADN ancien, ADN fossile : apports, promesses et limites d'une approche nouvelle*, par le **Dr Véronique Barriol**, Service de Systématique moléculaire, MNHN, Paris.

10 h 45-12 h : *les marqueurs moléculaires dans les paléopopulations humaines et les problèmes de leur mise en œuvre :*

a/ *Les aspects méthodologiques et techniques*, par le Professeur **Bertrand Ludes**, Directeur de l'IML, Université Louis Pasteur, Strasbourg.

b/ *Quelques résultats significatifs chez divers groupes humains (Europe, Mongolie, Égypte)*, par le Professeur **Éric Crubezy**, UMR 8555 CNRS, Université Paul Sabatier, Toulouse.

14 h-14 h 45 : *L'intérêt de l'ADN mitochondrial comme marqueur génétique des populations actuelles et anciennes*, par le **Dr Éliane Béraud-Colomb**, U 387 INSERM, Hôpital Sainte-Marguerite, Université de Marseille Luminy.

14 h 45-16 h 15 : *L'apport de l'ADN ancien dans la reconstitution de l'histoire des lignées :*

a/ *La phylogéographie des ours bruns européens (U. arctos)*, par le **Dr Pierre Taberlet**, UMR 5553 CNRS, Biologie des populations d'altitude, Université Joseph Fourier, Grenoble.

b/ *Phylogénie d'une espèce éteinte : l'ours des cavernes (U. spelaeus)*, par le **Dr Catherine Hanni**, UMR 5534 CNRS, Centre de génétique moléculaire et cellulaire, Université Claude Bernard, Lyon 1.

16 h 45-18 h : *Travaux d'actualité et recherches en cours* avec **R. Debruyne** (mammoth et éléphants), **A. Dettai** (orang outangs), **A.-S. Delmas** (momies



égyptiennes), **L. Orlando** (Ursidés) et **C. Donne-Goussé** (Anatidés, Rongeurs), Doctorants des Universités et du MNHN.

18 h-18 h 30 : *Discussion générale* (Modérateurs : **V. Barriol**, **H. Bocherens**, **Chr. Denys** et **A. de Ricqlès**).

Sans remonter à l'Antiquité classique, on sait que dès la Renaissance certains esprits sagaces avaient compris que les fossiles, bien loin d'être de simples « jeux de la Nature », proviennent réellement d'organismes anciens. Plus précisément on peut définir aujourd'hui les fossiles comme les restes corporels ou les traces matérielles d'organismes ayant vécu au cours d'époques géologiques plus ou moins reculées, et conservés sous forme de pétrifications dans les roches sédimentaires.

Si l'on pense en termes de vertébrés dont les corps, laissés dans les conditions naturelles, sont très généralement détruits et les os rapidement dispersés après la mort, le phénomène de fossilisation peut apparaître de prime abord comme tout à fait exceptionnel, voire extraordinaire, requérant pour se produire des circonstances rares et des mécanismes étranges.

En revanche, une considération plus générale et moins anthropocentrique du devenir de la biomasse représentée par les unicellulaires, les végétaux et les divers « invertébrés » suggère qu'un pourcentage non négligeable de celle-ci n'est pas immédiatement recyclé mais passe, plus ou moins modifié, dans le domaine géologique.

De fait, une partie des constituants organiques et minéraux des êtres vivants peut se trouver séquestrée, pour des durées parfois immenses, dans les couches sédimentaires, au point parfois de constituer la majeure partie de ces sédiments eux-mêmes.

C'est par milliers de kilomètres cubes que les sédiments d'origine biogène se sont accumulés sur notre globe : on a pu parler à bon droit de « la vie bâtisseuse de roches ». On pense volontiers, à cet égard, aux charbons, aux pétroles, fruits de la fossilisation de constituants organiques des êtres vivants. Mais pense-t-on assez à la destinée des composants minéraux des organismes, capables par leur accumulation de fabriquer, par exemple, les diverses assises sédimentaires sur lesquelles est situé Paris — et à partir desquelles il est d'ailleurs bâti (à preuve les nouveaux escaliers du Collège de France où l'on observe sans peine de multiples pétrifications). Ainsi, la fossilisation pourrait bien alors apparaître comme la règle plutôt que comme l'exception !

À partir de cette large perspective, revenons-en au cas des vertébrés. Il est de fait que sur le total innombrable d'individus de toutes espèces qui se sont succédés sur notre globe, seul un infime pourcentage nous parvient sous forme de fossiles. L'idée de rareté et par là de valeur, y compris au sens de valeur marchande, est donc associée à celle de fossile et cette évidence conduit même à l'heure actuelle à des aberrations plus ou moins scandaleuses quand l'esprit de

lucre s'en mêle. La saga du composite frauduleux d'oiseau et de dinosaure appelé « Archaeoraptor » en est l'exemple le plus récent.

Quel est donc ce cheminement improbable et mystérieux conduisant d'un être vivant à un objet minéral singulier, capable de traverser les centaines de millions d'années, et de nous livrer aujourd'hui en retour tant d'informations sur le vivant qu'il fut dans la nuit des temps ?

Et ces informations que le fossile nous donne sur lui-même en tant qu'ancien être vivant se limitent-elles à la seule morphologie, rendue parlante « par la voix de l'Anatomie comparée » dont Cuvier fut le génial initiateur ?

D'autres niveaux d'organisation plus subtils : tissulaires, cellulaires, biochimiques, moléculaires, isotopiques... ne sont-ils pas conservés et leur décodage ne serait-il pas susceptible d'enrichir considérablement nos connaissances ?

En outre, la structure et la composition du fossile ne nous renseigneraient-elles pas sur ses avatars post mortem, en interaction avec les environnements biotiques, abiotiques puis géologiques qu'il a successivement rencontrés, ouvrant ainsi une lucarne inespérée sur ces environnements eux-mêmes ?

Bien entendu, à toutes ces questions la réponse scientifique doit être aujourd'hui positive et les mots-titres du séminaire invitent donc à suivre progressivement le destin du fossile, depuis sa formation initiale jusqu'à l'extraction des informations les plus subtiles qu'il puisse receler.

Commençons par la **Taphonomie** et les connotations peu réjouissantes qu'elle recouvre. « Taphos » c'est la tombe, comme dans « épitaphe ». La taphonomie est donc littéralement la science des lois de l'entombement, autrement dit l'étude des modalités de formation des fossiles et de leurs gisements. Comme l'a expliqué Christiane Denys, les conditions d'environnement qui vont permettre à un organisme, ou à sa dépouille, de se fossiliser peuvent être plus ou moins banales ou au contraire très particulières. L'étude du fossile dans le contexte même de son gisement sera donc susceptible d'apporter une foule d'indications de natures variées. Indications sur l'organisme vivant lui-même mais aussi sur son environnement, sur ses mœurs, sur ses possibilités et limites locomotrices, par exemple. Plus encore, l'étude précise du gisement renseigne éventuellement sur les causes et conditions du décès ainsi que sur la succession des circonstances environnementales, et finalement géologiques qui vont assurer la formation et la conservation du fossile.

N'évoquons qu'un seul exemple, classique, celui du *Paleotherium* de Cuvier s'enlisant dans la lagune sursalée qui devait finalement devenir une assise de la « pierre à plâtre » de Paris... et dont le fossile pathétique accueille le visiteur ayant gravi le grand escalier qui mène à la Galerie de Paléontologie de notre Muséum national. Ce drame de l'Éocène nous est restitué directement dans sa brutale et tragique simplicité.

