

## Biologie historique et Évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

### ENSEIGNEMENTS

#### 1. Au titre du Collège de France

**1.a.** — Cours (les vendredis 10, 17, 24, 31 janvier, 7, 14, 21, 28 février, 7 et 14 mars 2003, soit 20 heures)

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

Poursuivant cette année l'analyse de l'évolution et de la paléobiologie des Archosauriens, je me suis proposé de présenter un panorama aussi complet et précis que possible des Sauropodomorphes, le groupe-frère des dinosaures bipèdes carnivores ou Théropodes passés en revue l'année dernière. Les Sauropodomorphes comprennent les Sauropodes (*Diplodocus*, *Brachiosaurus*...), fossiles célèbrissimes du fait de leur statut de plus grands vertébrés terrestres, avec toutes les conséquences paléobiologiques intéressantes posées par ce gigantisme.

On le sait (voir Annuaire 2000-2001 pp. 433-437), Théropodes (incl. oiseaux) et Sauropodomorphes constituent ensemble une unité naturelle ou clade (Saurischia ou Sauripelvia) au sein des Dinosauria, ceux-ci se situant parmi les Ornithosuchia au sein des Archosauria. L'autre grand rameau évolutif des Archosaures, les Pseudosuchia, comprend les Crocodylia et se poursuit donc, avec ces derniers, dans la nature actuelle. Nous avons déjà envisagé (ibid. pp. 437-439) l'évolution initiale des Pseudosuchia au Trias, il nous restait donc à poursuivre l'analyse de l'évolution de cette ligné depuis la base du Jurassique jusqu'à l'actuel, ce par quoi j'ai commencé les leçons de cette année.

Comme d'habitude, j'ai tenté, dans cette série d'exposés, de faire distinguer clairement les connaissances acquises des interprétations et inférences plus ou moins directes concernant la phylogénie comme la paléobiologie. Au-delà des données anatomiques factuelles présentées les exposés ont donc systématiquement croisé trois composantes, dans une perspective critique : a/ d'une part, les

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

**Pseudosuchia : Crocodyliforma : Mesoeucrocodylia.** La suite de l'analyse de l'évolution de ce clade a occupé les cinq premières leçons. À l'inverse du déroulement général des exposés selon le décours temporel « normal », je suis parti cette fois de la considération « herpétologique » de la faune actuelle des crocodiliens (biologie, éco-éthologie, répartition, systématique...) pour « remonter le temps » en direction des abondants documents fossiles relatant l'évolution des crocodiles « modernes » (Eusuchia) à partir du Crétacé supérieur et au cours du Cénozoïque. Cette approche a permis de confronter les données paléontologiques et néontologiques (particulièrement moléculaires) pour la reconstruction phylogénétique. À la suite de quoi, j'ai repris le décours temporel « normal » pour traiter l'évolution des crocodiliens plus anciens (principalement Mesoeucrocodylia très divers d'âges Jurassique et Crétacé) succédant aux formes triasiques (Sphenosuchia, etc.) déjà évoquées il y a deux ans.

Dans la faune actuelle, les crocodiliens ne sont représentés que par une faible biodiversité : crocodiles, caïmans et gavials comprennent 22 espèces réparties dans 8 genres et 3 Familles. Écologiquement, ils constituent toutefois un groupe de superprédateurs très bien adaptés dans leurs environnements et seule la pression humaine limite actuellement leur succès dans tous les milieux intertropicaux riches en eaux douces. J'ai d'abord passé en revue les principales caractéristiques anatomo-physiologiques du groupe (appareil circulatoire et respiratoire, système nerveux central, appareil locomoteur et locomotion...) dont certains aspects constituent des apomorphies soit au niveau des crocodiliens eux-mêmes, soit peut être plus généralement au niveau des Archosaures. La répartition géographique est liée à des caractéristiques spécifiques (adaptation au froid, tolérance à la salinité...). Morphologies crâniennes (brévi-, méso- ou longirostrie...) et dentaires sont manifestement liées à la fois à l'écologie (plus ou moins terrestre) et au régime alimentaire (plus ou moins piscivore). La reproduction, caractérisée par le déterminisme environnemental du sexe, fait intervenir des moeurs assez variées au niveau spécifique, avec construction de divers types de nids et des interactions importantes entre générations. La croissance montre une plasticité considérable, à la fois au plan génétique et en fonction des conditions de l'environnement. Compte tenu des défis actuels posés par la conservation de la biodiversité j'ai détaillé la situation, globalement très alarmante chez les crocodiliens, avec toute-

fois quelques exemples assez encourageants de restauration (Gavial) ou d'exploitations raisonnées des populations.

La systématique traditionnelle en Alligatoridés (4 genres, 7 espèces), Crocodylidés (3 genres, 14 espèces) et Gavialidés (1 genre, une espèce), progressivement établie au XIX<sup>e</sup> siècle, a été confortée par les études morphologiques récentes mais pose toutefois des problèmes, compte tenu de l'enracinement ancien des taxons actuels (Crétacé) et de la complexité de leur histoire phylogénétique et biogéographique au cours du Cénozoïque. De fait, l'introduction depuis 15 ans des données moléculaires permet la constitution de nouveaux « jeux de données » indépendants de la morphologie. La confrontation, pour les mêmes taxons, de ces jeux de données indépendants est évidemment du plus haut intérêt aux plans théorique et méthodologique. J'ai largement exposé, à cet égard, la magistrale synthèse de Chr. Brochu (1997). On peut en retenir ici la remarquable similitude des résultats phylogénétiques issus de l'analyse indépendante des jeux de données morphologiques et moléculaires, sauf sur un seul point : la position du gavial. Le désaccord porte sur deux aspects : a/ un problème de topologie d'arbres : où se place le gavial (et ses parents éteints) sur le cladogramme des Crocodylia ? ; b/ un problème temporel : quand la lignée du gavial a-t-elle divergé de ses plus proches parents actuels ?

Pour les morphologistes (et paléontologues) le gavial actuel représente une lignée indépendante détachée dès le Crétacé supérieur (70 MA), et les Crocodylidés et Alligatoridés sont plus proches parents les uns des autres que chacun d'eux ne l'est des Gavialidés. Pour les molécularistes, au contraire, le gavial forme un clade avec le faux gavial (*Tomistoma*), clade plus apparenté aux Crocodylidés qu'aux Alligatoridés. De plus *Gavialis* et *Tomistoma* n'auraient divergé qu'au Pliocène, au plus tôt au Miocène (15 MA).

