

## Biologie historique et Évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

### ENSEIGNEMENTS

1. *Au titre du Collège de France*

**1.a. —Cours :** (10 heures)

*La conquête du milieu aérien par le monde animal (suite et fin).*

Les vendredis 7, 14, 21, 28 janvier et 4 février 2000.

**1.b. —Séminaire :** (10 heures)

*Autour des vertébrés volants ; aérodynamique, énergétique et évolution : quelques problèmes.*

I — Mercredi 2 février 2000 : Dr **Éric Buffetaut**, *Directeur de recherches au CNRS, Paris*

• **La radiation évolutive des Oiseaux du Crétacé.**

II — Vendredi 11 février : Dr **Peter Wellnhofer**, *Conservateur des Collections paléontologiques de l'État de Bavière, Musée de Munich*

• **Current discoveries on the Pterosaurs, their origin and their flight.**

III — Vendredi 18 février : Pr. **Jeremy Rayner**, *Université de Leeds, Grande-Bretagne*

• **Morphological diversity and evolution of birds and their flight.**

IV — Mercredi 23 février : Pr. **Jeremy Rayner**, *Université de Leeds, Grande-Bretagne*

• **Aerodynamics and energetics of flapping bird flight.**

V — Vendredi 25 février : **Jean Forestier**, *de l'Académie nationale de l'Air et de l'Espace*

• **Conclusions : Du vol animal au vol humain : Pertinence et limites d'un «modèle».**

Le séminaire venant cette année en complément et en illustration du cours, nous donnons ci-dessous un résumé synthétique de l'ensemble.

Si l'on excepte les mammifères volants, les lignées d'amniotes qui s'adaptèrent au vol sont des diapsides. Après une présentation « classique » sommaire de ce groupe l'année dernière, nous avons présenté la phylogénie des diapsides, telle qu'elle est actuellement comprise à la suite des analyses phylogénétiques modernes inaugurées par Jacques Gauthier à partir de 1984.

Aux Araeoscelidia, primitifs bien que formant sans doute un groupe naturel plutôt qu'un groupe-souche, s'opposent les Neodiapsida plus évolués et beaucoup plus diversifiés. On y distingue généralement deux grands ensembles évolutifs. D'une part, un ensemble présumé naturel des Archosauromorpha réunissant divers clades « mineurs » (Rhynchosaures, Prolacertiformes...) à côté des Archosaures. Ces derniers comprennent les Pseudosuchia (dont la lignée crocodylienne) et les Ornithosuchia (Dinosaures, Oiseaux). D'autre part, un ensemble des Lepidosauromorpha réunissant les clades des Younginiformes et des Lepidosauria, ces derniers encore bien représentés dans la nature actuelle par les Squamates (Lézards et serpents).

Ceci posé, nous avons passé en revue les divers rameaux évolutifs connus pour avoir différencié des adaptations au vol.

Les « lézards planeurs » du Permien, connus de Madagascar (« *Daedalosaurus* ») et d'Europe (« *Weigeltisaurus* »), ont posé depuis leur découverte au début du siècle de multiples problèmes d'interprétation, reflétés par une histoire taxinomique particulièrement complexe. (On les rapporte à présent au Genre *Coelurosauravus*). L'interprétation la plus récente fait de leur système de voilure une néomorphose très différente du « modèle *Draco* » qui a longtemps servi à les reconstituer. Phylétiquement, il s'agit d'un rameau primitif, n'ayant pas encore tous les caractères des Néodiapsides mais montrant plus d'affinités avec les Lépidosauromorphes qu'avec les Archosauromorphes.

Les « lézards planeurs » du Trias supérieur d'Europe (*Kuhneosaurus*) et des États-Unis (*Icarosaurus*), très différents des précédents, ne sont pas d'avantage des lézards véritables, bien qu'on les ait classiquement interprétés comme des Squamates primitifs. L'adaptation au vol est comparable à celle des *Dracos* actuels (côles allongées tendant une surface portante). Il s'agit bien de Néodiapsides incontestables, mais dont la situation phylogénétique demeure indécise au delà. Ces Kuehnéosaurides constituent une radiation indépendante préfigurant dès le Trias supérieur la condition streptostylique (os carré mobile) qui se retrouvera chez les Squamates.

Nous avons détaillé l'état actuel des connaissances concernant un certain nombre de fossiles énigmatiques, certains incontestablement engagés dans une adaptation originale au vol, d'autres considérés par divers auteurs comme proches de l'origine des oiseaux, ou illustrant une étape initiale de leur évolution. *Sharo-*

*vipteryx* (« *Podopteryx* ») du Trias supérieur du Ferghana, est le seul vertébré connu pour avoir une surface portante principale associée au membre postérieur. Toutefois le contrôle du vol parachutal devait faire intervenir une petite surface auxiliaire associée au membre antérieur. C'est un diapside primitif à rapprocher soit des Lepidosauromorphes, soit des Prolacertiformes au sein des Archosauromorphes. *Longisquama*, des mêmes gisements, se signale par ses curieuses phanères assimilées parfois à des « protoplumes » (voir ci-dessous, leçons du Professeur Maderson). La présence d'une fourchette, si elle se confirme, pourrait déjà situer ce fossile parmi les Dinosaures Théropodes Tétanurés, plutôt que parmi les diapsides primitifs. Ainsi, bien que ce fossile soit classiquement utilisé comme une « machine de guerre » contre l'hypothèse d'une origine dinosaurienne des oiseaux, il pourrait au contraire appuyer cette dernière quand il sera plus complètement connu. *Megalanacosaurus*, autre fossile triasique (Norien d'Italie du nord) parfois présenté comme un ancêtre direct des oiseaux, est un néodiapside très spécialisé pouvant se situer en position de groupe-frère des Archosauromorphes. Il en va de même de *Cosesaurus* du Trias de Catalogne, se situant au sein des Prolacertiformes. Au delà de quelques ressemblances superficielles, ces taxons ne partagent pas de synapomorphies particulières avec les oiseaux.

Le cas de *Protoavis* du Trias du Texas prête également à controverse et il conviendra d'attendre des descriptions contradictoires du matériel pour que sa signification puisse être véritablement établie.

Le clade des Ptérosaures a été passé en revue en détail, avec de nombreux aperçus sur le développement historique de la découverte et de l'interprétation de ces organismes extraordinaires, également évoqués par le Professeur P. Wellnhofer, lors du séminaire. Bien qu'une origine de cette lignée au sein des Archosaures Ornithosuchidés du Trias soit classique, faisant des Ptérosaures le « groupe-frère » des Dinosaures (et des Oiseaux), cette interprétation est fortement contestée par divers chercheurs qui « enracinent » les Pterosaures à des niveaux variés au sein des Diapsides basaux.

Le problème de l'origine des oiseaux est depuis une vingtaine d'années l'objet d'une controverse internationale acharnée. Une opinion sans doute actuellement majoritaire situe cette origine au sein des dinosaures théropodes. Une autre récusé tout lien phylogénétique étroit avec les théropodes et considère que les oiseaux forment dès le Trias une lignée indépendante, s'enracinant au sein d'Archosaures, ou d'Archosauromorphes primitifs, toutes les ressemblances avec les théropodes n'étant que des convergences. Jusqu'à un passé récent, les arguments paléontologiques se réduisaient, pour l'essentiel, à l'analyse d'*Archaeopteryx*, un fossile du Jurassique supérieur, connu à sept exemplaires, et unanimement considéré comme un oiseau très primitif. Toutefois, au-delà des données positives, nous avons essayé de faire comprendre à quel point la controverse s'enracinait dans des problèmes de méthode. Les tenants de l'hypothèse de l'origine dinosaurienne appliquent l'analyse phylogénétique des caractères (cladistique) et récusent a

*priori* tout « scénario » fonctionnel hypothétique à vocation explicative. Leurs adversaires récusent au contraire l'analyse des caractères et se fient à des scénarios pour essayer de comprendre comment les choses ont dû se passer.