Mais de la biocénose (association d'organismes vivants situés dans leur contexte écologique naturel) à la thanatocénose (association ou concentration de fossiles formant un gisement), le cheminement n'est pas forcément linéaire ni direct. Dans quelle mesure la thanatocénose nous donne-t-elle une image fidèle de la communauté biologique qui est à sa source ? Au-delà de la seule perte d'information du vivant au fossile, quels sont les biais de toute sorte introduits par les circonstances géologiques au sens large qui ne vont pas manquer de distordre l'information ? Comme aimait à le dire Charles Devillers, le message des fossiles est à la fois partiel et partial. Il revient à la science taphonomique d'éliminer autant que possible les distorsions trompeuses de l'information et de diminuer le bruit de fond parasite pour optimiser le message du fossile.

N'évoquons rapidement ici qu'un seul problème : le gisement est-il ou non autochtone ? Autrement dit, les restes fossiles sont-ils retrouvés là même où les organismes ont été ensevelis dans les sédiments, ou bien ont-ils été remaniés, c'est-à-dire transportés, voire triés et concentrés post mortem par les agents physiques, crues fluviales par exemple, et ces transports sont-ils intervenus une seule fois ou selon des cycles multiples ? Il est clair que selon la réponse à ces questions la signification paléobiologique et paléoécologique de la thanatocénose sera toute différente. Frédéric Laudet et Oliver Sandrock ont développé et illustré ce thème sur des exemples différents.

Ainsi la taphonomie, science de la formation et de l'interprétation des gisements est à elle seule une sous-discipline immense de la Paléontologie, à l'interface de la paléoécologie, de l'éthologie et de la géologie au sens large.

Il était donc normal de commencer par la taphonomie pour introduire le séminaire et Christiane Denys en a brossé une claire synthèse. Encore faut-il garder à l'esprit que des problèmes ou des perspectives taphonomiques colorent nécessairement, à des titres divers, implicitement ou explicitement, tous les problèmes particuliers ultérieurement abordés dans le séminaire.

Venons-en maintenant au deuxième terme de notre titre : la **Fossilisation**, que l'on pourrait aussi appeler diagenèse, comme l'a montré Yannicke Dauphin.

Quels sont les mécanismes ou les processus physico-chimiques impliqués dans la formation des fossiles ?

Pour le comprendre, une première piste est immédiatement de constater que, dans la majorité des cas, ne se fossilisent que ces portions des organismes qui étaient déjà fortement minéralisées chez le vivant, autrement dit les squelettes.

Ainsi on aurait tendance à croire que la fossilisation, en tant que processus, ne concerne que des structures minérales. Le sens commun y voit donc souvent la mise en œuvre d'une espèce de moulage naturel des squelettes ou coquilles par les sédiments encaissants, ou de perminéralisation de ces squelettes par des sels minéraux d'origine exogène.

En réalité, le problème de la fossilisation est à la fois infiniment plus complexe et plus varié.

Il est de fait que la diagenèse joue un rôle fondamental dans la fossilisation mais elle s'applique à des édifices minéraux tout à fait particuliers du fait même de leur origine biogène, d'où une série de phénomènes subtils et complexes dont Yannicke Dauphin a dévoilé certains aspects.

Au surplus, la fossilisation ne se limite nullement, dans la généralité des cas, aux squelettes minéralisés, comme on aurait trop tendance à le croire. Le monde végétal nous offre à cet égard de multiples exemples de fossilisation par une silicification en masse de structures qui n'étaient pas minéralisées *in vivo* et ce processus peut conserver, comme chacun sait, les détails de l'organisation tissulaire végétale avec un degré inouï de précision.

Plus étrange encore, ainsi que l'a montré le professeur Gall, l'action de bactéries peut conduire dans certaines conditions à la perminéralisation rapide, et relativement exceptionnelle, d'édifices organiques aussi complexes et fragiles que les fibres musculaires striées, par exemple. Ainsi des fameux poissons de la Formation Santana du Crétacé inférieur du Brésil décrits par Martill en 1990. Certains environnements exceptionnels, les fameux « Lagerstätten » conservent ainsi des fossiles d'organismes à corps mous, et totalement dépourvus de tout squelette minéral, qui nous sont cependant accessibles avec un luxe de détail parfois proprement incroyable.

Dans de tels cas, il est fréquent que l'information biologique conservée par le fossile ne concerne que la structure, l'anatomie des organismes. La composition minérale du fossile n'informe plus sur celle du vivant dont il provient, bien que cette composition initiale ait incontestablement réagi avec l'environnement biotique et abiotique local pour induire la fossilisation.

Ceci nous amène directement à évoquer le troisième terme de notre titre : la **Paléobiochimie**.

Depuis les années quarante au moins, on savait que les substances organiques fossiles plus ou moins complexes pouvaient apporter des informations importantes. Les nodules néphéliniques de Scandinavie ou de l'Ontario vieux de plus de deux milliards d'années renferment plus de 50 % en masse de résidus carbonés, où la chimie avait mis en évidence des composés complexes d'origine indiscutablement biogène. Dès 1948 l'étude des rapports isotopiques du carbone a permis à Rankama d'affirmer la nature organique des mystérieux *Corycium enigmaticum* du Précambrien de Finlande. Depuis ces débuts, la paléobiochimie a réalisé un développement explosif, dans des directions intellectuelles variées. Nous n'avons pas envisagé ici l'origine et le devenir des composés organiques non figurés, kérogènes et pétroles par exemple. Leur étude constitue à elle seule un domaine immense dont chacun connaît les applications d'une importance économique absolument décisive.

Plus modestement, nous nous sommes limités à certains aspects de l'analyse paléobiochimique des fossiles figurés et à l'étude des informations qu'elle apporte sur ces organismes eux-mêmes et leurs environnements.

On considère généralement que les matrices organiques sont plus ou moins rapidement hydrolysées de façon complète et recyclées. En fait, il n'en est rien. Ce n'est qu'au début des années cinquante que Hare et Abelson découvrent des acides aminés dans les fossiles, et les études ultérieures vont progressivement mettre en évidence la présence d'édifices macromoléculaires de plus en plus complexes et variés. Chez les vertébrés, les travaux pionniers de Ralph Wyckoff mettent en évidence la présence fréquente de restes collagéniques plus ou moins complexes. On découvrira également que des glucides et des lipides peuvent être conservés dans les fossiles. Plus récemment encore, on a compris que certaines protéines sont plus ou moins intimement associées aux biominéraux des squelettes, du fait même des fonctions de contrôle qu'elles assurent au cours de la biominéralisation. C'est vrai pour la coquille des mollusques comme pour le test des oursins ou les tissus minéralisés des vertébrés tels que l'os, la dentine et l'émail. Ces protéines, ainsi stabilisées par le minéral peuvent donc persister in situ dans les fossiles, pendant des millions d'années. Les conséquences, au moins potentielles, sont évidemment très importantes.

Si des « protéines fossiles » sont véritablement conservées, on pourrait aborder directement des approches de phylogénie moléculaire appliquées au matériel fossile, en particulier à partir de techniques immunologiques, ainsi que Lowenstein l'a proposé. En pratique, la complexité des problèmes est extrême, du fait notamment des multiples possibilités de contaminations impliquées.

Vingt-cinq ans après la découverte princeps d'Hare et Abelson, un Congrès international sur la biogéochimie des acides aminés se réunit en Virginie en 1978. Ses actes seront publiés en 1980 et ils constituent un peu la pierre de fondation de recherches qui, désormais, explosent littéralement dans des directions variées.

N'en évoquons ici que quelques-unes. D'une part, de multiples travaux sur la racémisation des acides aminés ont suggéré des méthodes de datations absolues. D'autre part, de multiples considérations paléoenvironnementales ont été extraites des données paléobiochimiques. Enfin la biogéochimie isotopique a pris un essor fulgurant, avec des retombées paléontologiques, paléoclimatiques... parfois riches en controverses mais toujours du plus grand intérêt, ainsi que l'ont montré Hervé Bocherens et Paola Iacumin.