Du fait de la qualité et de la quantité des jeux de données morphologiques (y compris paléontologiques) et moléculaires, par ailleurs d'accord sur l'ensemble du cladogramme, la « non congruence » (contradiction) entre résultats issus de ces jeux de données différents à propos du gavial constitue un véritable cas d'école, illustrant bon nombre de problèmes et biais méthodologiques en reconstruction phylogénétique, que l'on a détaillé au cours des exposés. Dans le cas présent, la combinaison de l'ensemble des données en une seule matrice (Poe 1996) semble discutable. En effet, la combinaison de jeux de données contradictoires mais chacun solidement soutenu est incapable de produire une phylogénie fiable. En l'occurrence, la permanence et la force avec lesquelles les divers jeux de données sont en contradiction quant à la place de *Gavialis* et son temps de divergence indiquent un conflit lié aux données elles-mêmes. À l'heure actuelle, le problème ne peut être considéré comme résolu.

Les Pseudosuchia post-Triasiques appartiennent tous au groupe apical des Crocodylifomes. La systématique évolutionniste y distinguait traditionnellement trois « grades » ou « paliers évolutifs » de plus en plus « progressifs » : Protosu-

chia, Mesosuchia et Eusuchia se succédant du Trias supérieur à l'actuel, point de vue réfuté par l'analyse cladistique, du fait de la paraphylie intrinsèque au concept de Mesosuchia. Comme on l'a vu (ibid. p. 438), les Protosuchia semblent bien constituer un petit groupe naturel ou clade, connu du Trias supérieur et du Jurassique inférieur. Ils s'opposent à l'ensemble plus dérivé des « Mesoeucrocodylia », incluant tous les autres Crocodylifomes dont les formes actuelles. L'analyse phylogénétique des Mesoeucrocodylia est très complexe et un consensus général n'est pas encore établi. On se bornera ici à un canevas simplifié (Fig. 1), sans entrer dans la discussion des nombreuses hypothèses alternatives qui ont été présentées au cours des exposés.

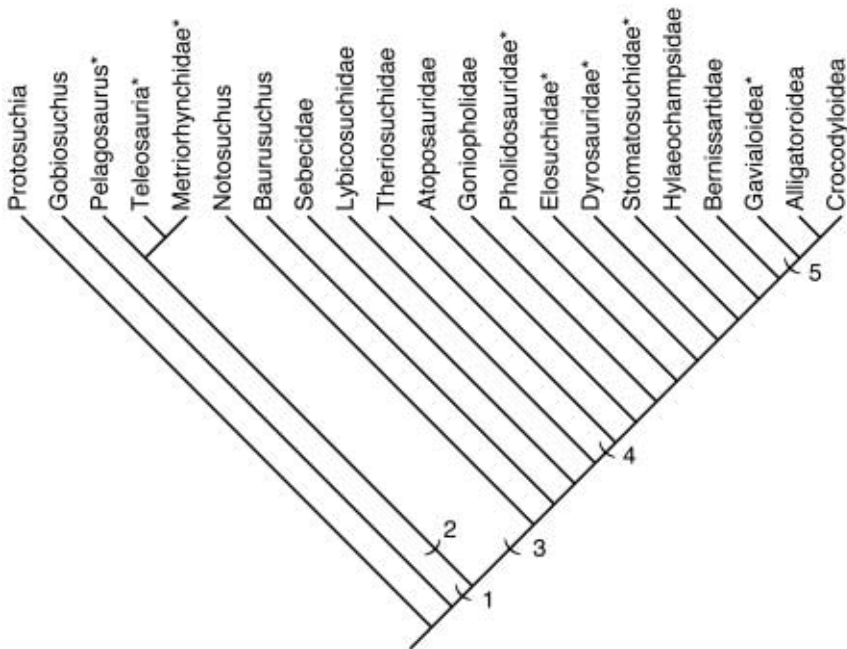


Figure 1 : Cladogramme « consensus » (simplifié) des Crocodylifomes. Les taxons monophylétiques 1 — 5 (ouvertures de parenthèses) sont définis phylogénétiquement comme branches (« stem defined »), voir texte : 1 = Mesoeucrocodylia, 2 = Thalattosuchia, 3 = Metasuchia, 4 = Neosuchia, 5 = Eusuchia, (\*) = taxons longirostres ou hyperlongirostres.

Un premier ensemble à considérer est celui des Thalattosuchia, ou crocodiles marins du Mésozoïque. S'agit-il d'un groupe monophylétique ? Une dizaine d'apomorphies crâniennes appuie cette conception mais comme tous ces états de caractères sont liés à la longirostrie, ils constituent peut-être ensemble un « complexe de caractères corrélés » de faible poids phylogénétique... En outre les Thalattosuchia ne présentent pas 6 apomorphies des Crocodylifomes (Proto-

plus *Metasuchia*, voir ci-dessous) dont ils pourraient alors constituer le groupe-frère. Quoi qu'il en soit, on tend quand même à placer les *Thalattosuchia* au sein des *Mesoeucrocodylia*, où ils constitueraient un clade à la fois primitif par divers caractères et très spécialisé par d'autres. *Pelagosaurus*, du Lias d'Europe représenterait un *Thalattosuchien* encore peu spécialisé. Plus dérivés les Téléosauridés du Jurassique moyen et supérieur (*Steneosaurus*, *Machimosaurus*, *Teleosaurus*...) sont fortement ou très fortement longirostres. Enfin les *Metriorhynchidés* (*Geosaurus*...) poussent au maximum l'adaptation à la locomotion aquatique, avec des membres en palettes et une nageoire caudale hypocerque, quelque peu convergente avec celle des Ichthyosaures. La Paléohistologie de toutes ces formes (Hua et Buffrénil 1996) confirme la forte adaptation aquatique des métriorhynchés mais relativise celle des Téléosaures, sans doute beaucoup plus amphibies qu'il n'était classiquement envisagé.