Sur ces entrefaites, la découverte récente dans le Nord-Est de la Chine (Province du Liaoning) de nouveaux fossiles d'âge Crétacé inférieur associant à une ostéologie de dinosaures théropodes des traces de phanères assimilables à des « protoplumes » est venue constituer comme un « test » pour les hypothèses en présence, bien que la signification de ces fossiles soit vigoureusement contestée par les tenants de l'hypothèse d'une origine non-dinosaurienne des oiseaux. Ils ont tendancieusement utilisé à cet effet la malheureuse fraude journalistico-financière intervenue en 1999 à propos d'« *Archaeoraptor* ». Le problème de l'origine phylogénétique des oiseaux doit être séparé de celui de l'origine de la plume, et de celle du vol avien. Ce dernier aspect a été traité en détail par le Professeur J. Rayner lors du séminaire.

Il y a encore une vingtaine d'années, l'évolution initiale des oiseaux pendant le Crétacé était quasiment inconnue. Le Dr E. Buffetaut a montré, lors du séminaire, combien la situation avait changé. Les oiseaux du Crétacé sont désormais connus avec une grande diversité grâce aux gisements situés en Espagne, en Argentine, en Antarctique, en Mongolie et principalement en Chine, mais aussi en France. Toutefois, les données paléontologiques et moléculaires ne permettent pas encore d'affirmer si la plupart des grands groupes d'oiseaux modernes se diversifient dès le Crétacé, ou seulement à partir de l'Éocène. De même, le retentissement de « l'événement » fini-Crétacé sur le monde avien est encore l'objet d'interprétations très divergentes.

Pour conclure ces deux années de cours et le séminaire sur l'adaptation du monde animal à la locomotion aérienne, nous avons voulu réfléchir à la signification du « modèle » que l'animal volant, plus particulièrement l'oiseau, avait constitué pour l'homme. Il paraît incontestable que l'animal volant ait constitué de tous temps un modèle qui, de purement psychologique, onirique et abstrait au départ, s'est progressivement concrétisé en une « machine volante », d'abord imitation plus ou moins réaliste et efficace de la nature. Avec M. Forestier, nous avons rapidement retracé les étapes de cette évolution. Si les premières tentatives évoquent encore une « copie » plus ou moins directe, voire détaillée, du « modèle » oiseau (ou chauve-souris), les réalisations technologiques efficaces vont ultérieurement opérer une transposition pertinente, et non plus une copie non pertinente, du modèle. Au-delà des structures « anatomiques », cette transposition se poursuit encore, à un autre niveau, au travers des « boucles de pilotage » désormais informatisées autorisant morphologies et centrages intrinsèquement instables, ainsi que les êtres vivants volants les utilisent depuis des centaines de millions d'années.

**1.c. — Professeur invité du Collège de France au titre de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme (automne 1999) : Professeur Paul Maderson (Department of Biology, Brooklin College of the City, University of New York)**

Dans ses leçons et séminaires au Collège de France, le Professeur Maderson s'est attaché à donner un éclairage transdisciplinaire des recherches concernant l'évolution du système tégumentaire (la peau elle-même et ses productions telles que les plumes) chez les vertébrés.

Lundi 20 septembre 1999 : « *Strategy and tactics in the evolution of the vertebrate integument* ».

Nos connaissances sur le tégument se sont considérablement enrichies au cours des vingt-cinq dernières années du fait de programmes de recherches très variés. L'étude comparative de la peau chez les vertébrés actuels adultes et chez quelques formes fossiles révèle une extrême diversité. Celle-ci peut se comprendre en partie par l'analyse des fonctions tégumentaires, à l'interface de l'organisme et de son environnement, ou bien, d'un tout autre point de vue, en considérant les diverses modalités de développement responsables de la différenciation des phénotypes cutanés adultes.

Les idées générales découlant de la combinaison de ces deux voies d'analyse conduisent à identifier, d'une part, des niveaux d'organisation caractéristiques de taxons de hauts niveaux (« stratégies ») au sein desquels s'observent, d'autre part, des morphologies particulières reflétant des adaptations spécifiques (« tactiques »).

L'identification de ces niveaux facilite les échanges interdisciplinaires et révèle certains « points chauds » nécessitant de nouvelles recherches.

Ces principes ont été illustrés à partir de divers exemples tels que (a) la variabilité d'expression des tissus dentaires dans le tégument des vertébrés aquatiques de grade ichthyen, (b) les changements tégumentaires intervenant dans la transition « poissons »-tétrapodes, (c) la nature de la barrière prévenant la perte d'eau en environnement terrestre et (d) l'identification des contraintes de développement rendant compte des ressemblances remarquables des follicules produisant respectivement les poils ou les plumes.

Vendredi 22 septembre 1999 : « *The evolutionary origin of avian feathers* ».

Comme les seules données anatomiques et de biologie du développement sont insuffisantes pour pouvoir discuter de plausibles intermédiaires entre une peau reptilienne ancestrale produisant des écailles et une peau avienne évoluée produisant des phanères (plumes), il faut enrichir les données par des informations concernant tant le remplacement tissulaire chez les sauropsidés actuels que les mécanismes généraux de la morphogenèse de la peau chez les amniotes. En

combinant les données du développement au sens large avec des considérations sur les fonctions biologiques indispensables du tégument, il est possible d'évaluer les tendances structuro-fonctionnelles principales intervenues au cours de l'évolution générale de la peau. De nouvelles données sur les plumes montrent la conservation de la synapomorphie des sauropsides concernant l'alternance verticale de kératogénèses alpha et bêta. L'identification de fonctions qui ont dû être obligatoirement maintenues au cours de l'évolution révèle les contraintes qui ont nécessairement dû s'exercer sur les morphologies tégumentaires hypothétiques présentes chez des « proaviens ».

Le problème de l'origine de la plume est celui de l'émergence de formes complexes par modulation de mécanismes morphogénétiques. Les données actuelles ne permettent pas de proposer une séquence d'intermédiaires progressifs aboutissant au plumage avien. Cependant le cadre analytique proposé implique (a) qu'une « protoplume » et son follicule peuvent dériver le plus facilement à partir d'écaillés reptiliennes isolées, aplaties et allongées. (b) Il explique la diversification des catégories de plumes à partir d'une plume de contour « de base », ainsi que les ressemblances entre follicules pileux et plumeux. (c) Ce schéma révèle plusieurs contraintes de développement imposées aux structures que l'on peut proposer comme ancestrales à des plumes, qu'il s'agisse de constructions hypothétiques ou bien d'interprétations de structures fossilisées. Bien que les conclusions ci-dessus soient indépendantes de scénarios déjà proposés, elles s'accordent avec le modèle de Regal (1975) et avec les quelques données paléontologiques disponibles, en particulier chez « l'archosaurien basal » *Longisquama*.

Mercredi 13 octobre 1999 : « *Microscopes, cultures dishes, fossils and early terrestrial ecosystems : a multidisciplinary approach to the problem of the evolution of the mammalian pelage* ».

Malgré une excellente documentation sur les transformations ostéologiques qui se sont produites chez les synapsides « pré-mammaliens » pendant une centaine de millions d'années, et dont beaucoup sont volontiers interprétées comme manifestant l'émergence graduelle de l'endothermie, nous n'avons pas de documentation directe tant sur l'origine des poils eux-mêmes que du pelage mammalien à rôle thermorégulateur. On ne peut donc aborder ces deux problèmes qu'au travers de la construction de « scénarios » à vocation explicative, un exercice qui doit suivre de strictes règles de procédure. Les scénarios ne légitiment pas de « raconter des contes de fées » mais ils fournissent un point de vue pour réévaluer continuellement les données et identifier des lacunes significatives de nos connaissances.