On s'est aperçu en effet que les êtres vivants pouvaient « distinguer », au long de leurs voies métaboliques, les très subtiles différences physico-chimiques caractéristiques des divers isotopes d'un même élément. Ce « signal isotopique », bien mis en évidence chez les organismes actuels, constitue un indicateur précis des conditions d'environnement (température, salinité...) et même de la position des organismes au sein des pyramides trophiques. Ce signal paraît, dans de très

nombreux cas, bien conservé chez les fossiles, d'où un immense intérêt potentiel en paléontologie. Mais là encore se posent des questions de méthode : si l'on peut faire confiance au signal isotopique de certains éléments issus des trames organiques des fossiles, en revanche la valeur du signal isotopique d'éléments constitutifs des biominéraux fossiles soulève des controverses acharnées. De fait, ces éléments sont susceptibles, dans de nombreuses conditions taphonomiques, de subir un « turn over » rapide par substitution de leurs atomes constitutifs, mettant en cause la valeur du signal...

Dernier terme proposé dans notre titre l'**ADN fossile**. Avec le développement de la paléobiochimie, d'une part, des techniques modernes de séquençage de l'ADN actuel, d'autre part (ces dernières permettant une véritable « anatomie comparée moléculaire », riche d'une prodigieuse information phylogénétique) on en est forcément venu à se poser la « question ultime » : pourquoi ne pas rechercher et exploiter directement l'information dans l'ADN fossile ? Les recherches systématiques débutèrent dès les années quatre-vingts et en 1992 une première synthèse, intitulée « Ancient DNA » était publiée chez Springer. Ce titre prudent d'« ADN ancien » a été repris dans le séminaire, en parallèle et en opposition avec celui, plus accrocheur, d'ADN fossile et, en effet, comme l'ont bien montré Véronique Barriol et les autres intervenants, il convient de lever certaines ambiguïtés et faux espoirs.

Jamais peut-être le Roman et la Science-fiction n'avaient autant agi en retour sur la recherche scientifique sérieuse qu'avec le problème de l'ADN fossile. Depuis la parution de Parc Jurassique en 1990 des dizaines de Laboratoires de par le monde se sont emparés de ce domaine. Il faut dire que l'association de l'ADN et de l'ambre a été une trouvaille remarquable du roman de Michael Crichton.

De fait, si l'ambre recèle des possibilités de fossilisation extraordinaires des ultrastructures, ainsi que Jean Dejax et ses collaborateurs l'ont bien montré, il y a loin de la conservation figurée d'édifices cellulaires à celle des séquences moléculaires elles-mêmes... Quoi qu'il en soit, la fascination de l'ADN couplée au mythe de l'immortalité a joué à fond sur les chercheurs comme sur le public. Si des résultats spectaculaires et fiables méritent un intérêt justifié, tels ceux présentés sur les ursidés anciens (C. Hanni et P. Taberlet), les populations (E. Béraud-Colomb) et paléopopulations (B. Ludes et E. Crubezy) humaines, d'autres résultats, publiés parfois au son des trompettes (ADN de dinosaure...), ont dû rapidement passer aux oubliettes.

Comme toujours dans les sciences naturelles en général, et en paléontologie en particulier, les résultats de qualité ne s'obtiennent que dans la modestie — qui n'est pas incompatible avec l'enthousiasme, ainsi que les doctorants participant au séminaire l'ont bien montré. Des résultats sérieux sur l'ADN ancien exigent un effort accumulatif de longue haleine et nécessitent en l'occurrence une rigueur technique toute particulière : c'est le message que l'on pourra d'ail-

leurs retenir de la journée consacrée à « l'ADN fossile », qu'il vaudrait mieux appeler, « l'ADN ancien ».

### **1.c — Enseignements à l'étranger (A. de Ricqlès)**

Chaire Ernst Robert Curtius de l'Université de Rhénanie à Bonn. Invité dans le cadre de la Chaire Curtius par le Département de Paléontologie de l'Université de Bonn (Professeur W. von Koenigswald et Dr. M. Sander), j'ai donné quatre conférences du 18 au 20 juin 2001. La première exposait mon point de vue sur la réception en France de la Théorie synthétique de l'Évolution, la seconde était une introduction générale à la paléohistologie et à l'histologie comparée du tissu osseux, la troisième était consacrée au problème de l'origine des tétrapodes et la dernière à la paléohistologie des Archosauriens.

### *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) (Evodevo : Aspects paléontologiques de l'origine des tétrapodes, 6 janvier 2001), etc.

**2.b. — Séminaire commun « Évolution et Développement » des Écoles doctorales « Logique du vivant » et « Diversité du vivant ».** Conférence : L'embryologie des dinosaures : de « Jurassic Park » aux données réelles. Institut Jacques Monod, 10 novembre 2000.

**2.c. — Divers.** Collège de France et Société Française de Systématique (SFS). Journées annuelles de la SFS, 17-19 octobre 2000 : « Systématique et Paléontologie » (co-organisateurs : A. de Ricqlès et P. Tassy).

## **RECHERCHE**

### **I. Généralités, statuts et situation institutionnelle (juin 2001)**

L'UMR 8570 CNRS/MNHN « Évolution et adaptations des systèmes ostéo-musculaires » est dirigée par J.-P. Gasc, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle. Elle est organisée en deux équipes : « Locomotion », dirigée par J.-P. Gasc, et « Formations squelettiques » dirigée par A. de Ricqlès, Professeur au Collège de France. C'est à ce titre que figure ici l'activité de cette équipe. Arrivée au terme de son contrat, l'Unité 8570 a élaboré pour les tutelles un rapport d'activité et un projet de recherches qui seront examinés par les instances du CNRS lors de la session d'automne 2001.

Nous avons donné dans les précédentes livraisons de l'Annuaire du Collège de France (à partir de 1995-96) un panorama de la problématique de recherche de l'équipe « Formations squelettiques ». Pour l'exposé des travaux récents et en cours, le plan analytique déjà utilisé dans la dernière livraison de l'Annuaire (1999-2000, pp. 511-535) est repris ci-dessous, avec quelques modifications tenant compte de l'évolution des thématiques.

Au cours de cette année, Marc Girondot a été promu Professeur à l'Université Paris 11-Orsay et Laure Bonnaud a rejoint l'Institut Jacques Monod (Paris 7). Les travaux entrepris en commun avec ces deux enseignants-chercheurs dans le cadre de l'équipe sont ou seront complétés. En revanche J. Cubo prolonge son séjour post-doctoral dans le cadre d'un contrat ATER (Paris 6) et T. Davit-Béal, (Assistante à l'Université Paris 5) ainsi que E. de Margerie (DEA de Paléontologie, Montpellier) ont rejoint l'équipe comme doctorants.

## II. Activités de recherche 2000-2001 et travaux en cours.

### 1. *Ontogenèse squelettique et adaptations biomécaniques de l'os*

Il s'agit d'une question récurrente en biologie du squelette : celle de l'influence des contraintes physiques sur les tissus osseux (« Loi » de Wolff). Toutefois le retentissement des contraintes biomécaniques sur les microstructures osseuses est autant envisagé par nous, à la suite de nos contacts avec le professeur Denis Carter (Stanford) (voir Annuaire 1998-99, pp. 515-517) comme une « mécanobiologie » s'intégrant à l'ontogenèse squelettique plutôt que comme une « biomécanique » constatant seulement *a posteriori* l'existence d'une relation structuro-fonctionnelle (adaptation) du squelette adulte.