Le concept de *Metasuchia* (Clark 1988) correspond au clade réunissant tous les *Mesoeucrocodylia* plus apparentés aux *Eusuchia* qu'à *Pelagosaurus* (définition par branche) ; c'est donc le groupe-frère des *Thalattosuchia*. Leur diagnose comprendrait une dizaine d'apomorphies. Un certain nombre de taxons du Mésozoïque et de l'Éocène (*Notosuchus*, *Baurusuchus*, *Sebecus*, *Lybicosuchus*...) dont l'apparement relatif est très discuté, sont considérés comme représentant des *Metasuchia* « basaux », avec des habitus variés (brevi- ou mesorostres). *Sebecus* de l'Éocène de Patagonie (parfois considéré comme type d'un ordre des *Sebecosuchia*) représente un type adaptatif de « superprédateur terrestre » réalisé de façon récurrente par les *Crocodylia* en l'absence de compétiteurs dans des écosystèmes terrestres isolés. Dans ces cas, des dents « ziphodontes », à tranchants antérieurs et postérieurs crénelés, convergentes avec les dents de Théropodes, tendent à se développer.

Au-delà de ces « *Metasuchia* basaux », on a pu proposer un clade plus dérivé, les *Neosuchia*, dont la diagnose comprend au moins cinq apomorphies. Parmi ces *Neosuchia*, un certain nombre de formes terrestres à museau court conserveraient des structures relativement primitives (*Theriosuchidés* du Jurassique supérieur européen ; *Atoposauridés* des mêmes terrains et régions, cf. *Alligatorellus* de Cerin (Ain)). D'autres *Neosuchia* plus longirostres, seraient plus dérivés (ils partagent quatre nouvelles apomorphies) et plus proches phylétiquement des *Eusuchiens*. Ils forment des familles importantes de crocodiles de grade « méso-suchien » du Mésozoïque, avec des choanes (narines internes) intéressant les pterygoïdes. Les *Goniopholidés*, connus classiquement du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur se différencient en fait dès le Jurassique inférieur, comme la récente description de *Calsoyasuchus* du Jurassique inférieur (Kayenta Formation, Arizona) vient de le montrer (2002). Ils sont généralement mésorostres (*Goniopholis*). Les *Pholidosauridés*, du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur, ou au Paléocène, sont des formes très longirostres, assez comparables par ailleurs aux *Goniopholidés*. *Teleorhinus* du Crétacé supérieur du Montana était un hyper-longirostre convergeant avec les gavials. *Sarcosuchus* forme géante (10 à 12 m,

5 tonnes) du Crétacé du Niger avait un rostre aplati, élargi antérieurement, associé à une mandibule spatulée à l'extrémité et un grand développement des boucliers dermiques. L'histologie suggère un type de développement exigeant une forte longévité (hypermorphose temporelle) plutôt qu'un accroissement du taux de croissance pour atteindre une grande taille.

Nous avons quelque peu détaillé l'histoire des travaux des chercheurs français à propos de la découverte et de l'étude des crocodiles du « Continental intercaire » Saharien. Un développement récent en est la définition d'une famille des Helosuchidés (de Broin 2002) pour des formes longirostres de grade mésosuchien évolué.

Les Dyrosauridés, connus du Crétacé à l'Éocène, constituent une famille probablement naturelle de Neosuchia hyperlongirostres, manifestement très adaptés à la vie aquatique (*Dyrosaurus* du Paléocène de Gafsa (Tunisie) ; *Sokotosaurus* de l'Éocène du Nigeria, *Hyposaurus* du Crétacé supérieur du New Jersey...). Longtemps confondus avec les Téléosauridés, les Pholidosauridés, voire les gavials, ils en sont en fait très différents ; le rostre est de section circulaire plutôt qu'aplatie.

Les crocodyliens longirostres montrent tous une suite d'états de caractères communs dont l'interprétation est délicate. Si ces caractères sont considérés comme indépendants les uns des autres, ils pourraient constituer des synapomorphies robustes unissant Thalattosuchia, Pholidosauridés et Dyrosauridés. En revanche si l'on considère ces états de caractères comme « mécaniquement » liés à la longirostrie, du fait par exemple de « contraintes de constructions » morphogénétiques, ils ne seraient pas indépendants les uns des autres et rapprocher tous les longirostres sur cette base (alors homoplasique) ne serait pas justifié. Le débat n'est pas clos mais il intéresse même le problème de la monophylie du groupe apical actuel des Eusuchiens. En effet, si les Gavialidés se révèlent plus apparentés aux autres longirostres (Pholidosauridés, Dyrosauridés, Élosuchidés...) qu'aux Crocodylidés et Alligatoridés, les Eusuchiens seraient diphylétiques !

Quelques familles de Neosuchia du Crétacé possèdent une suite d'états de caractères dérivés très proches de la condition eusuchienne. Les Bernissartidés (*Bernissartia*, *Shanosuchus*...) pourraient constituer le groupe-frère des Eusuchiens. Les Hylaeochampsidés, également du Crétacé inférieur européen, brévirostrés par ailleurs spécialisés, ont déjà des choanes typiquement pterygoïdiennes comme les Eusuchiens. Certaines formes développent des adaptations étonnantes. Citons les Stomatosuchidés du Cénomaniens de Lybie : le crâne de *Stomatosuchus*, long de 2 mètres, associe un rostre allongé et aplati et des fosses temporales minuscules à une mandibule grêle et fine, édentée, portant une apophyse inférieure aigue... On l'interprète comme le support d'un sac gulaire constituant une trappe à poissons, un peu à la façon des pélicans.

Les Eusuchia proprement dits se distinguent par au moins cinq apomorphies (choanes, structures vertébrales...). Les diverses formes connues du Crétacé et du

tertiaire peuvent appartenir aux « Superfamilles » encore existantes actuellement (Groupe apical) mais se répartissent dans de nombreux genres distincts. Globalement, Gavialoïdea, Alligatoïdea et Crocodyloïdea (redéfinis phylogénétiquement) sont distincts dès le Crétacé supérieur.