À partir des données sur le développement et la morphologie fonctionnelle de la peau chez les amniotes actuels, le scénario proposé pour l'évolution tégumentaire des mammifères (Maderson 1972) impliquait que les poils dérivent de

mécanorécepteurs épidermiques qui auraient été originellement disposés régulièrement, mais en faible nombre, à la surface du corps. De tels « proto-poils » auraient joué un rôle critique dans les comportements thermorégulateurs chez les thérapside. Plus tard, il y aurait eu changement dans la compétence des champs de développement contrôlant la forme et la distribution des « proto-poils », produisant la répétition multiple des mêmes séquences morphogénétiques. Ainsi les organes sensoriels devinrent-ils assez nombreux pour constituer un pelage, dont les propriétés isolantes furent l'objet d'une sélection ultérieure.

De nouvelles recherches ont mis en lumière certaines faiblesses de ce modèle, concernant en particulier l'origine supposée de la multiplication des événements morphogénétiques et son avantage sélectif.

Diverses données paléoécologiques suggèrent que des écosystèmes continentaux grossièrement comparables aux actuels ne sont apparus qu'au trias inférieur, époque à laquelle les thérapside évolués ont réalisé une radiation évolutive majeure. D'autre part, la diversité morphologique des barrières cutanées s'opposant à la perte d'eau chez les amniotes actuels suggère que ces barrières ont évolué indépendamment dans les différents clades. Mais comme toutes ces barrières sont localisées dans des tissus épidermiques assez fragiles, elles doivent être protégées soit par des écailles (reptiles actuels) soit par des phanères (poils ou plumes). La démonstration récente qu'un déclic moléculaire simple contrôle la multiplication des follicules pileux suggère une nouvelle explication de l'origine du pelage et de son rôle initial dans l'évolution de la lignée mammalienne. Des organismes ancestraux à peau nue vivant initialement dans des environnements humides auraient utilisé une thermorégulation comportementale, comme le font actuellement de nombreux amphibiens anoures. L'invasion de nouveaux environnements continentaux plus arides et potentiellement desséchants a dû ensuite nécessiter que se différencie une barrière cutanée contre la perte d'eau, mais celle-ci n'aurait pu être efficace sans être protégée du contact abrasif de l'environnement. Chez les thérapside, une mutation génique produisant la multiplication des « protopoils » sensoriels aurait fourni la protection nécessaire et se serait rapidement répandue, favorisant la spéciation dans ces nouveaux environnements xériques. Cette nouvelle morphologie tégumentaire pileuse aurait constitué une pré- ou protodaptation au sens de Gans (1979), ultérieurement sélectionnée dans un contexte d'isolation thermique et conduisant en fin de compte à l'endothermie mammalienne.

Mercredi 20 octobre 1999 : « *The reciprocal Relationship between development and evolution* ».

Dans le renouveau actuel d'intérêt pour les relations entre développement et évolution, qui est le bienvenu, on considère généralement que ce sont les données de développement qui permettent de résoudre les problèmes évolutifs, mais la justesse de ce point de vue n'est pas garantie. Les questions de développement

concernent l'origine et le maintien d'organismes individuels, ou de leurs parties, au cours d'une génération alors que les problèmes d'évolution concernent l'origine des espèces ou des populations sur des durées géologiques. Des réponses à des problèmes particuliers de biologie du développement apparaissent parfois quand des données nouvelles sont placées dans un contexte évolutif. Réciproquement il arrive aussi que de nouvelles données sur le développement, ou leur interprétation, illumine un problème évolutif connexe. Ces relations réciproques peuvent être illustrées par l'histoire de nos idées sur la régénération.

Bien que l'absence de facultés régénératives chez l'homme soit connue depuis l'antiquité, la répartition phylogénétiquement sporadique des aptitudes régénératives est restée longtemps mystérieuse. Pendant les années soixante, bien que la biologie du développement ait mis en évidence que la régénération impliquait des événements du niveau moléculaire à celui de l'organe, elle ne permettait pas de comprendre pourquoi les facultés régénératives des organes étaient distribuées comme elles le sont, au plan systématique. « L'impératif utilitariste » de Goss postule que la sélection naturelle favorise l'expression de processus régénératifs seulement là et quand c'est nécessaire à la survie. Ainsi, pour permettre le fonctionnement permanent de ces processus, il faut que toutes les cellules impliquées soient capables « d'allumer » leurs constituants moléculaires *ad hoc*, que les tissus soient capables de remplacer périodiquement leurs cellules constitutives et que les organismes puissent réparer aux niveaux tissulaires ou organiques les lésions provoquées par les interactions avec l'environnement. Cependant, dans quelle mesure des organes peuvent être remplacés dépend (a) de la mesure dans laquelle le métabolisme de l'organisme le permet — il s'agit de contraintes biomécaniques et physiologiques, et (b) du niveau qualitatif et quantitatif de « perfection » indispensable quand il y a restauration d'une partie manquante.

Les prévisions de ce type d'hypothèse ont été confirmées expérimentalement par l'étude de la réparation intervenant après un grand nombre de types de traumatismes intéressant le tégument chez les lézards. Elle explique pourquoi la queue régénérée dans certaines espèces est pourvue d'un tégument si parfaitement conforme à l'origine que seule l'observation aux rayons X peut démontrer qu'il s'agit d'un régénérat.

Mercredi 27 octobre 1999 : « *New skins for old : the epidermis of snakes and lizards as a model for the study of cell and tissue renewal* ».

Quand un lézard ou un serpent mue, il abandonne dans l'environnement une structure complexe, une « génération épidermique » qui comprend six types différents de cellules synthétisant des kératines alpha ou bêta. La plus grande partie de cette génération épidermique se différencie pendant une phase de renouvellement cellulaire qui aboutira finalement à la mue. La fréquence des mues et la durée en jours de l'intermue varient de façon spécifique mais aussi individuelle. Les hormones hypophysaires et thyroïdiennes, agissant en interaction avec des fac-

teurs de l'environnement, humidité et température en particulier, allongent ou raccourcissent la phase de repos. Elles contrôlent ainsi l'expression périodique de la capacité intrinsèque de l'épiderme à réaliser des cycles de prolifération et de différenciation cellulaires au cours de la période génétiquement programmée de 14 jours constituant la phase de renouvellement cellulaire.

Les événements synchrones et intéressant tout le corps qui sous-tendent le phénomène de la mue et du remplacement épidermique chez les squamates diffèrent donc beaucoup de la « desquamation insensible » de la couche cornée de la peau des mammifères et des oiseaux. Quelle est la fonction de ce phénomène biologique unique ? Le nombre et la forme des écailles chez les squamates sont déterminés pendant l'embryogenèse. Cela implique que les écailles doivent grandir individuellement pour suivre la croissance corporelle générale. La couche superficielle de bêta kératine qui couvre la surface d'écailles imbriquées, et donc mobiles, est solide et protège à la fois l'organisme dans son ensemble et les tissus alpha-kératogéniques sous-jacents de l'écaille qui renferment la barrière cutanée contre la perte hydrique. Toutefois, cette couche constitue aussi une contrainte vis-à-vis de la croissance. Les événements moléculaires et cellulaires uniques qui caractérisent le cycle de régénération et de mue des squamates permettent à une « nouvelle peau », de surface totale supérieure à celle qu'elle remplacera, de se différencier sous cette dernière.

Mercredi 3 novembre 1999 : « *Epidermal glands in lizards : a model system for understanding the evolution of an endocrine target organ* ».

Contrairement aux généralisations de beaucoup de précis d'enseignement, la peau des lézards possède une série de différenciations holocrines et des travaux variés ont d'ailleurs bien montré l'importance que revêtent les communications sémiochimiques dans la vie de ces amniotes. Les glandes se répartissent en deux catégories générales. D'une part les « glandes génératives » qui peuvent être ainsi qualifiées car leurs produits de sécrétion ne sont que des parties modifiées des « générations épidermiques » fondamentales caractéristiques de l'épiderme des squamates, et car leur activité est synchronisée au cycle de mue. D'autre part les sécrétions produites par les glandes ou organes pré-anaux ont une cytologie bien différente de celle des « générations épidermiques » et leur production est sans rapport avec les cycles généraux du remplacement épidermique.