*1-1. Croissance, mécanomorphose et adaptation du squelette avien aux contraintes mécaniques* (J. Castanet, J. Cubo, E. de Margerie et collaborations A. Abourachid, J.-P. Gasc, S. Renous, P. Picq)

Les contraintes biomécaniques produites par l'activité locomotrice provoquent des déformations réversibles dans le tissu osseux. Au cours de la marche bipède, par exemple, chaque phase d'appui entraîne des déformations en tension et en compression des os. Ces déformations sont petites et sans risque de rupture de l'os à court terme. Il a pourtant été montré que ces contraintes peuvent provoquer des microfractures intra osseuses et l'on a suggéré que le remaniement Haversien pourrait constituer un mécanisme de réparation de ces microfractures. Cependant, les relations entre distribution des déformations mécaniques et distribution des microfractures et du remaniement Haversien n'ont pas été étudiées de manière quantitative, ce qui constitue un premier objectif de travail.

L'approche expérimentale mise en œuvre est la suivante (J. Cubo, E. de Margerie, travail en cours) : Pour établir les relations quantitatives entre déformations



mécaniques, apparition des microfractures et réparation de celles-ci par l'intermédiaire du remaniement Haversien, nous essayons d'altérer expérimentalement le patron locomoteur normal d'animaux adultes. Le canard colvert (*Anas platyrhynchos*) a été choisi comme modèle expérimental. Des individus sont chargés artificiellement. Les contraintes physiques et la fatigue mécanique supplémentaire engendrées au cours de tests standardisés de marche bipède effectuée sur tapis roulant sont quantifiées en utilisant des jauges de contrainte (petits capteurs qui s'insèrent sur l'os pour enregistrer des déformations) *in vivo*, couplées à l'analyse par vidéocinéroradiographie, (en collaboration avec l'Équipe « Locomotion » de l'UMR (A. Abourachid) et avec Pascal Picq (Collège de France) pour les jauges de contrainte). En outre, nos études en cours (E. de Margerie) sur la microstructure osseuse et la résistance à la fatigue mécanique d'une série de croissance de canard colvert (*Anas platyrhynchos*) devraient permettre d'élucider en partie la signification adaptative des microstructures osseuses en termes de résistance à la fatigue mécanique, dans le cadre de la mise en place de telles structures au cours de l'ontogenèse.

*1-2. Aspects de la biologie des tissus osseux hyperdenses* (L. Zylberberg et V. de Buffrénil)

Pour déterminer si la réduction de la trame collagénique est une constante des tissus hyperminéralisés et quels sont les processus qui sont à l'origine de cette diminution de la fraction organique, nous avons effectué l'analyse ultrastructurale de bulles tympaniques de dauphin. Des prélèvements ont été effectués au cours de la vie fœtale : embryons de 42 cm à 96 cm (juste avant la naissance) et chez l'adulte. Le tissu osseux formant les bulles tympaniques est un os primaire qui une fois mis en place n'est pas soumis au remaniement comme l'était celui du rostre. Néanmoins, nous avons pu constater une raréfaction de la trame organique : fibrilles de collagène plus fines formant un réseau plus lâche que dans le tissu osseux voisin pris comme référence. Des images de déstructuration des fibrilles ont été observées. La production de fibrilles de très petit calibre par les cellules osseuses a pu être également observée, suggérant une particularité des mécanismes de synthèse de ces cellules. Il serait intéressant de connaître la nature des types de collagènes fibrillaires produits en ayant en mémoire que le collagène de type V présent dans l'os est également un modulateur du calibre des fibrilles de collagène. Malheureusement l'état de conservation du matériel n'a pas encore permis ces analyses. Quoi qu'il en soit, l'augmentation du degré de minéralisation osseuse modifie les propriétés physiques de ce tissu ce qui pourrait favoriser la propagation des sons dans les bulles tympaniques de ces mammifères aquatiques.

## 2. Histologie osseuse comparée

2-1. *Évolution du dermosquelette* (F. Allizard, S. Delgado, H. Francillon-Vieillot, M. Laurin, F.-J. Meunier, J.-Y. Sire et L. Zylberberg)

Dans le cadre de l'inventaire général du revêtement écailleux des Ostéichthyens, auquel l'équipe participe depuis longtemps, une étude comparative des écailles élasmoïdes des Gadiformes a été entreprise (Khemiri *et al.*, 2001). Ce travail montre que malgré une grande diversité d'apparence : forme, taille, ornementations de surface, les écailles élasmoïdes des Gadiformes ont un plan d'organisation très constant où se retrouve la présence de trois couches superposées classiques de l'écaille élasmoïde (voir ci-dessous). Le nombre de caractères des écailles par rapport au nombre de taxons pris en compte ne permettent pas d'établir une phylogénèse de ce groupe à partir des écailles, néanmoins, ce travail a permis de tester certaines hypothèses fondées sur d'autres caractères que les écailles concernant l'appartenance de certaines familles à ce groupe de téléostéens. (F.-J. Meunier, L. Zylberberg, S. Khemiri, M. Laurin).

Les tubercules présents dans le tégument du turbot (*Psetta maximus*) avaient été décrits comme des pièces osseuses, or l'étude ultrastructurale a montré que ces tubercules en forme de cônes sont composés des trois couches caractéristiques des écailles élasmoïdes. Au début de leur développement ces tubercules ont une forme et une organisation analogues à celles des écailles élasmoïdes usuelles. L'épaississement progressif de la plaque basale plus important dans le centre qu'à la périphérie survient secondairement et l'organisation tridimensionnelle des fibrilles de collagène diffère de celle d'une écaille élasmoïde typique (F.-J. Meunier et L. Zylberberg).

Nous avons montré récemment l'existence de denticules dermiques, éléments homologues aux dents mais qui se forment à l'extérieur de la cavité buccale, dans une quatrième lignée de poissons téléostéens, les athériniformes du genre *Atherion* (J.-Y. Sire et coll.). L'étude comparative morphologique, structurale et développementale des denticules extra-buccaux, à laquelle s'est ajoutée une étude phylogénétique, a révélé que ces denticules sont apparus indépendamment dans au moins 4 lignées de téléostéens. Ces denticules ne dérivent pas des odontodes du squelette dermique post-crânien ancestral mais ce sont simplement des dents qui se forment à des positions ectopiques, probablement à la suite d'un « accident » développemental. Ces denticules auraient été sélectionnés au cours de l'évolution car ils jouent vraisemblablement un rôle hydrodynamique (Sire, 2001 ; Sire & Allizard, soumis).

De plus, nous avons, en collaboration avec J. Daget et M. Gayet, publié un article de synthèse sur les données que nous avons obtenues ces dix dernières années sur les écailles des Polyptéridés actuels et fossiles (Daget *et al.*, 2001).

Nos études comparatives des écailles des Actinoptérygiens ont révélé un unique plan d'organisation avec la présence de trois couches superposées de tissus minéralisables. Chaque couche a une structure caractéristique avec un mode de minéralisation qui lui est propre. Néanmoins, les différences de répartition et de développement de ces trois couches donnent naissance à une étonnante multiplicité d'architectures et de formes qui seraient plutôt en rapport avec les contraintes mécaniques, bien qu'un « signal phylogénétique » ne puisse être exclu à ce niveau.

*2-2. Dynamique de la croissance osseuse et squelettochronologie (V. de Buffrénil, J. Castanet, H. Francillon-Vieillot et F.-J. Meunier)*

Les recherches dans ce domaine sont poursuivies tant sur le plan fondamental qu'au niveau des applications.