**Ornithosuchia : Dinosauria : Sauropodomorpha.** L'étude des Prosauropodes et Sauropodes a occupé les cinq dernières leçons. Les Prosauropodes sont des « sauropodomorphes basaux » connus du Carnien moyen (Trias : 230 MA) à la fin du Toarcien (fin du Jurassique inférieur ou Lias : 178 MA), soit pendant une cinquantaine de millions d'années. Ceci pose d'emblée le problème de leur mono- ou de leur paraphylie relativement aux Sauropodes proprement dits, formes plus dérivées surtout connues du Jurassique moyen au Crétacé supérieur (voir ci-dessous). Les Prosauropodes constituent une part dominante (80 %) des tétrapodes dans les écosystèmes terrestres au Trias supérieur et sont désormais connus sur tous les continents, Antarctide compris. Ils seraient le premier groupe de tétrapodes se spécialisant dans l'exploitation de végétaux à port élevé, arborescent. Leur taille adulte va de moins de 2 mètres (*Thecodontosaurus*) à 12 mètres et plus (*Riojasaurus*). On a fourni une description anatomique détaillée de ces organismes dont les proportions évoquent déjà les Sauropodes. C'étaient des quadrupèdes (ou partiellement bipèdes) à membres columnaires, parasagittaux, au corps massif, avec une tête petite, un long cou et une longue queue. On a détaillé l'historique de la découverte (très précoce, dès 1818) et de la conceptualisation progressive du groupe. Les découvertes de divers taxons « classiques » (*Thecodontosaurus* en Angleterre, 1836-1843 ; *Plateosaurus* en Allemagne, 1837 ; *Massospondylus*, 1854 et *Euskelosaurus*, 1866, en Afrique du Sud) encadrent la création du concept de Dinosaur par Owen (1842) et sont associées à une très abondante synonymie ancienne. Le traitement systématique traditionnel du groupe y distinguait de 2 à 4 familles, auxquelles les découvertes de Prosauropodes de Chine ont obligé à ajouter des taxons de rang familial, cela s'est révélé peu satisfaisant. Depuis Galton (1990) le groupe a été révisé par l'analyse cladistique mais, même dans ce cadre, la diversité des approches employées, variant largement quant aux exigences méthodologiques, conduit à des schémas phylogénétiques contradictoires, comme on l'a montré lors des exposés. Nous retiendrons ici un schéma simplifié relativement traditionnel (Fig. 2) mais probablement encore fort éloigné de la structure phylogénétique réelle du groupe. Un premier ensemble, probablement paraphylétique, regrouperait des formes de petite taille, à majorité de traits plésiomorphes (concept de Famille des Anchisauridés ou des Thecodontosauridés). Plus dérivés les Plateosauridés sont partiellement bipèdes ou quadrupèdes et de plus grande taille (*Massospondylus*, *Plateosaurus*, *Coloradisaurus*, *Lufengosaurus*, *Sellosaurus*...). Enfin les formes le plus dérivées seraient en majorité de grande taille et quadrupèdes obligatoires (concept de Famille des Melanorosauridés : *Euskelosaurus*, *Riojasaurus*, *Blikanasaurus*, *Camelotia*, *Yunnanosaurus*...). Il n'existe pas de correspondance simple entre les phylogénies proposées et la répartition stratigraphique. Ainsi les formes « primi-

tives » de petite taille sont connues du Norien jusqu'au sommet du Lias (*Anchisaurus*) et les très grands Melanorosauridés sont surtout connus du Norien, alors que les Plateosauridés (*Lufengosaurus*, *Massospondylus*) persistent dans le Lias jusqu'au sommet du Pleisbachien (187 MA).

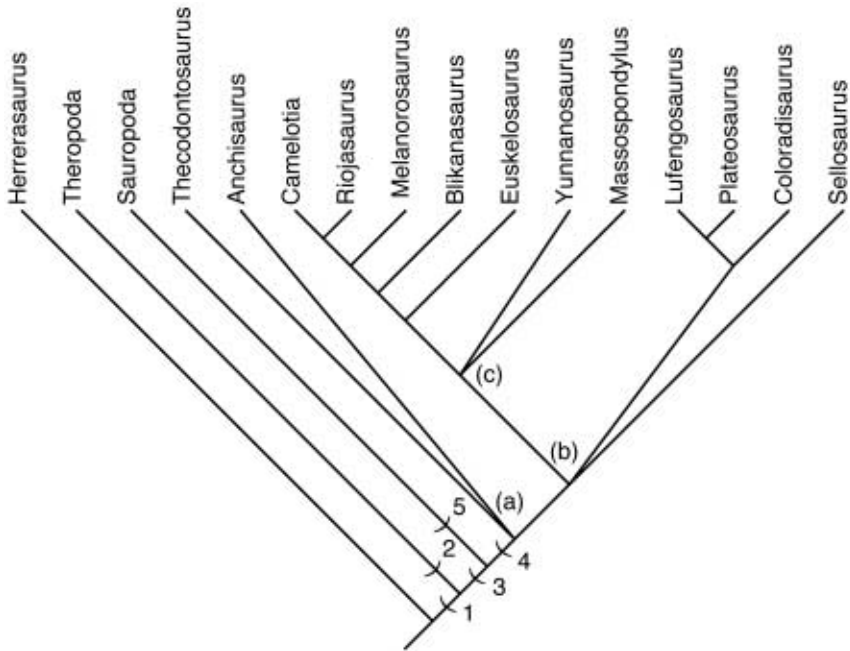


Figure 2 : Cladogramme simplifié hypothétique des Prosauropodes, envisagés ici comme groupe naturel (groupe-frère des Sauropodes) au sein des Sauropodomorpha. Les trois « familles » souvent reconnues (a : Thecodontosauridae, b : Plateosauridae, c : Melanorosauridae) sont peut-être de simples « grades évolutifs ». Taxons définis phylogénétiquement comme branches (« stem defined »), voir texte : 1 = Saurischia, 2 = Theropoda, 3 = Sauropodomorpha, 4 = Prosauropoda, 5 = Sauropoda.

Concernant la paléobiologie de ces organismes, nous avons passé en revue différentes hypothèses, après analyse des caractères anatomiques pertinents, présentés à partir du genre typique bien connu *Plateosaurus*. La structure des mains, des bras et des pieds, l'organisation de la mandibule, les structures dentaires (dents semblables, foliacées, à bords pourvus de fortes crénelures marginales...) ont suscité des interprétations fonctionnelles contradictoires. L'ancienne interprétation de ces organismes comme des carnivores (Owen 1854) reprise et argumentée par Cooper (1981) a été contestée point par point au cours des dernières années, par des arguments anatomiques, taphonomiques et paléoécologiques qui imposent à présent d'admettre un régime végétarien. La main, avec son énorme pouce spécialisé, semble avoir été capable de fonctions multiples. La locomotion,



très discutée compte tenu des proportions des membres, a pu être étudiée par quelques pistes (Ichnologie). Les données suggèrent une bipédie facultative chez les Plateosauridés et une quadrupédie obligatoire chez les Melanorosauridés.