Un modèle morphologique a proposé de voir l'évolution des glandes cutanées des lézards selon une série linéaire de transformations : épiderme normal, glandes génératives, organes pré-anaux. Comme on savait que ces derniers sont impliqués dans les comportements reproducteurs, on a poursuivi des recherches concernant le rôle des hormones sexuelles dans leur contrôle. Les résultats expérimentaux obtenus chez diverses espèces de gekkos ont démontré que certains aspects de la cytodifférenciation des glandes génératives sont contrôlés par une interaction entre androgènes et le système autonome de signalisation intra-épidermique qui

contrôle par ailleurs les cycles de génération épidermique sur le reste du corps. En outre, tous les aspects de la prolifération et de la cytodifférenciation dans les glandes pré-anales sont bien sous le contrôle des androgènes. Bien que les détails anatomiques varient, les deux types de glandes sont présents dans la région abdominale postérieure chez certaines espèces réparties dans les principaux groupes de lézards. Comme des informations anecdotiques comparables à celles qui nous ont fait travailler chez les Gekkonidés existent dans tous ces groupes et suggèrent un rôle des androgènes dans le contrôle de l'activité des glandes pré-anales, nous étendons le champ systématique de nos recherches sur cette question, afin de tester l'hypothèse que les glandes tégumentaires des lézards sont apparues indépendamment dans diverses lignées.

Mercredi 10 novembre 1999 : « *Concluding remarks : from Aesculapius to Linnaeus to Alma Ata : three millenia of herpetodermatology* ».

De tous les systèmes organiques des vertébrés, le tégument peut être considéré comme le moins bien connu, spécialement chez les amphibiens et reptiles. Notre ignorance exige une explication, surtout si l'on remarque que la mue des serpents constitue la plus ancienne des observations herpétologiques. Elle s'incorpore au caducée d'Esculape, le symbole international de la réparation et de la régénération corporelle. Linné avait quelque mépris pour ses « Amphibia » et avait une vision très confuse de leurs structures tégumentaires, cela à un degré d'autant plus étonnant qu'il a été aussi le promoteur du décompte des écailles qui est encore actuellement un outil capital pour l'identification systématique des reptiles. L'éluclaidation progressive des grands traits de la phylogénie des vertébrés au cours du XIX<sup>e</sup> siècle dans le contexte intellectuel d'une vision « progressionniste » de l'évolution n'a fait que maintenir l'ignorance des amphibiens et reptiles, et de la biologie de leur tégument, durant des décades. Pendant les années soixante, les reptiles et amphibiens ont émergés comme objets d'études approfondies en zoologie académique avec le développement de l'écophysiologie. On a commencé à apprécier l'intérêt de modèles reptiliens spécialement pour l'analyse de la vie en conditions xériques extrêmes. Quand l'attention s'est concentrée sur leur tégument, l'étendue de notre ignorance s'est révélée mais de nouvelles approches techniques accroissent désormais chaque année notre compréhension de leur économie hydrique. Cependant, beaucoup de questions nouvelles se sont posées à la suite des nouveaux travaux descriptifs fondamentaux. Les adaptations arboricoles, l'origine glandulaire des substances sémiocchimiques et les organes sensoriels cutanés ne sont que trois exemples de la diversité des structures cutanées qui nécessiteront de futures recherches fonctionnelles. Beaucoup de biologistes spécialisés en herpétologie ont débuté leur carrière comme de jeunes amateurs. Peut être qu'ayant débuté en observant les animaux avec nos yeux d'enfants, sans l'entrave de dogmes et d'idées préconçues, nous sommes à présent mieux équipés pour voir les évidences. L'étude de la biologie tégumentaire des amphibiens et reptiles confirme l'adage que la beauté est à fleur de peau.

**1.d. — Conférencier invité du Collège de France au titre de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme : Professeur Hans-Christian Gunga (Département de Physiologie de l'Université de Berlin).**

*New data on Sauropods from Tendaguru (East Africa) and their physiological implications.* Conférence prononcée le 26 novembre 1999.

La physiologie des gigantesques dinosaures sauropodes, les plus grands quadrupèdes à mode de vie terrestre connus, fascine depuis longtemps les chercheurs comme le grand public. Les interprétations les plus divergentes ont été proposées. Pourtant, les contraintes structuro-fonctionnelles liées à la très grande taille corporelle retentissent sur tous les aspects de la biologie au sens large, de la morphologie à la structure des populations et des écosystèmes, en passant par la physiologie proprement dite (circulation, respiration, métabolisme, croissance...). Il devrait donc être possible de construire un « modèle physiologique » de sauropode, seulement fonctionnel dans d'assez étroites limites de plausibilité. Pour ce faire, la connaissance précise des données de base (dimensions et proportions exactes) est fondamentale car elle contrôle d'emblée les estimations « de premier ordre » (volume et masse) qui sont essentielles dans les calculs. Ceci a été obtenu par de nouvelles méthodes photogrammétriques appliquées au squelette monté de *Brachiosaurus* du Muséum de Berlin. À partir de ces données, les calculs démontrent la plausibilité d'un modèle de sauropode « pseudo-endothémique » à croissance rapide et à très fort impact sur l'environnement, très différent de « l'image d'Épinal » encore traditionnelle du sauropode « reptilien » bradymétabolique et largement aquatique.

**1.e. — Enseignements à l'étranger (A. de Ricqlès) : Department of Integrated Biology and Museum of Vertebrate Paleontology, The University of California at Berkeley (mars-avril 2000).**

Invité par le Miller Institute for Basic Research in Science de l'Université de Berkeley, j'ai donné dans le cadre du Département de Biologie intégrative et du Muséum de Paléontologie une série de conférences et séminaires sur la paléohistologie. J'ai en particulier traité (a) de la problématique générale et des spécificités techniques de la paléohistologie osseuse (10 mars), (b) des problèmes d'homoplasies histologiques lors du « retour à la vie aquatique » des tétrapodes terrestres (24 mars), (c) de l'évolution histologique des dinosaures (25 avril) et (d) de celle des Synapsides Permo-triasiques (28 avril). Par ailleurs j'ai donné une conférence sur la réception en France de la Théorie synthétique de l'Évolution, en écho de la série de conférences organisée au Collège de France l'année dernière (voir l'Annuaire 1998-99, pp. 518-520).

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

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

- Participations au 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).

### 2.b. — Divers

- Collège de France. Journées annuelles de la Société Française de Systématique (SFS) 22-24 septembre 1999 : Le concept de caractère en systématique, aspects théoriques et appliqués (co-organisation et conférence d'introduction).
- Palais de la Découverte, Paris. Participation aux journées de présentation aux Enseignants de l'Exposition sur les Dinosaures : 24 novembre 1999 et 26 janvier 2000.

A. de R.

## RECHERCHE

### I. — Généralités, statuts et situation institutionnelle (juin 2000)

L'UMR 8570 CNRS/MNHN/Paris 7 « Évolution et adaptations des systèmes musculosquelettiques » 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. Nous avons donné dans *l'Annuaire du Collège de France* 1995-96 (pp. 605-606) un bref panorama synthétique 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 *l'Annuaire* 1996-97 (pp. 564-571), 1997-98 (pp. 569-582) et 1998-99 (pp. 503-541) est repris ci-dessous, avec quelques modifications tenant compte de l'évolution des thématiques de recherche.