Aspects fondamentaux : la question générale est celle de la signification et partant, du déterminisme des microstructures osseuses et de leur diversité au sein des Vertébrés, tétrapodes en particulier. Ce déterminisme apparaît comme multifactoriel, à la fois d'origine génétique et épigénétique. Il semble procéder d'une série de « trade-off » adaptatifs dont la somme s'exprime dans des « patterns » évolutifs. Déchiffrer ce déterminisme complexe revient à en inférer les causes à partir des conséquences, ici les microstructures et leurs répartitions anatomiques, ontogénétiques et phylogénétiques. Cette approche constitue un outil d'une puissante valeur heuristique, permettant l'acquisitions d'informations dans des domaines variés de la biologie des organismes et des populations (écodémographie, trajectoires ontogénétiques, physiologie thermo-métabolique, biomécanique, process microévolutifs...). Il reste que la connaissance de ces différentes relations de cause à effets, plus ou moins en interaction, est encore insuffisante, reposant surtout sur des études comparatives et qualitatives. Des études expérimentales doivent impérativement venir en complément des précédentes pour aboutir à une compréhension globale de la signification de l'histodiversité des tissus minéralisés en général, et de l'os en particulier.

A l'occasion de la table ronde : « Méso- et Microstructures : des caractères systématiques ou fonctionnels ? » (SFS-Collège de France, octobre 2000), J. Castanet, J. Cubo et E. de Margerie ont présenté une première synthèse confirmant à l'aide de données qualitatives, quantitatives et statistiques (test de Mantel), que l'organisation des os à l'échelle histologique, en particulier la densité de leur vascularisation, est bien davantage l'expression de contraintes ontogénétiques (taille spécifique, vitesse et durée de croissance), biomécaniques et aussi physiologiques, que le résultat d'une histoire phylogénétique, donc de l'appartenance à un taxon donné.

Aspects appliqués. Divers travaux récents de squelettochronologie, parus ou sous presse, la plupart en collaboration, ont été réalisés chez des amphibiens (Salamandridés, Pléthodontidés, Bufonidés) et Reptiles (Varans).

2-3. *Paléohistologie* (V. de Buffrénil, M. Laurin, Fr. Meunier et A. de Ricqlès)

La microstructure des os longs des tétrapodes semble contenir une information de nature « écologique », exprimant avec plus ou moins de précision le mode de vie (terrestre, amphibie ou aquatique) des organismes. Dans le but d'extraire et de valider cette information, nous développons (M. Laurin, A. de Ricqlès, coll. M. Girondot, S. Steyer) un logiciel permettant d'extraire un profil de compacité (selon un modèle mathématique comportant quatre paramètres) à partir d'images numérisées de sections transversales d'os longs. Une analyse préliminaire sur 24 taxons actuels (lissamphibiens et amniotes) confirme nos résultats préliminaires selon lesquels certains des paramètres du profil de compacité reflètent le mode de vie.

Par ailleurs, à la suite de la description (M. Laurin, R. Soler-Gijón) du plus ancien stégocéphale de la péninsule ibérique, nous nous intéressons au problème de l'Évolution de la tolérance osmotique des stégocéphales. Le fossile représente un nouveau taxon se plaçant près de la base du groupe des temnospondyles. Le site fossilifère d'où il provient était probablement un environnement côtier. Ce nouveau temnospondyle devait donc tolérer l'eau salée. Une revue de la littérature suggère que la tolérance à l'eau salée était répandue parmi les anciens stégocéphales et que l'intolérance à l'eau salée caractéristique de la plupart des amphibiens actuels est une autapomorphie du taxon Lissamphibia.

La paléohistologie des Archosaures (A. de Ricqlès) fait toujours l'objet de travaux en collaborations. Les études récemment publiées et en cours portent sur des embryons de Théropodes du Jurassique du Portugal (coll. Ph. Taquet, M. Telles Antunes et O. Mateus), les « petits » Archosauriens et les Achosaires du Trias et enfin sur l'histologie de l'oiseau primitif *Confuciusornis* (coll. K. Padian et J. Horner). Par ailleurs, un premier examen histologique du Varanidé fossile géant *Megalanía* a été entrepris (V. de Buffrénil et A. de Ricqlès), pour comparaison avec les « stratégies de croissance » respectivement développées chez les varans actuels (squelettochronologie : V. de B.) et les archosaures actuels (crocodiles : V. de B.) et fossiles (dinosauriens : A. de R.).

2-4. *Recherche d'une « composante phylogénétique » de l'histologie osseuse* (M. Laurin, J. Cubo, E. de Margerie).

Il est généralement admis que deux espèces étroitement apparentées ont une très large portion du génome en commun, puisqu'elles descendent d'un ancêtre commun proche et, en conséquence, il est probable que leurs phénotypes soient plus similaires entre eux qu'avec une troisième espèce phylogénétiquement plus éloignée. Est-ce le cas pour la présence et la distribution du remaniement Haversien, pour l'absence/présence de vascularisation osseuse et pour d'autres caractères microstructuraux osseux ? Nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle, au sein des tétrapodes, les caractères microstructuraux des tissus osseux endosquelettiques sont surtout déterminés par des contraintes fonctionnelles, ont un

déterminisme largement épigénétique et que, en conséquence, ils ne renfermeraient que peu ou pas d'information phylogénétiquement pertinente. Des résultats préliminaires relatifs à la densité de la vascularisation des os des oiseaux semblent corroborer cette hypothèse. Pour tester celle-ci, nous tentons de quantifier les effets phylogénétiques sur les caractères microstructuraux osseux chez des nombreux taxons grâce au test de Mantel. Cette méthode compare, pour un ensemble d'espèces, la dissemblance morphologique entre chaque paire d'espèces avec la distance phylogénétique (mesurée indépendamment) qui les sépare.

### **3. Matrices extracellulaires et interactions épidermo-dermiques**

(J.-Y. Sire, S. Delgado, T. Davit-Béal, A. Quilhac, L. Zylberberg, Fr. Allizard et collaborations)

Cette thématique concerne pour l'essentiel le problème de l'Évolution et du développement du squelette dermique chez les vertébrés de grade ichthyen. Elle s'appuie sur des études comparatives réalisées à différents niveaux de l'intégration organique (morphologique, tissulaire, cellulaire et également moléculaire). Cette recherche est fondée sur une connaissance préalable approfondie de la structure et de l'organisation des tissus du squelette dermique, aussi bien chez les vertébrés actuels que fossiles. En raison de la répartition des recherches à divers niveaux d'intégration, il y a lieu de s'appuyer sur un grand nombre de techniques utilisées chacune en fonction du niveau étudié.

Notre recherche concerne aussi bien l'évolution des « patterns » (voir ci-dessus : 2-1) que celle des « process » évolutifs et développementaux.

La thématique générale que nous nous sommes fixée est d'essayer de répondre aux questions suivantes :

(1) quelle est l'origine évolutive des tissus qui composent le squelette dermique des vertébrés et, plus particulièrement, celle de certaines protéines spécifiques des tissus dentaires, dentine et émail ?

(2) quelles modifications des processus de développement (et de leur contrôle génétique) peuvent être responsables de la diversité actuelle du squelette dermique ?

#### **3-1. Mécanismes de développement dans le squelette dermique et quelques aspects de leur contrôle génétique** (F. Allizard, J.-Y. Sire et collaborations)

En collaboration avec le Prof. A. Huysseune (Gand, Belgique), nous avons proposé un article de synthèse rassemblant tous les résultats connus à ce jour sur le développement des divers éléments du squelette dermique (dents, écailles, rayons des nageoires, os dermiques du crâne et plaques osseuses, ...) des « poissons » (Sire & Huysseune, soumis). Nous venons également de soumettre un travail sur la comparaison du développement de deux os différents du squelette crânien du poisson zèbre, *Danio rerio* : le maxillaire, purement dermique, et le

basioccipital qui comporte un initium cartilagineux (Verreidjt *et al.*, soumis ; et poster au congrès TMD2001).