Pourquoi les Prosauropodes s'éteignent-ils au Toarcien ? Une interprétation simple est qu'il s'agit d'une fausse extinction, la lignée se poursuivant au Dogger (Jurassique moyen) et au-delà, par les Sauropodes proprement dits. Cette interprétation, longtemps en accord avec les données de répartition stratigraphique des Sauropodes, implique que les Prosauropodes ne seraient qu'un « groupe souche » paraphylétique, fondé sur des plésiomorphies. Parmi eux, les Melanorosauridés seraient les ancêtres directs des Sauropodes.

Cette interprétation, longtemps dominante, ne paraît à présent plus tenable. D'une part, les analyses phylogénétiques modernes des Prosauropodes s'accordent toutes, malgré leurs divergences, pour considérer qu'il s'agit d'un groupe naturel (clade), en situation de groupe-frère (et non pas de groupe souche) des Sauropodes au sein des Sauropodomorphes. Cette interprétation est fondée sur la mise en évidence d'un certain nombre d'autapomorphies des Prosauropodes (structure du maxillaire, de la main, de l'ischion, réduction du 5<sup>e</sup> métatarsien...). Ainsi les grands Melanorosauridés seraient seulement convergents avec les Sauropodes, ils s'en distinguent d'ailleurs par des spécialisations différentes de la structure des chevilles et des pieds. D'autre part les découvertes récentes ont modifié le contexte stratigraphique. Si les Prosauropodes forment le groupe-frère des Sauropodes, cela implique que ces derniers en étaient déjà séparés — et existaient donc en tant que tels — dès que les Prosauropodes nous sont connus dans la documentation paléontologique, c'est-à-dire dès le Carnien (Trias supérieur). Selon cette hypothèse les Sauropodes auraient donc existé sous forme d'une « lignée fantôme », inconnue dans la documentation paléontologique du Carnien au sommet du Lias. Or de récentes découvertes (voir ci-dessous) sont venues confirmer cette prévision. Ceci modifie totalement les questions qui se posent. Il faut désormais comprendre comment le partage des écosystèmes s'est effectué entre Prosauropodes et Sauropodes pendant toute leur longue durée d'existence parallèle, et pourquoi les Prosauropodes, mais non les Sauropodes, se sont effectivement éteints à la fin du Lias.

L'étude des Sauropodes a occupé les trois dernières leçons. Pour resituer les choses, on a d'abord rappelé la dizaine d'apomorphies basales diagnostiques des Saurischia, dont la définition phylogénétique (par branche) correspond à « tous les Dinosauria plus proches des oiseaux que de *Triceratops* » (1993). De même, les Sauropodomorpha et parmi eux les Sauropoda ont reçu des définitions phylogénétiques (par branche) en 1996. La diagnose des Sauropodes fait intervenir au moins 5 apomorphies basales (dont la migration dorsale des narines). On a ensuite passé en revue les grandes caractéristiques anatomiques des Sauropodes, ainsi que les « tendances évolutives » qui se manifestent au cours de leur histoire, notamment dans la colonne vertébrale, et sans doute de façon récurrente dans diverses lignées (« cervicalisation » des troncales antérieures, complexification

des pleurocèles, incorporation de troncales postérieures et/ou de caudales antérieures au sacrum...).

On a présenté ensuite l'histoire de la découverte des Sauropodes et le cheminement complexe aboutissant à la reconnaissance du groupe en tant qu'unité systématique. Les découvertes débutent dans le Jurassique d'Angleterre dès les années 1820-1840 mais les ossements gigantesques et dissociés du *Cetiosaurus* (le « saurien baleine ») sont difficiles à interpréter et Owen ne les intègre pas à son concept de Dinosauria (1842), les situant plutôt parmi les Crocodyliens marins (*Opisthocoelia*, 1860). Il faut attendre 1871 pour que des restes assez complets de *Cetiosaurus* découverts près d'Oxford commencent à préciser l'aspect de ces organismes. Toutefois, la scène se déplace rapidement vers l'Amérique du Nord où, à partir de 1877, la célèbre « guerre des dinosaures » entre les équipes de O. Marsh et E. Cope dans l'Utah, le Colorado puis le Wyoming entraîne la découverte en cascade et la description plus ou moins hâtive des genres « classiques » de Sauropodes du Jurassique supérieur, d'où découleront de nombreux problèmes de priorité et de synonymie dont la résolution n'est peut-être pas achevée. (*Diplodocus*, *Camarasaurus* = « *Morosaurus* », *Apatosaurus* = « *Brontosaurus* », etc). Dès 1878 Marsh établit les Sauropoda comme un nouveau sous-ordre de Dinosauria et donne une dizaine de bons caractères diagnostiques du groupe. La compétition entre grands Musées américains, intense jusque dans les années 1920, permet la découverte et la description de nombreux spécimens excellents et de nouveaux taxons, tels *Haplocanthosaurus* et *Barosaurus*. Nous avons relaté la suite de la découverte des Sauropodes, progressivement étendue au monde entier au cours du vingtième siècle, avec des « points chauds » particulièrement en Afrique orientale, en Chine et en Argentine.

Bien que des regroupements des taxons décrits en diverses familles aient été proposés dès la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, aucun arrangement phylogénétique satisfaisant des Sauropodes n'avait pu être réalisé dans le cadre de la systématique traditionnelle. Une étape importante correspond au travail de Mc Intosh (1996) qui sélectionne 17 caractères dont les états semblent particulièrement significatifs pour la phylogénie, toutefois la polarisation de ces états de caractères en termes de plesio- ou d'apomorphies n'est pas encore complètement acquise, et de toutes façons des développements homoplasiques de certains états de caractères dans des lignées distinctes (parallélismes) sont nombreux. Sur ces bases, Holtz (2000) et d'autres ont proposé un schéma provisoire de la structure phylogénétique du groupe que nous retenons ici, à titre d'hypothèse de travail (Fig. 3). Les Sauropodes « primitifs » (notion de « Famille » des Vulcanodontidés ou des Cetiosauridés) conservent basalement des dents spatulées à denticules marginaux et sont surtout connus du Jurassique inférieur et moyen (*Shunosaurus* en Chine, *Haplocanthosaurus* aux USA, *Cetiosaurus* en Europe, *Patagosaurus* en Argentine...). Plus dérivés, les Euhelopidés se spécialisent par la cervicalisation de 3 à 5 vertèbres troncales, aboutissant aux extraordinaires formes chinoises du Jurassique moyen au Crétacé inférieur (*Euhelopus*, *Omeisaurus*, *Mamenchisaurus*...) au cou