### II. — Activités de recherche 1999-2000 et travaux en cours

#### *Généralité : Phylogénèse, évolution et développement*

Comprendre la signification évolutive du développement relatif, de la structure et de la diversité tissulaire extrême des éléments squelettiques des vertébrés constitue notre sujet de recherche général et permanent. Dans ce vaste cadre, nous souhaitons utiliser, autant que possible et sans exclusives, toutes les techniques disponibles, aux divers niveaux d'intégrations pertinents.

Les données histologiques obtenues à partir d'approches diverses et complémentaires (expérimentales, comparatives, ontogéniques, paléontologiques...) sont

confrontées à des canevas phylogénétiques généralement obtenus de façon indépendante. L'optimisation des données histologiques sur le cladogramme permet de poser des hypothèses sur les « process » fonctionnels intervenus au cours de l'évolution tissulaire du squelette, et aussi de mettre en évidence les homoplasies (convergences, etc.) fréquemment intervenues au cours de celle-ci. Enfin, les approches comparatives et expérimentales concourent à affiner l'interprétation des relations structuro-fonctionnelles (notamment biomécaniques) intéressant ces tissus et d'aborder à leur sujet le problème des interactions génétique-épigénétique contrôlant la construction du phénotype fonctionnel.

N.B. : pour des raisons pratiques et de place, divers aspects de ce programme de recherche très général, bien que listés ci-dessous pour mémoire, ne feront pas l'objet d'un rapport spécifique cette année.

**1. — Influence des contraintes physiques sur les tissus osseux** (J. Castanet, V. de Buffrénil, L. Zylberberg, avec la participation de Jorge Cubo (chercheur en stage post doctoral) et d'A. Abourachid, (Équipe « locomotion » de l'UMR 85 70), (voir rapport 1998-99, p. 522).

## **2. — Histologie osseuse comparée**

**2.1. — Évolution du dermosquelette** (F. Allizard, V. de Buffrénil, S. Delgado, M. Girondot, H. Francillon-Vieillot, F.J. Meunier, J.-Y. Sire et L. Zylberberg)

L'inventaire (en cours depuis quelques années) de la diversité des tissus composant le squelette dermique sera complété par l'étude comparée (microscopie photonique et électronique, immunocytochimie, hybridation *in situ*) de divers types d'éléments dermiques chez diverses espèces de « poissons » et quelques tétrapodes possédant des revêtements dermiques. En particulier la participation de l'épiderme au dépôt d'une protéine de l'émail (l'amélogénine) sur les écailles, les scutes et les ostéodermes sera recherchée, respectivement, chez le poisson zèbre, chez un siluriforme cuirassé et chez des tétrapodes : un squamate et un crocodile. Ce dépôt, s'il existe, sera comparé à celui de l'amélogénine lors de la mise en place de l'émail dentaire. Cette étude, qui nécessite tout d'abord de cloner et séquencer le gène de l'amélogénine chez ces animaux, nous permettra d'étudier quelques aspects de l'évolution de ce gène et de son expression.

**2.2. — Dynamique de la croissance osseuse et squelettochronologie** (V. de Buffrénil, J. Castanet, H. Francillon-Vieillot et F.J. Meunier), (voir rapport 1998-99, pp. 523-525)

**2.3. — Paléohistologie** (V. de Buffrénil, M. Girondot, M. Laurin, F.J. Meunier et A. de Ricqlès)

Le projet sur la paléohistologie des os longs des stégocéphales progresse bien. Nous avons développé un modèle mathématique comportant quatre paramètres, et une analyse préliminaire sur 17 taxons actuels (lissamphibiens et amniotes)

suggèrent que deux de ces paramètres reflètent le mode de vie. Nous en avons tiré de premières hypothèses (encore préliminaires) sur le mode de vie d'une trentaine de stégocéphales anciens (du Dévonien au Trias) et effectué une reconstitution (également préliminaire) de l'histoire des conquêtes de l'environnement terrestre par les vertébrés.

Par ailleurs, l'investissement consenti depuis de nombreuses années dans des collaborations avec les États-Unis dans le domaine de la paléohistologie des dinosaures et des ptérosaures commence à se concrétiser avec la parution en 2000 de publications conséquentes dans ce domaine (travaux co-signés avec K. Padian (Berkeley) et J. Horner (Bozeman)).

Les travaux actuellement en cours portent sur la structure histologique « d'embryons » *in ovo* de dinosaures carnosauriens (Jurassique du Portugal) et d'Ornithopodes (Crétacé du Montana), par comparaison avec les stades de développement chez divers autres reptiles et oiseaux actuels et fossiles.

D'autres aspects de l'évolution histologique des Archosauriens sont simultanément abordés. Il s'agit (a) du développement des recherches avec Berkeley sur les archosauromorphes du trias et (b) de l'implication de l'histologie osseuse dans la controverse actuelle sur l'origine dinosaurienne des oiseaux, avec une analyse histologique en cours de l'oiseau Crétacé *Confuciusornis* des gisements du Liaoning (Chine).

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

Dans ce thème se rencontreront des études comparatives menées à la fois sur les *processus de développement* impliqués dans la mise en place (et/ou la régénération) de divers éléments du squelette dermique et sur la recherche de l'*origine évolutive des tissus composant le dermosquelette* des vertébrés actuels, et plus particulièrement les écailles. Le but principal sera de définir des homologies entre les différents tissus actuels et fossiles (lignes évolutives) et de mieux comprendre les changements dans les processus développementaux qui ont pu conduire à la transformation de ces tissus au cours de l'évolution.

Ces deux axes de recherche sont dans la continuité des études précédentes mais les techniques moléculaires devraient y prendre une plus grande importance.

Sur notre matériel expérimental privilégié, un poisson cichlidé et le poisson zèbre, nous pratiquerons des expérimentations *in vivo* et *in vitro* (régénération et développement des écailles, développement des dents) afin d'étudier le rôle de certains gènes impliqués dans les processus morphogénétiques (en collaboration avec des équipes belge et canadienne). Ces travaux seront complétés par l'étude du développement de la peau du poisson zèbre ce qui nous permettra de définir l'origine de tous les éléments (cellulaires et tissulaires) présents lors de la mise en place des écailles (en collaboration avec une équipe lyonnaise).

3.1. — *Interactions épidermo-dermiques au cours du développement* (J.-Y. Sire, F. Allizard, L. Bonnaud, S. Delgado, A. Quilhac)

L'étude des interactions épidermo-dermiques au cours du développement et de la régénération des écailles de Téléostéens a été poursuivie. (Alexandra Quilhac, Jean-Yves Sire).

Une série d'expérimentations est en cours afin de mettre en relation l'expression du gène *shh* et les processus morphologiques du développement et de la régénération des écailles chez le *Danio*.

Il est envisagé de publier en collaboration avec Marie-Andrée Akimenko (Canada).

3.2. — *Contrôle cellulaire et moléculaire de la synthèse et de l'organisation spatiale d'une trame collagénique ordonnée* (L. Zylberberg, F.J. Meunier, et F. Allizard), (voir rapport 1998-99, pp. 527).

3.3. — *Évolution moléculaire et expression de gènes impliqués dans la squelette-génèse* (L. Bonnaud, S. Delgado, M. Girondot, M. Laurin, A. Quilhac et J.-Y. Sire).

L'origine de l'amélogénine chez les vertébrés restant pour l'instant une énigme, une recherche systématique de similitude entre les différents exons de ce gène et les banques de séquences a été entreprise. Seule une recherche effectuée à partir du premier exon traduit de l'amélogénine a permis d'identifier une série d'autres séquences présentant une similitude plus forte qu'attendue par hasard : SPARC (ou ostéonectine) et SC1/QR1/Hevin. Les gènes SC1/QR1/Hevin et SPARC ont été obtenus par duplication d'une séquence ancestrale il y a  $630 \pm 100$  millions d'années. Or la séquence présente sur l'amélogénine s'est séparée du groupe SC1/QR1/Hevin/SPARC dans la lignée deutérostomienne encore avant. Si on admet que l'amélogénine avait aussi pour fonction initiale de participer à la formation de l'émail, il existerait une lacune d'au moins 100 millions d'années entre l'apparition d'une matrice extra-cellulaire impliquée dans la formation de l'émail et les premiers fossiles présentant ce tissu.