Des résultats d'expérimentations *in vitro* sur le développement des dents du poisson zèbre et d'un poisson cichlidé sont également en cours de publication (Van der Heyden *et al.*).

Enfin, nous travaillons actuellement (collaboration avec M.A. Akimenko et A. Huysseune) sur l'expression de différents gènes du développement lors de la formation (ou la régénération) des nageoires, des dents et des écailles. De nombreux résultats ont été obtenus et sont en cours de publication.

### 3-2. *Évolution moléculaire et expression de gènes impliqués dans la squelettogénèse* (S. Delgado, T. Davit-Béal, J.-Y. Sire et collaborations)

#### Étude évolutive et phylogénétique de l'amélogénine chez les vertébrés

Cette étude s'inscrit dans un projet plus général et plus vaste visant à définir clairement l'homologie éventuelle entre l'émail « vrai » (ectodermique) recouvrant les dents des tétrapodes et la ganoïne des écailles de polyptère, l'émailloïde des dents de certains Ostéichtyens et enfin certains tissus hyperminéralisés recouvrant les éléments du dermosquelette de type « écailleux » de certains tétrapodes non mammaliens, mais aussi, en particulier, l'écaille élasmoïde de certains téléostéens, selon une hypothèse proposée dans notre équipe par J.-Y. Sire.

Dans le cadre de leur thèse de doctorat, S. Delgado et T. Davit-Béal s'intéressent à l'évolution du gène de l'amélogénine, protéine principale de l'émail des dents de mammifères. S. Delgado étudie l'amélogénine des squamates (lézards, serpents), alors que le travail de T. Davit-Béal concerne les amphibiens (grenouilles et salamandres). Nous avons cloné et séquencé le gène de l'amélogénine chez 10 espèces de lézards et de serpents (en collaboration avec le Prof. Ishiyama, Niigata, Japon) et chez un crocodile. Ces séquences vont nous permettre, dans un premier temps, d'étudier l'évolution du gène de l'amélogénine chez les squamates puis, en ajoutant dans la comparaison les séquences connues de mammifères et de crocodiles, nous pourrons étudier l'évolution du gène chez les amniotes (Delgado *et al.*, comm. orale au TMD2001).

L'expression du gène de l'amélogénine est en cours d'étude lors de la formation de l'émail chez un lézard, *Chalcides viridanus*, chez lequel ce gène a été séquencé entièrement. L'expression de l'amélogénine sera suivie tout au long de l'amélogénèse par hybridation *in situ* sur coupe (collaboration avec M.-L. Couble à Lyon). Nous préparons également des anticorps dirigés contre cette protéine (collaboration avec A. Nanci à Montréal) et nous espérons pouvoir très prochainement étudier l'expression à la fois du gène et de sa protéine lors des différentes étapes de l'amélogénèse chez ce reptile et comparer ces résultats avec ce que l'on connaît pour l'émail de mammifère. De plus, à l'aide de ces mêmes techniques, nous voulons aussi vérifier si l'amélogénine est présente dans la partie

superficielle des ostéodermes dont le développement est en cours d'étude chez *Chalcides*.

Nous venons de soumettre un article sur la dentition de *Chalcides*. Ces résultats nous permettent à présent de mieux évaluer les positions où se trouvent les dents en développement (Delgado *et al.*, soumis).

L'étude comparative du gène de l'amélogénine (ou de certaines régions du gène), confrontée à une phylogénie indépendante, devrait permettre d'évaluer le niveau optimal de « pertinence systématique » de cette molécule (Delgado *et al.*, Congrès TMD2001).

Enfin, à la suite d'une recherche comparative parmi les séquences publiées dans les banques d'ADN, nous avons pu mettre en évidence que l'un des exons (codant pour le peptide signal) du gène de l'amélogénine dérive probablement d'une duplication d'un exon (peptide signal) du gène codant pour la protéine SPARC (ostéonectine) (collaboration avec M. Girondot à Orsay). La date de cette duplication a été estimée à environ 630 millions d'années (voir Annuaire 1999-2000, p. 525). Si l'amélogénine est bien spécifique de l'émail (et des vertébrés), ce résultat signifierait que l'émail serait apparu bien plus tôt que ce que l'on pensait à partir des données paléontologiques (Delgado *et al.*, 2001).

### 3-3. *Contrôle cellulaire et moléculaire de l'ostéogenèse*

#### 1) Au sein de l'équipe Formations squelettiques

***Étude du fonctionnement des ostéoblastes*** (Alexandra Quilhac, Jacques Castanet, Jorge Cubo), voir Annuaire 1999-2000, p. 526.

#### 2) En collaboration

***Étude de la régulation de l'expression des gènes *Msx* et *Bmp* au cours de la formation des sutures crâniennes chez le poulet*** (A. Quilhac, en collaboration avec Anne-Hélène Monsoro-Burq, Laboratoire d'Embryologie Cellulaire et Moléculaire du Collège de France (Nogent-sur-Marne) dirigé par Nicole Le Douarin), voir Annuaire 1999-2000, pp. 526-527

***Pathologies du squelette ayant une origine génétique*** (L. Zylberberg, en collaboration avec Jacky Bonaventure Dr. CNRS, Service de Génétique Médicale, Chef de Service Pr. Arnold Munnich, Hôpital Necker — Enfants Malades, Paris).

La maladie des exostoses multiples est une affection qui se traduit par la présence d'excroissances osseuses dans la région juxta-métaphysaires des os longs. Deux gènes suppresseurs de tumeurs *EXT1* et *EXT2*, maintenant clonés, ont été impliqués comme responsables de cette maladie chez 80 % des patients. Ces gènes codent pour deux glycosyltransférases qui jouent un rôle essentiel dans la biosynthèse des héparansulfates. L'examen histologique et ultrastructural de la coiffe cartilagineuse de deux exostoses recueillies lors d'interventions chi-

urgicales révèle une matrice cartilagineuse très hétérogène ne contenant que très peu de chondrocytes dont la taille est souvent inférieure à celle de chondrocytes normaux au même stade du cycle cellulaire. Des fibrilles d'actine groupées en faisceaux anormalement nombreux et développés ont été mises en évidence dans les chondrocytes dans les exostoses et dans les cultures primaires issues des exostoses.

La mise en évidence de collagène de type I coexistant avec les collagènes de type II et X dans certaines parties cartilagineuses de l'exostose de même que la présence de phosphatase alcaline et la détection par immunocytochimie de l'expression d'ostéopontine dans 15 à 20 % des cellules suggèrent un processus de transdifférentiation de certains chondrocytes en ostéoblastes. L'analyse des protéoglycannes extraits de la région minéralisée révèle l'absence de décorine.

L'ensemble des résultats indique que des mutations des gènes *EXT* provoquent une initiation d'ossification endochondrale ectopique selon des processus qui ne sont pas exactement ceux trouvés dans un cartilage de croissance normal.

### *Publications scientifiques*

#### 2000 (suite)

Alcobendas, M. and **Castanet, J.** 2000. Life history patterns and evolution inferences in *Salamandra salamandra* from the Iberian peninsula : studies on bone growth. Herpetologica 56 : 14-26.

**Buffrénil, V. de** and **Castanet, J.** 2000. Age estimation by skeletochronology in the Nile monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species. Journal of Herpetology 35 : 414-424.

**Castanet, J.**, Pinto, S., **Loth, M.M.** et Lamotte, M. 2000. Age individuel, longévité et dynamique de croissance osseuse chez un amphibien vivipare *Nectophrynoides occidentalis* (Anoures Bufonidés). Ann. Sci. Nat. 21 : 11-17.