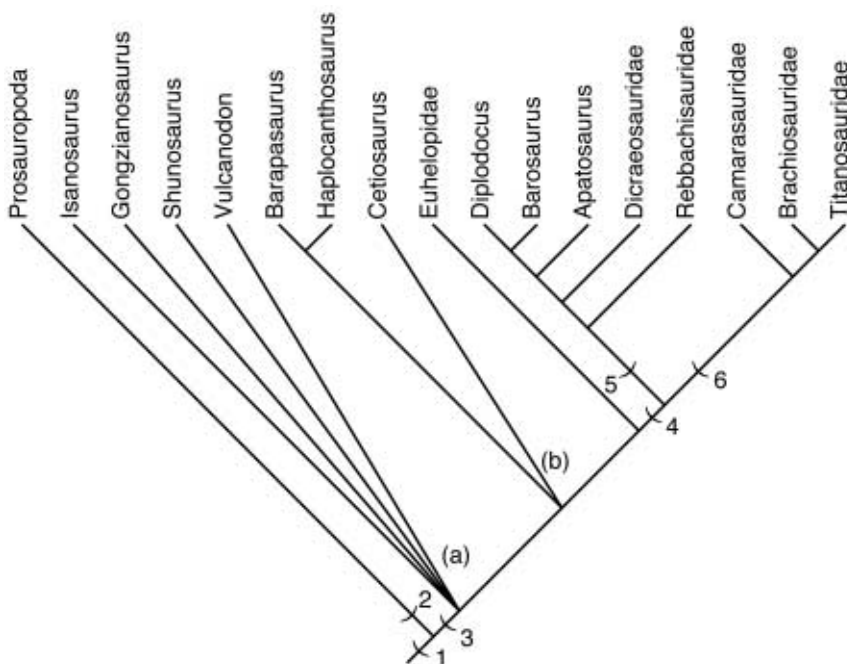


Figure 3 : Cladogramme simplifié hypothétique des Sauropodes. Les « familles » basales (a : Vulcanodontidae, b : Cetiosauridae) sont probablement des « grades évolutifs ». Taxons définis phylogénétiquement comme branches (« stem defined »), voir texte : 1 = Sauropodomorpha, 2 = Prosauropoda, 3 = Sauropoda, 4 = Neosauropoda, 5 = Diplodocoïdea, 6 = Macronaria.

démésuré. Les Neosauropoda, plus dérivés, comprennent la plupart des formes « classiques » du Jurassique supérieur et du Crétacé. Ils se subdivisent en deux groupes-frères (définis phylogénétiquement comme branches) : Diplodocoïdea et Macronaria. Les premiers, diagnostiqués par au moins quatre apomorphies basales, sont des formes généralement graciles, à crâne allongé, avec des dents « en clou » limitées à l'avant des mâchoires, aux narines petites et reculées, à queue très allongée en fouet. À côté des « Rebbachisauridés » du Continental intercalaire Saharien, assez mal connus, on y situe des Dicraeosauridés au cou assez court (*Dicraeosaurus* du Jurassique supérieur d'Afrique orientale, *Amargasaurus* du Crétacé inférieur d'Argentine...) et les Diplodocidés au cou très long (*Diplodocus* et *Barosaurus*, assez graciles, *Apatosaurus*, plus massif) du Jurassique supérieur. Les Macronaria se distinguent par la conservation, au moins basalement, de dents puissantes formant une arcade complète, par un crâne court et élevé, les narines en position supéro-latérales, plus grandes que les orbites. Les Camarasauridés (*Camarasaurus*, *Opisthocoelicaudia*...) ont des métacarpiens

allongés et des proportions massives. Les Brachiosauridés s'en distinguent, entre autres caractères, par les structures et proportions des membres et du cou : *Sauroposeidon*, *Brachiosaurus*, « *Ultrasaurus* », « *Seismosaurus* »... et autres formes voisines du Jurassique supérieur et Crétacé inférieur sont les géants des tétrapodes. Les Titanosauridés (*Titanosaurus*, *Hypselosaurus*...) sont les plus dérivés des Sauropodes, connus jusqu'au Crétacé supérieur, ils différencient de nombreux caractères spécialisés au niveau des dents, des ostéodermes, de la colonne vertébrale et du bassin. Avec des formes comme *Argentinosaurus* et *Antarctosaurus* les Titanosauridés Crétacés comptent aussi parmi les plus grands Sauropodes.

Le problème de l'origine des Sauropodes a été renouvelé, au cours des 20 dernières années, par la découverte de formes de plus en plus nombreuses de Sauropodes « primitifs » d'âge Jurassique inférieur, voire Rhétien ou Triasique. Pendant longtemps, *Vulcanodon*, du Jurassique inférieur du Zimbabwe, avait été le plus ancien Sauropode connu et son évolution directe à partir des Prosauropodes Melanorosauridés paraissait en accord avec les données géographiques et stratigraphiques. Depuis, la découverte de Sauropodes primitifs en Chine (Jurassique inférieur du Séchouan : *Zizhongosaurus*, *Gongxianosaurus*, *Shunosaurus*...), en Inde (*Barapasaurus*...), en Allemagne (*Ohmdenosaurus*), en Australie (*Rhoetosaurus*)... sont venus combler une partie du hiatus stratigraphique existant entre les Sauropodes « classiques » du Jurassique moyen et l'origine supposée du groupe dès le Carnien moyen, s'ils sont bien le groupe-frère (et non pas les descendants) des Prosauropodes (voir ci-dessus). La découverte récente (2000) dans le Rhétien de Thaïlande d'*Isanosaurus*, un Sauropode primitif, ainsi que d'une mandibule de Sauropode dans des terrains d'âge Rhétien au Maroc vont encore dans le même sens. Toutes ces découvertes testent positivement l'hypothèse d'une longue évolution parallèle entre Prosauropodes et Sauropodes et il faut désormais s'attendre à découvrir des Sauropodes d'âges Carnien et Norien (Trias supérieur).