Par ailleurs dans un but, d'étude structurale et évolutive, (L. Bonnaud et L. Zylberberg), la présence des différentes chaînes ( $\alpha 1$ ,  $\alpha 2$ ,  $\alpha 3$ ) de collagène de type I a été recherchée dans les constituants de l'endosquelette et du dermosquelette des Actinoptérygiens possédant des écailles, pour déterminer leur histoire évolutive : l'objectif étant de définir si leur apparition est liée à un groupe et/ou un tissu particuliers. Ainsi, des méthodes d'hybridation *in situ* (détection des ARNs) sur coupe et *in toto* sont actuellement développées pour mettre en évidence l'expression de ces chaînes chez *Danio rerio* : lors de la formation des écailles et de l'endosquelette d'une part et plus précocement au cours du développement embryonnaire d'autre part.

Ces méthodes sont également mises en pratique, pour confirmer l'observation sur *Leporinus friderici* de F.J. Meunier et L. Zylberberg d'après laquelle les mélanocytes produisent du collagène, participant ainsi à la formation des écailles.

D'autre part, les gènes codant pour les chaînes de collagènes fibrillaires de types I et V sont situés chez les Mammifères sur les chromosomes porteurs des gènes *Hox*. La liaison physique des gènes *Hox* et des gènes codant pour les différentes chaînes des collagènes chez *Danio rerio* est en cours d'étude par l'analyse de leur localisation chromosomique respective : en effet, les duplications subies par les gènes *Hox* au cours de l'évolution pourraient avoir affecté de la même manière les gènes des collagènes.

Une étude phylogénétique des gènes codant pour les différentes chaînes de collagènes fibrillaires permettra d'approfondir les connaissances sur leur séquence d'apparition en relation avec la diversité des structures minéralisées.

### 3.4. — 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)

Les ostéoblastes, cellules responsables du dépôt de la matrice osseuse, font probablement l'objet de modifications cellulaires et moléculaires au cours de l'ostéogenèse. Nous avons entrepris une étude comparative sur les os longs d'amphibiens urodèles et d'oiseau afin de caractériser d'un point de vue structural et ultrastructural ainsi que moléculaire, les ostéoblastes selon leur activité (quiescence, activité intense ou ralentie).

Dans le cadre du programme d'étude des contraintes physiques sur le tissu osseux, une étude moléculaire est envisagée. Celle-ci a pour but de mettre en évidence des modifications de l'expression de certains gènes clés au niveau des ostéoblastes en fonction des contraintes mécaniques exercées sur l'os.

#### 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* (Laboratoire d'Embryologie Cellulaire et Moléculaire de Nogent-sur-Marne dirigé par Nicole Le Douarin, en collaboration avec Anne-Hélène Monsoro-Burq)

L'expression des gènes *Msx* et *Bmp* a été étudiée au niveau céphalique lors de la formation des sutures chez le poulet. Nous avons montré que la cascade *Msx-Bmp* intervenait dans les phénomènes de prolifération, de différenciation et d'apoptose (publication en préparation). Des mutations des gènes *Fgf* (Fibroblast growth factors) sont à l'origine de craniosténoses (sutures prématurées) ce qui suggère l'intervention de ces facteurs dans la cascade mise en évidence. Nous avons donc effectué des manipulations *in ovo* afin de modifier la cascade *Msx-*

Bmp et de comprendre le rôle des Fgf au cours de la formation des sutures chez l'embryon d'oiseau. L'analyse des embryons est en cours.

#### 4. — *Autres aspects de la biologie évolutive des vertébrés*

Évolution des stratégies de reproduction, structure et dynamique des populations, faunistique, conservation.

4.1. — *Évolution de la structure des œufs chez les amniotes* (M. Girondot, M. Laurin), (voir rapport 1998-99, pp. 529)

4.2. — *Évolution de la détermination du sexe chez les amniotes* (J. Chevalier, M. Girondot, en collaboration avec T. Tucker, University of Queensland et M. Godfrey, University of Toronto)

Deux catégories majeures de détermination du sexe existent chez les amniotes ; elle peut être génotypique (GSD pour Genotypic-Sex Determination) ou bien dépendante de la température d'incubation des œufs (TSD pour Temperature-Dependent Sex Determination). C'est ce dernier type qui est étudié en analysant le profil de réponse de la détermination du sexe à la température par une méthode basée sur le maximum de vraisemblance. Le profil est décrit grâce à deux paramètres : la température à laquelle sont produits 50 % de chaque sexe et la pente de la réponse de la *sex ratio* à la température. Ces deux paramètres ont été établis chez 25 populations de tortues et analysés sur la base d'une phylogénie des chéloniens afin de détecter une éventuelle contribution phylogénétique dans leur évolution. Une analyse par régression non-paramétrique ne permet pas de détecter une composante phylogénétique globale. Par contre une nouvelle méthode a été mise au point qui permet de caractériser branche par branche la présence d'une composante phylogénétique. Nous avons mis en évidence qu'une composante phylogénétique était alors détectable mais uniquement sur les branches terminales de la phylogénie, mais que cette composante était perdue assez rapidement ce qui est en adéquation avec une adaptation rapide de ce paramètre en fonction des conditions thermiques locales rencontrées par l'espèce.

4.3. — *Stratégie de conservation des tortues luths de Guyane française* (J. Chevalier, M. Girondot)

La population de tortues luths nidifiant en Guyane française a vu ses effectifs se réduire de 66 % ces 8 dernières années et plusieurs causes sont envisagées. Un des facteurs qui pourrait avoir une influence majeure est la pêche aux filets dérivant. Cependant l'impact de cette pêche était difficile à cerner car l'utilisation de l'espace marin par les femelles en cours de nidification était inconnue. Des expérimentations ont permis de confirmer la fidélité des femelles à la région de ponte en cours de saison ce qui les rend particulièrement vulnérable car elles restent dans la zone préférentiellement pêchée. Par ailleurs deux zones de nourrissage ont été caractérisées, une en Floride et une au Cap-Vert.

*Publications scientifiques***1999** (suite)

**Buffrénil V. de, Castanet J.** et Rimblot F. 1999. Maturation génitale des varans du Nil mâles (*Varanus niloticus*) dans trois populations du Sahel. *Canadian Journal of Zoology*, 77 (2) : 222-232.

**Buffrénil V. de** and Rimblot F. 1999. Female reproductive output in exploited Nile monitor populations (*Varanus niloticus*) from sahelian Africa. *Canadian Journal of Zoology*, 77 : 1530-1539.

Chevalier J., Godfrey M.H. and **Girondot M.** 1999. Significant difference of temperature-dependent sex determination between French Guiana (Atlantic) and Playa Grande (Costa-Rica, Pacific) Leatherbacks (*Dermochelys coriacea*). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 1999, 20(4) : p. 147-152.

Chevalier J., Cazelles B. et **Girondot M.** 1999. Apports scientifiques à la conservation des Tortues luths en Guyane française. JATBA, Rev. d'Ethnobiol., XL (1/2) : p. 485-507.

**Girondot M.** and Pieau C. 1999. A fifth hypothesis for the evolution of temperature-dependent sex determination. *Trends Ecol. Evol.*, 14 : 359-360.

He S., Gayet M. and **Meunier F.J.** 1999. The phylogeny of Family Amphilidae (Teleostei : Siluriformes). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 20 (4) : 117-146.

Horner J.R., **Ricqlès A. de** et Padian K. 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators : implications for age assessment and physiology. *Paleobiology*, 25 (3) : 295-304.