**Cubo, J.** and Casinos, A. 2000. Incidence and mechanical significance of pneumatization in the long bones of birds. Zool. J. Linn. Soc. 130 : 499-510.

**Cubo, J.** and Casinos, A. 2000. Mechanical properties and chemical composition of avian long bones. Eur. J. Morphol. 38 : 112-121.

**Cubo, J.** 2000. Process heterochronies in endochondral ossification. J. Theor. Biol. 205 : 343-353.

**Cubo, J.**, Fouces, V., Gonzalez-Martin, M., Pedrocci, V. and Ruiz, X. 2000. Nonheterochronic developmental changes underlie morphological heterochrony in the evolution of the Ardeidae. J. Evol. Biol. 13 : 269-276.

**Laurin, M.** 2000. Travaux récents sur l'évolution et la paléocécologie des stégocéphales. Bull. Soc. Herp. France. 96 : 25-37.



**Meunier, F.-J.** 2000. Morphologie et structure des écailles du poisson-chirurgien *Ctenochaetus striatus* (Quoy et Gaimard, 1825) (Teleostei, Acanthuridae). Bol. Museu Munic. Funchal (sous presse).

**Ricqlès, A. de** 2000. Le problème de l'origine des tétrapodes hier et aujourd'hui. Bull. Soc. Herp. France. 96 : 39-58.

Van Der Heyden, C., Huysseune, A. et **Sire, J.-Y.** 2000. Development and fine structure of pharyngeal teeth in juvenile zebrafish (*Danio rerio*) (Teleostei, Cyprinidae). Cell. Tiss. Res. 302 (2) : 205-219.

### 2001 & sous presse

Bruce, R., **Castanet, J.** and **Francillon-Vieillot, H.** 2001. Skeletochronological analysis of variation in age structure, body size, and life history in three species of Desmognathine. Herpetologica (sous presse).

**Castanet, J., Cubo, J.** and **Margerie, E. de.** 2001. Signification de l'histodiversité osseuse : le message des os. Biosystema 19 : 133-147.

Daget, J., Gayet, M., **Meunier, F.-J.** and **Sire, J.-Y.** 2001. Major discoveries on the dermal skeleton of living and fossil polypteriformes : a review. Fish Fisheries 2 : 113-124.

Horner, J.R., Padian, K. and **Ricqlès, A. de.** 2001. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs : developmental and behavioral implications for dinosaurs. Paleobiology 27 (1) : 39-58.

**Khemiri, S., Meunier, F.-J., Laurin, M.** and **Zylberberg, L.** Morphology and structure of the scales in the Gadiformes (Actinopterygii : Teleostei : Paracantopterygii) and a comparison to the elasmoid scales of other Teleostei. Cahiers de Biologie Marine 42 : 345-362.

**Laurin, M.** and Soler-Gijon, R. 2001. The oldest stegocephalian from the Iberian Peninsula : evidence that temnospondyls were euryhaline. CR Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences, 324 : 495-501.

Miaud, C., Riberon, A., **Castanet, J.**, Andreone, F., **Francillon-Vieillot, H.**, Guyétant, R. 2001. Age, size and growth in two populations of the viviparid salamander *Salamandra lanzai* (Amphibia, Urodela) under contrasting weather conditions. J. Zool. 254 : 251-260.

Otto, M. and **Laurin, M.** 2001. Taxonomic note on osteostracan tesserae from the Baltic Middle Devonian. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte 2001 (3) : 142-144.

Otto, M. and **Laurin, M.** 2001. Microanatomy of the dermal skeleton of *Balticaspis latvica* (Osteostraci, Middle Devonian). Journ. Vertebr. Paleont. 21 (1) : 186-189.

Padian, K., **Ricqlès, A. de** and Horner, J.R. 2001. Dinosaurian growth rates and birds origins. Nature 412 : 405-408.

Reisz, R.R. and **Laurin, M.** The reptile *Macroleter*, the first vertebrate evidence for correlation of Upper Permian continental strata of North America and Russia. *Bull. Geological Society of America* 113 (9) : 1229-1233.

**Ricqlès, A. de**, Mateus, O., Telles Antunes, M. and Taquet, Ph. 2001. Histomorphogenesis of embryos of Upper Jurassic Theropods from Lourinha (Portugal). *CR Acad. Sci Paris* (Ser. Sc. de la Terre), 332 : 647-656.

**Sire, J.-Y.** 2001. Teeth outside the mouth in teleost fishes. How to benefit from a developmental accident. *Evol. Dev.* 3 (2) : 104-108.

### *Participations à des congrès*

#### **2000** (suite)

Casinos, A., van der Meij, V. and **Cubo, J.** 2000. Athletic capability indicators in avian legs. Exeter Meeting of the Society for Experimental Biology, Canterbury, Royaume-Uni (communication orale : A. Casinos).

**Cubo, J.**, Casinos, A. 2000. Bipedalism in birds. Mechanics of leg bones. Liège ESCPB International Conference on Muscle, Movement, Contractility and Biomechanics, Liège, Belgique (communication orale : A. Casinos).

Curry-Rogers, K., **Castanet, J.**, **Cubo, J.** and Boisard, J.-J. 2000. How fast is fast ? Bone growth rate quantification in extant ratites and implications for dinosaurs. 60th Annual meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Mexico City, Mexico (poster), *Journ. Vertebr. Paleontol.* 20 (3, supplément).

**Girondot, M.\***, **Delgado, S.**, **Bonnaud, L.**, and **Laurin, M.** 2000. At the origin of amelogenin. 4th Enamel Conference, Chapel Hill, NC (invitation).

**Laurin, M.** 2000. Définitions phylogénétiques en paléontologie : avantages et inconvénients. Réunion Annuelle de la Société Française de Systématique, Collège de France, 17 octobre 2000 (abstract) (invitation).

**Laurin, M.\***, Steyer, J.-S., **Girondot, M.**, and **Ricqlès, A. de.** 2000. Early limb evolution : histological features and their relevance to the problem of the conquest of land by vertebrates. 60th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Mexico City, Mexico, *Journ. Vertebr. Paleontol.* 20 (3, supplément) : 53A (abstract).

**Ricqlès A. de**, Padian, K., Horner, J.R. 2000. Bone histological patterns of basal birds are better explained by changes in growth strategy than by physiology. (comm. orale A. de R.). 5th SAPE and Symposium on Jeol Biota, Beijing, mai-juin 2000. *Vertebrata Paleasiatica* 38 (Suppl.) : 26.

#### **2001 et sous presse**

**Cubo, J.**, Ventura, J. and Casinos, A. 2001. Digging mechanics and heterochrony in the northern water vole, *Arvicola terrestris*. Meeting of the Society for Experimental Biology, Royaume-Uni (communication orale : A. Casinos).

**Cubo, J.**, Ventura, J. and Casinos, A. 2001. Digging mechanics and heterochrony in the northern water vole, *Arvicola terrestris*. Meeting of the Society for Experimental Biology, Royaume-Uni (communication orale : A. Casinos).

**Castanet, J., Cubo, J. and Margerie, E. de.** 2001. Signification de l'histodiversité osseuse : le message des os. (Réunion Ann. Soc. Fr. Syst, Collège de France, 19 octobre 2000, comm. orale : J. Castanet), Biosystema 19.

**Delgado, S.**, Ishiyama, M., Mikami M., Imai A., Shimomura, H. and **Sire, J.-Y.** 2001. Evolutionary and phylogenetic analyses of amelogenin genes in amniotes. 7th Int. Conf. tooth Morphogenesis and Differentiation, Lalondes-les-Maures, France, juin 2001 (poster).