Les problèmes posés par la paléobiologie des Sauropodes sont évidemment dominés par la considération de la taille de ces organismes, et ont donné lieu à des interprétations aussi multiples que divergentes, parfois d'une réjouissante fantaisie, même à rester dans le cadre de la littérature scientifique spécialisée, présumée sérieuse. On a d'abord relaté l'histoire de l'évaluation quantitative des caractéristiques dimensionnelles et pondérales des Sauropodes, en insistant sur les problèmes de méthodes. Compte tenu de la variation de la résistance des matériaux (croissant comme le carré de la taille alors que la charge varie comme son cube) les organismes terrestres sont soumis à des limites dimensionnelles (Galilée 1638). Les Sauropodes ont-ils atteint ces limites ? De fait les seuls autres vertébrés de masses comparables ou supérieures sont des Cétacés, des organismes aquatiques permanents. La poussée d'Archimède minimise pour eux les contraintes auxquelles le squelette est soumis et il n'est donc pas surprenant qu'issue des interprétations initiales d'Owen, l'association des Sauropodes avec une vie aquatique, ou au moins amphibie, ait eu la vie dure et ait coloré la plupart des

interprétations jusque dans les années 1960. Il a fallu attendre 1971 pour que Bakker, sur un solide faisceau d'arguments anatomiques, ichnologiques et taphonomiques puisse enfin « hisser les Sauropodes hors de l'eau », d'où découlent toutes les interprétations paléobiologiques modernes de ces organismes.

Depuis, l'évaluation des caractéristiques limites des principaux tissus des vertébrés ayant des fonctions biomécaniques majeures (os, cartilages, ligaments...) a montré que les Saropodes étaient encore loin des limites (Hokkanen 1986) pour la résistance de ces matériaux, en mode de vie terrestre. En outre, aux très grandes tailles une multitude de détails « constructifs » spécialisés sont mis en œuvre par la sélection naturelle comme par des facteurs épigénétiques, revenant à optimiser la masse squelettique : les Sauropodes en offrent de multiples exemples, analysables par les méthodes de l'ingénieur. Dans ce contexte, on a relaté la controverse célèbre et tellement significative, vers 1910, entre écoles allemande (Tornier) et américaine (Marsh, Hatcher, Holland...) sur la reconstitution des membres des Sauropodes. Tornier, selon la vision typologique issue d'Owen reconstituait (incorrectement) les membres en position latérale, puisque les Sauropodes sont des reptiles. Les Américains fidèles à la vision anatomo-fonctionnelle issue de Cuvier, reconstituaient (correctement) les membres en position érigée (voir aussi K. Padian, in Annuaire 2001-2002, pp. 473-476).

Mais les très grandes tailles ne posent pas que des problèmes de poids, de forme et de résistance des matériaux à des êtres vivants. Nous avons discuté le problème de la régulation thermique aux grandes tailles, le problème des structures de populations et de démographie, les adaptations liées aux positions différentes du centre de gravité, par exemple chez Diplodocidés et Brachiosauridés, les problèmes d'hémodynamique... Le modèle anatomo-physiologique quantifié proposé par Gunga (1995) pour *Brachiosaurus* souligne la plausibilité d'une forme d'endothermie (Voir aussi in Annuaire 1999-2000, p. 521) et Paul (1998) synthétise sous le terme de « Terramegathermy » le modèle d'écophysiologie particulier propre aux Sauropodes, dans lequel une physiologie thermométabolique de type endotherme apparaît évolutivement comme un pré-requis et non comme la conséquence de la grande taille. Mais comment cette grande taille était-elle atteinte au cours de l'ontogénie ? À la suite de nos propres recherches, des travaux récents (Curry-Rogers 1999, Sander 2000...) ont souligné la grande vitesse de croissance des Sauropodes et même les différences temporelles spécifiques de dynamique de croissance entre taxons différents de Sauropodes partageant le même écosystème (Tendaguru, Jurassique supérieur). Enfin des données toutes récentes (Sander et Buffetaut) soulignent que le « style de croissance » propre aux Sauropodes était déjà établi très précocement dans ce groupe (dès le Rhétien chez *Isanosaurus*) et différait de la croissance moins active et plus cyclique des Prosauropodes. Ainsi l'origine même des Sauropodes pourrait être liée à une « innovation évolutive » permettant d'atteindre plus rapidement une plus grande taille, ce qui pourrait, selon Sander, être lié à l'évolution de structures pulmonaires de type avien. En outre la longue coexistence des Prosauropodes et

des Sauropodes, et finalement le succès des seconds aurait été sous-tendu par des « traits d'histoire de vie » différents dans les deux groupes-frères, et liés à la dynamique de croissance.

### 1.b. — Séminaire : Biominéralisation

Séminaire organisé en deux journées, (soit 12 heures), amphithéâtre Guillaume Budé, 15 et 16 mai 2003, en partenariat avec la Chaire de Chimie de la matière condensée (Professeur Jacques Livage).

Jeudi 15 mai :

9 h 30 : *Présentation du Séminaire*

par **A. de Ricqlès** et **J. Livage**, Professeurs au Collège de France.

#### Première partie : La diversité des modèles biologiques

10 h : *La chimie des oxydes de fer, du cluster à l'oxyde en milieu naturel ; ferrhydrites, rouilles vertes et magnétobactéries*, par **Jean-Pierre Jolivet**, Professeur, Université Paris VI.

10 h 40-11 h 20 : *Les protéines contrôlant la biominéralisation chez les bivalves*, par **Frédéric Marin**, UMR 5561, Université de Bourgogne.

11 h 40-12 h 20 : *Le modèle de la coquille d'œuf d'oiseau*, par **Yves Nys**, Directeur de Recherches, INRA, Tours.

14 h 20 : *Biominéralisation chez les crustacés : stratégies de stockage du Calcium*, par **Gilles Luquet**, UMR 5548, Université de Bourgogne.

15 h : *Interactions entre réseau organique et réseau minéral à l'échelle supramoléculaire : le crabe et l'os*, par **Marie-Madeleine Giraud-Guille**, (EPHE/Paris VI).

15 h 40-16 h 20 : *L'endolympe, milieu précurseur de la biominéralisation de l'otolithe*, par **Patrick Payan**, Professeur, Université de Nice Sophia-Antipolis.

16 h 40-17 h 20 : *Biominéralisation des otolithes chez le poisson zèbre (*Danio rerio*)*, par **Philippe Herbomel**, (Biologie du développement, Institut Pasteur).

Vendredi 16 mai :

9 h : *Des ions au récif de corail : comment les coraux construisent-ils leur squelette ?*, par **Denis Allemand**, Professeur, Université de Nice Sophia-Antipolis, Directeur du Centre scientifique de Monaco.