**Laurin M.** and **Girondot M.** 1999. Embryo retention in sarcopterygians, and the origin of the extra-embryonic membranes of the amniotic egg. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 20 (3) : 99-104.

**Laurin M.** and Reisz R.R. 1999. A new study of *Solenodonsaurus janenschii*, and a reconsideration of amniote origins and stegocephalian evolution. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 36 (8) : 1239-1255.

Otto M. and **Laurin M.** 1999. Osteostracan tesseræ from the Baltic Middle Devonian : morphology and microanatomy. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1999, (8) : 464-476.

Sinis A.I., **Meunier F.J.** and **Francillon-Vieillot H.** 1999. Comparison of scales, opercular bones, and vertebrae to determinate age and population structure in Tench, *Tinca tinca* (L. 1758) (Pisces, Teleostei). *Isr. J. Zool.*, 45 : 453-465.

**2000 & sous presse**

Brito P.M. and **Meunier F.J.** 2000. The morphology and histology of the scales of Aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi) and their phylogenetical implications. *Geobios*, 33 : 105-111.

**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, (sous presse).

**Buffrénil V. de, Zylberberg L., Traub W. and Casinos A.** 2000. Structural and mechanical characteristics of the hyperdense bone of the rostrum of *Mesoplodon densirostris* (Cetacea, Ziphiidae) : summary of recent observations. *Historical biology*, 14 (1-2) : 57-65.

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

**Kacem A., Gustafsson S. and Meunier F.J.** 2000. Demineralization of the vertebral skeleton in Atlantic salmon *Salmo salar* L., during spawning migration. *Comp. Biochem. Physiol.*, 125 : 479-484.

Horner J.R., **Ricqlès A. de** and Padian K. 2000. Long bone histology of the Hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum* : growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *J. Vert. Paleontol.*, 20 (1) : 115-129.

**Laurin M., Girondot M. and Ricqlès A. de.** 2000. Early tetrapod evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 15 (3) : 118-123.

**Laurin M., Girondot M. and Ricqlès A. de.** 2000. A reply to Coates et al. *Trends in Ecology and Evolution*, 15 (8) : 327-328.

**Laurin M., Reisz R.R. and Girondot M.** 2000. Caecilian viviparity and amniote origins : a reply to Wilkinson and Nussbaum. *J. Nat. Hist.*, 34 : 311-315.

Mazin J.-M., Vignaud P. and **Buffrénil V. de.** 2000. Preface to the special issue of Historical Biology : Secondary adaptation to life in water. *Historical biology*, 14 (1-2) : i-ii.

**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).

Otto M. and **Laurin M.** 2000. Taxonomic note on osteostracan tesseræ from the Baltic Middle Devonian. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte*, 2000 (in press).

Otto M. and **Laurin M.** 2000. Microanatomy of the dermal skeleton of *Balticaspis latvica* (Osteostraci, Middle Devonian). *J. Vertebrate Paleontol.* (in press).

**Ricqlès A. de.** 2000. L'origine dinosaurienne des oiseaux et de l'endothermie avienne : les arguments histologiques. *L'Année biol.*, 39 : 69-100.

**Ricqlès A. de and Buffrénil V. de.** 2000. Heterochronic mechanisms in the return of the Tetrapods to an aquatic life. In : Mazin J.-M. and Buffrénil V. de (eds), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Pfeil Verlager, München (sous presse).

**Ricqlès A. de**, Padian K., Horner J.R. and **Francillon-Vieillot H.** 2000. Paleohistology of the bones of Pterosaurs (Reptilia : Archosauria) : anatomy, ontogeny and biomechanical implications. *Zool. J. Linn. Soc., London*, 129 : 349-385.

Robineau D. and **Buffrénil V. de**, 2000. Early descriptions of whales : P. Belon, 1551. *Journal of cetacean Research and Management*, 1(3) : iii-vii.

**Sire J.-Y.**, **Girondot M.** and Babiar O. 2000. Marking zebrafish, *Danio rerio* (Cyprinidae), using scale regeneration. *J. Exp. Zool.*, 286 (3) : 297-304.

**Sire J.-Y.** and Arnulf I. 2000. Structure and development of the ctenial spines on the scales of a teleost fish, the cichlid *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Acta Zool. (Stockholm)* 81, 139-158.

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

### *Chapitres d'ouvrages*

**Ricqlès A. de** and **Laurin M.** 1999. The origin of tetrapods. Pp. 23-33 in Miaud C. and Guyétan R. (Eds), *Current Studies in Herpetology*. SOCIETAS EUROPAEA HERPETOLOGICA 9TH ORDINARY MEET. Société Herpétologique de France et Univ. de Savoie, 478 p. Le Bourget du Lac, France.

### *Participations à des Congrès*

#### **1999** (suite)

**Bonnaud L.** and **Sire J.-Y.** 1999. Fish scale proteins : evolutionary relationships with dental proteins. *COST B8 meeting « Odontogenesis » : Evolution*. Gand (Belgique), septembre 1999 (oral).

**Delgado S.**, **Girondot M.** and **Sire J.-Y.** 1999. Evolutionary origin of non-mammalian amelogenin genes. *COST B8 meeting « Odontogenesis » : Evolution*, Gand (Belgique), septembre 1999 (communication orale : S. Delgado).

Horner J.R., Padian K. and **Ricqlès A. de**. 1999. Osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs : phylogenetic and behavioral implications for dinosaurs. *J. Vert. Paleont.* 19 (3, suppl.) : 53A.

**Laurin M.**, Steyer S., **Girondot M.** and **Ricqlès A. de**. 1999. Histological evidence for the conquest of land and returns to the aquatic environment among early stegocephalians. *Secondary adaptation to life in water II*, Copenhagen, 13-17 September 1999 (communication orale : Michel Laurin). Abstract p. 32.

Padian K., Horner J.R. and **Ricqlès A. de**. 1999. Dinosaurian growth rates and the evolution of life history strategies. *J. Vert. Paleont.* 19 (3, suppl.) : 67-68A (communication orale K. Padian).

**Ricqlès A. de**, Pereda Suberbiola X., De Gasparini Z. and Olivero E.B., 1999. Histology of dermal ossifications in an ankylosaurian dinosaur from the Late

Cretaceous of Antarctica. *International Conf. on Mesozoic terrestrial Ecosystems*. Buenos-Aires, septembre 1999, p. 55 (poster).

**Ricqlès A. de**, Padian K. and Horner J.R., 1999. The bone histology of basal birds in phylogenetic and ontogenetic perspectives. *J. Vert. Paleont.* 19 (3, suppl.) : 70-71A (Communication orale : K. Padian).

**Sire J.-Y.** 1999. The evolutionary origins of the odontodes in living vertebrates. *COST B8 « Odontogenesis » meeting. Evolution*. Gand (Belgique), septembre 1999 (oral).

### 2000 et sous presse

**Girondot M.** 2000. Evolution of sex ratio vs. temperatures patterns for temperature-dependent sex determination in turtles. In *Seminar on correlated evolution*, Paris, 16 mars 2000 (communication orale).

**Laurin M.**, Steyer S., **Girondot M.** and **Ricqlès A. de**. 2000. Early limb evolution : histological and microanatomical features and their relevance to the problem of the conquest of land by vertebrates. *7<sup>th</sup> International Conference on Limb Development and Regeneration*, Aussois, France, 20-24 May 2000, p. 21 (abstract). (Communication orale : Michel Laurin).

**Sire J.Y.** 2000. Évolution et développement du squelette dermique des vertébrés. *3<sup>es</sup> Journées Françaises de la Biologie des Tissus Minéralisés*. Arcachon, mai 2000 (conférencier invité).

### Autres Colloques et Congrès

#### 2000 et sous presse

Chevalier J., Lochlon S., Swinkels J., Ferraroli S., and **Girondot M.** 2000. The driftnet fishing in the Maroni estuary : the major reason for the leatherback turtle decline in the Guianas ? In *20<sup>th</sup> Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation* (ed. A. Meylan), Orlando, Fl., In press (communication orale par Johan Chevalier).