Van der Eyden, C., **Sire, J.-Y.** and Huysseune, A. 2001. In vitro odontogenesis in a polyphyodont species, the zebrafish (*Danio rerio*). 7th Int. Conf. tooth Morphogenesis and Differentiation, Lalondes-les-Maures, France, juin 2001 (poster).

Legeai-Mallet, L., Rossi, A., Bonaventure, J. and **Zylberberg, L.** 2001. Mutation du gène *ext2* associée à des anomalies des protéoglycannes et des collagènes dans la maladie des exostoses multiples. 10<sup>e</sup> réunion annuelle de la société Française du Tissu Conjonctif. Autrans, 22-24 mars 2001 (communication orale).

Legeai-Mallet, L., **Zylberberg, L.**, El-Ghouzzi, V., Benoist, C. et Bonaventure, J. 2001. Mutation du gène *ext2* dans la maladie des exostoses multiples associée à des anomalies des protéoglycannes et des collagènes. 4<sup>es</sup> Journées françaises de Biologie des tissus minéralisés. Strasbourg, 17-18 mai 2001 (communication orale).

Padian, K., Horner, J.R. and **Ricqlès, A. de.** 2001. Dinosaurian life history strategies : evidence of differential growth rates from bone histology. Soc. Integr. and Compar. Biol. (Chicago, January 2001, Comm. orale : K. Padian). Amer. Zool. : 40 (5).

### *Chapitres d'ouvrages*

#### 2000 (suite)

**Buffrénil, V. de** and Mazin, J.-M. 2000. What is an aquatic tetrapod ? In : Mazin, J.-M. and Buffrénil, V. de (eds), Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water. Pfeil Verlager, München. pp. 90-93.

**Laurin, M.** 2000. Seymouriamorphs. Pp. 1064-1080, in : Heatwole, H. and Carroll, R.L. (eds), Amphibian Biology. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

**Ricqlès, A. de** and **Buffrénil, V. de.** 2000. Heterochronic mechanisms in the return of the Tetrapods to aquatic life : where are we ? In : Mazin, J.-M. and Buffrénil, V. de (eds), Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water. Pfeil Verlager, München. pp. 289-310.

**2001 et sous presse**

**Ricqlès, A. de**, Padian, K., Horner, J.R. 2001. The bone histology of basal birds in phylogenetic and ontogenetic perspectives, In : New perspectives on the origin and early evolution of birds (J. Ostrom Feischrift. Vol.) J. Gauthier Edt., Yale Univ. Press, New Haven. (in press).

*Diffusion et valorisation des connaissances***2000** (suite)

**Meunier, F.-J.** In Memoriam : Yves François (1914-2000), Cybium 24 (4) : 317-318.

**Ricqlès, A. de.** 2000. Travaux de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme. Annuaire du Collège de France 1999-2000 : 511-535.

**Ricqlès, A. de** et Le Guyader, H. 2000. L'origine des innovations évolutives dans le règne animal, In Pour la Science (n° spécial Évolution, juillet 2000), pp. 20-26.

**Ricqlès, A. de.** 2000. Taxons, caractères et homologie. Biosystema 18 : 21-32.

**2001 et sous presse**

**Laurin, M.** 2001. L'utilisation de la taxonomie phylogénétique en paléontologie : avantages et inconvénients. Biosystema 19 : 197-211.

**Ricqlès, A. de.** 2001. Méso- et microstructures : des caractères systématiques ou fonctionnels ? Biosystema 19 : 125-131.

## ANNEXES

**I. Collaborations avec des chercheurs français et étrangers****2000-2001** (avant le 30 juin)

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

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

Dr **Ariane Burke** (University of 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).

Professeur **Dennis Carter** (Dept. of Biomechanical Engineering and Orthopaedics, Université de Stanford, Californie), Professeur invité au Collège de France, octobre-novembre 1998. Mécanobiologie et biomécanique osseuse.

Professeur **Jack Horner** (Dept. of Paleontology, Museum of the Rockies et Université du Montana, Bozeman, Mt.). 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 **M. Ishiyama** (Université de Niigata, Japon). Étude de l'évolution des gènes de l'amélogénine chez les squamates (J.-Y. Sire, S. Delgado).

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).

**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). Paléohistologie des Archosauriens (A. de Ricqlès).

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).

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

Dr **Martin Sander** (Université de Bonn, Allemagne). Paléohistologie des sauroptères (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), **M. O. Mateus** (Museo de Lourinha). Embryons de dinosaures du Portugal (A. de Ricqlès).

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

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

## II. Missions lointaines ou à l'étranger

### 2000 (suite)

**A. de Ricqlès** : Chine, mai-juin 2000 — Participation au 5<sup>e</sup> Congrès de la Society of Asian Paleontology and Evolution (SAPE) et au Symposium sur les « Jeol Biota » (Jurassique supérieur-Crétacé inférieur) ainsi que visite des gisements à vertébrés et Musées du Liaoning (Chine du Nord-Est).

Portugal, septembre 2000 — Mission avec le Professeur Ph. Taquet (une semaine) dans le cadre de la Convention de coopération franco-portugaise pour l'étude des gisements du Jurassique de Lourinha (embryons de dinosaures).

**J.-Y. Sire** : 1 mission d'une semaine à l'Université de Gand, Belgique, dans l'équipe du Prof. A. Huysseune. Financement : PICS (CNRS) et MCF (Belgique).

### 2001 (avant le 30 juin)

**A. de Ricqlès** : Université de Bonn, Allemagne, juin 2001 (4 jours, Invitation Chaire Curtius).

**J.-Y. Sire** : 1 mission d'une semaine à l'Université de Gand, Belgique, dans l'équipe du Prof. A. Huysseune. Financement : Accord de Coopération CNRS et MCF (Belgique).

## III. Directions de thèses

### 2001

**Delgado Sidney** (1998-2001) : Étude de l'expression du gène de l'amélogénine lors du développement des dents et des ostéodermes de reptiles. Direction : **J.-Y. Sire**.

**Khemiri Sana** (ENSA, Rennes) : Étude comparative de la structure des écailles chez les Gadiformes : intérêt systématique-phylogénétique. Co-direction : **L. Zylberberg** (Thèse de doctorat tunisienne en co-tutelle).

**Margerie Emmanuel de** (Paléontologie, Montpellier) : Différenciation histologique des os longs au cours de la croissance chez le canard en fonction des sollicitations biomécaniques. Direction : **J. Castanet**.

**Davit-Béal Tiphaine** (Assistante Dentaire, Université Paris 5) : Recherche du gène de l'amélogénine chez les amphibiens urodèles.

Direction : J.-Y. Sire

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

### 1. — DEUG :

**Carole Daffis** (BTS Chimie-Biologie de l'ENCPB) : Formation aux techniques de PCR. Tuteur **J.-Y. Sire** et **S. Delgado**.

**2. — Licence/Maîtrise ou assimilés :**

**Karine Amat** (Maîtrise, Paris 6) : Vascularisation osseuse et sa signification chez les oiseaux : aspects quantitatifs. Tuteurs **J. Castanet, J. Cubo**.

**Audrey Poirier** (Maîtrise, Paris 6) : Origine et évolution des oiseaux (stage biblio). Tuteur **J. Cubo**.

**Laura Billès** (Maîtrise, Paris 6) : Effet de la température sur la squelettogenèse chez le *Danio*. Tuteur **J.-Y. Sire**.

**3. — Stages de DEA :**

**Grégoire Vallin** (DEA Paléontologie, Montpellier) : Étude de *Microbrachis*, un tétrapode du Carbonifère d'Europe centrale. Tuteur **M. Laurin**.