Ferraroli S., Eckert S., Chevalier J., **Girondot M.**, Kelle L., and Le Maho Y. 2000. Marine behavior of leatherback turtles nesting in french Guiana for conservation strategy. In *20<sup>th</sup> Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation* (ed. A. Meylan), Orlando, Fl.

**Girondot M.**, Ferraroli S., Rivalan P., Chevalier J. et Le Maho Y., 2000. Structuration des populations de tortues luths en Guyane française et application à la dynamique des populations. Réunion « *Populations Fragmentées* », Colloque de la Société française de Biologie du Comportement, Lyon, 17 mai 2000. Communication orale.

Arnulf I. et **Sire J.-Y.** 2000. Structure et développement des épines cténciales des écailles d'un poisson téléostéen, le cichlidé *Cichlasoma nigrofasciatum*. *1<sup>res</sup> Rencontres de l'Ichthyologie en France*, Paris, mars 2000 (poster).

Van Der Eyden C., Huysseune A. et **Sire J.-Y.** 2000. Développement des dents du poisson zèbre (*Danio rerio*). *1<sup>res</sup> Rencontres de l'Ichtyologie en France*, Paris, mars 2000 (oral).

### *Commentaires d'ouvrages*

#### **1999** (suite)

**Meunier F.J.** 1999. Analyse de : « *Phylogeny and classification of neotropical fishes* ». L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena eds, 1998, Edipucrs, Porto Alegre, Brésil, 603 p. in *Cybiurn*, 23(4) : 344 (en collaboration avec M. Gayet)

**Meunier F.J.** 1999. Analyse de « *Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Réunion* », P. Keith, E. Vigneux, P. Bosc, Patrimoines naturels, MNHN-SPN ed., 1999, 136 p. in *Cybiurn*, 23 (4) : 390.

### *Diffusion et valorisation des connaissances*

#### **1999** (suite)

**Laurin M.** 1999. Recent work on stegocephalian evolution. *Bulletin of the Canadian Association of Herpetologists*, 13 (1) : 7-12.

**Ricqlès A. de.** 1999. Travaux de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme, 1998-99. *Annuaire Coll. France*, pp. 503-541.

**Ricqlès A. de** et Gayon J. 1999. Le Darwinisme en question ? pp. 193-198 in *La science au présent*, Encyclopaedia Universalis, Paris, 320 p.

#### **2000 et sous-presse**

**Ricqlès A. de.** 2000. Charles Devillers 1914-1999. *SVP News Bulletin*, 178 : 130-131.

**Ricqlès A. de.** 2000. In memoriam. Charles Devillers 1914-1999. *Ann. Paléontol.*, 86 (1) : 80-84.

**Ricqlès A. de.** 2000. Biologie historique et Évolutionnisme. Entretien avec Stéphane Deligeorges. *France Culture*, 13 janvier 2000.

## ANNEXES

### **I — Collaborations avec des chercheurs français et étrangers**

#### **(1999-2000)**

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

Dr **Ariane Burke** (University of Manitoba, Winnipeg, Canada). Reçue en tant que Maître de conférence invitée, Paris 6, printemps 1999. (Analyse expérimentale de la dynamique de croissance osseuse et dentaire chez des jeunes porcs). (J. Castanet).

Dr **Matthew H. Godfrey** (Université de Toronto, Canada et projet Tamar, Brésil). (Stratégies adaptatives, chéloniens). (M. Girondot).

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

Professeur **Anne Huysseune** (Université de Gand, Belgique). Développement des dents de *Danio*. PICS 483 : programme international de coopération scientifique (France-Belgique). (J.-Y. Sire).

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

Docteur **Dominique Leguellec** (Université de Lyon). Développement de la peau du *Danio*. (L. Zylberberg).

Professeur **Paul Maderson** (Dept. of Biology, Brooklyn College of the City, University of New York). (Professeur invité au Collège de France, octobre-novembre 1999). (Phylogénie des vertébrés et évolution du tégument). (A. de Ricqlès, J.-Y. Sire).

Professeur **Henry Magloire** (Université Dentaire de Lyon). Étude de l'expression de l'amélogénine dans les dents d'un lézard. (L. Zylberberg, J.-Y. Sire).

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

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 & M. Peterka** (Université Charles, Prague, Rép. Tchèque). (Étude du développement des dents de *Crocodylus niloticus*). (J.-Y. Sire, V. de Buffrénil).

Dr **Martin Sander** (Université de Bonn, Allemagne). (Paléohistologie des sauropodes). (A. de Ricqlès, J. Castanet).

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

Professeur **Wolfie Traub** (The Weizmann Institute. Department of Structural Biology. Rehovot. Israël). (Visite en juin 1999). (Tissu osseux hyperdense). (L. Zylberberg, V. de Buffrénil).

## II — Missions lointaines ou à l'étranger

### 1999

#### A. de Ricqlès :

- Portugal, 6-12 septembre 1999. Musée de Lourinha (Pr. Telles-Antunes et Dr Mateus). Avec le Professeur Ph. Taquet (MNHN), mise en place d'une coopération Franco-Portugaise pour l'étude des dinosaures du Jurassique du Portugal et particulièrement des embryons de dinosaures du gisement de Lourinha.
- Argentine, 25 septembre-7 octobre 1999. Participation au Congrès international sur les Ecosystèmes continentaux du Mésozoïque. Visite des Musées de paléontologie de Buenos-Aires et de La Plata.

#### J.-Y. Sire :

- Mission de 2 semaines à Rangiroa (Polynésie française), novembre 1999.
- Mission d'une semaine à l'Université de Gand, Belgique dans l'équipe du Prof. A. Huysseune. Financement : PICS (CNRS) et MCF (Belgique).

### 2000 (avant le 30 juin)

#### A de Ricqlès :

- USA mars-avril 2000. Professeur invité par le Miller Institute for Basic research in Science (Université de Californie à Berkeley). Travail au Museum of Paleontology (Pr K. Padian) à Berkeley et au Museum of the Rockies (Bozeman, Montana, Professeur J. Horner).

#### J.-Y. Sire :

- 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

### 1999

**Kacem Adnane** (Bourse du Gouvernement Tunisien). Étude des transformations histomorphologiques du squelette du saumon (*Salmo salar*) au cours de son cycle vital. Direction F.J. Meunier. (Soutenance mars 2000).

### 2000

**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/M. Girondot.

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

**IV — Liste des étudiants en stage de formation initiale ou continue****(1999-2000)****1. — DEUG ou assimilés**

**Mikonio Catherine** (BTS) : Stage de deux mois. Étude de gènes intervenant dans la formation des tissus squelettiques : mise en évidence de leur produits d'expression et localisation chromosomique. Tuteur : **L. Bonnaud**.

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

**Billès Laura** (Univ. P&M Curie). Tuteur **J.-Y. Sire**.

**Sillam David** (Univ. P&M Curie). Tuteur **J.-Y. Sire**.

**Bilbault Pauline** (Univ. P&M Curie). Tuteur **L. Bonnaud**.

**3. — Stages de DEA**

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

**4. — Stages de Doctorants**

**Steyer Sébastien** (Doctorant au MNHN-Paléontologie). Paléohistologie des Stégocéphales (collab. M. Laurin, J. Castanet et A. de Ricqlès).

**5. — Stages post-doctoraux et stages Erasmus**

**Dr. Jorge Cubo** (Université de Barcelone, Département de Biologie animale, « Groupe de biomécanique »). En stage post-doctoral au Laboratoire (1999-2000). Les recherches entreprises portent sur la dynamique de croissance des os longs des oiseaux en relation avec les contraintes internes et externes qui leur sont associées (collab. **J. Castanet**).