#### Deuxième partie : les minéralisations apatitiques des vertébrés

9 h 40-10 h 20 : *Les apatites des tissus durs : caractéristiques physico-chimiques et conséquences biologiques*, par **Christian Rey**, Professeur, Université de Toulouse.

10 h 40 : *Protéines non collagéniques des matrices de la dentine et de l'émail : implications dans la minéralisation ou molécules de signalisation ?*, par **Michel Goldberg**, Professeur, Université Paris V, Faculté de Chirurgie dentaire, EA 2496.

11 h 20 : *Données récentes sur les matrices contrôlant la biominéralisation apatitique : le modèle de l'os*, par **Louise Zylberberg**, Directeur de Recherches au CNRS, UMR 8570, MNHN/Paris VI.

### **Troisième partie : de la biogénèse à la fossilisation**

14 h : *Silice biogénique et silice chimique*, par **Thibaud Coradin**, UMR CNRS 7574, Université Paris VI.

14 h 40-15 h 20 : *La silicification des bactéries de l'Archéen inférieur (3,5 milliards d'années) jusqu'au Cénozoïque (10 millions d'années)*, par **France Westall**, Directeur de Recherches au CNRS, Orléans.

15 h 40 : *Détermination spectroscopique de l'origine biologique de la matière organique dans les roches archéennes*, par **Didier Gourier**, Professeur à l'École Supérieure de Chimie de Paris.

16 h 20 : *Historique des idées sur les processus de biominéralisation*, par **Yves Bouligand**, Directeur de Recherches, EPHE, Angers.

17 h : Discussion générale et conclusions.

Le terme commode de biominéralisation recouvre un champ très vaste : celui de l'étude des minéralisations biologiques. Les êtres vivants sont très généralement capables d'associer intimement des matières organiques cytoplasmiques ou extracellulaires à divers minéraux figurés, qui vont ainsi se retrouver soit au sein des cellules elles-mêmes, soit plus ou moins intimement associés à des matrices extracellulaires souvent très spécifiques.

Dans les deux cas, il apparaît très clairement que ce sont les activités cellulaires elles-mêmes qui, de quelque façon, contrôlent directement ou indirectement la production, le dépôt, voire la résorption des biominéraux. Il existe donc une propriété biologique très générale d'association intime entre la matière organique du vivant et une phase minérale rigide élaborée par l'activité biologique. C'est l'étude de cette propriété, sous ses divers aspects, qui constitue un sujet original de recherche, celui des Biominéralisations. Ce très vaste domaine va concerner à la fois l'analyse descriptive des tissus minéralisés des êtres vivants faisant partie de l'organisme, squelettes par exemple, mais aussi celle des productions minéralisées d'origine biologique telles que concrétions ou coquilles d'œufs. Dans tous les cas les études porteront, au-delà de la description, sur la compréhension des mécanismes d'élaboration ou de destruction des biominéraux.

Au-delà de ces considérations se posera évidemment le problème du rôle, des fonctions biologiques, en fait très variées, des biominéralisations. Finalement, à quoi servent les squelettes ? Fonctions mécaniques patentes, évidemment, chez les organismes terrestres ou aériens de grande taille, mais peut être tout simplement, à l'origine, fonctions d'excrétion et de détoxification cellulaire. À plus vaste échelle, on pourra s'interroger sur les conséquences générales des biominéralisations dans l'évolution à long terme de la vie et du devenir de la planète qui la porte.

On le voit, la biominéralisation se situe aux confins de l'organique et du minéral : son étude, typiquement multi- ou interdisciplinaire, requiert des approches techniques très variées : histologie, cytologie ultrastructurale, biochimie, biophysique, cristallographie, chimie... en retour cette problématique intéresse une multitude de domaines théoriques ou appliqués. D'une certaine manière, il n'y aurait que peu de géologie stratigraphique et de chronostatigraphie sans l'empilement des couches sédimentaires, pour beaucoup constituées par l'accumulation de microfossiles, ou de leurs débris, résultats ultimes de biominéralisations intervenues peut-être depuis les origines de la vie sur notre globe. À une autre échelle, comme nous l'avons vu l'année dernière à l'occasion du séminaire sur la « limite Crétacé-Tertiaire » (Annuaire 2001-2002, pp. 476-479), une propriété générale des tissus durs minéralisés est celle de l'enregistrement du temps par de l'épaisseur de matière. Grâce au modèle accréionnel de constitution des squelettes, très fréquent dans les processus de biominéralisation, s'est développée la « sclérochronologie » avec ses multiples aspects. Un des modèles les plus performants à cet égard nous est fourni par la structure des otolithes. Mais d'autres biominéralisations, telles la coquille des bivalves, ou le ciment dentaire, constituent eux aussi d'admirables enregistreurs du temps biologique.

Sans les biominéralisations, il n'y aurait, et pour cause, ni odontologie, ni arthrologie, ni ostéologie, ni anatomie, histologie et physiologie squelettique, humaine ou comparative, normale ou pathologique, dans toute leur diversité... Si, en tant que vertébrés, nous ne formions pas sans y penser toutes ces biominéralisations, quelle simplification pour les cursus universitaires et quel bénéfice pour la Sécurité sociale !...mais aussi, plus sérieusement, ainsi que Gould nous y invite dans La vie est belle, quels autres cheminements peu imaginables la vie terrestre aurait-elle pris...

Bien entendu il n'y aurait pour ainsi dire pas non plus de paléontologie sans les biominéralisations. On sait que dans l'immense majorité des cas les fossiles sont les restes de squelettes sensu lato, résultats de processus de biominéralisation. Ainsi, en général, pas de squelette pas de fossile, sauf circonstances assez exceptionnelles comme nous l'avons vu lors du séminaire « Taphonomie, fossilisation, paléobiochimie, ADN fossile » organisé en mai 2001 (voir Annuaire 2000-2001, pp. 439-447). Mais aux limites de la problématique des biominéralisations proprement dites se posent divers problèmes de fossilisations exceptionnelles. Ainsi pour la phosphatation des fibres musculaires de poissons, voire de membranes alaires de ptérosaures, dans les gisements Crétacés de la Chapada de Arraripe au Brésil. Ainsi pour divers « *Lagerstätten* », à commencer par les désormais célèbres gisements du Protérozoïque supérieur de Chine du Sud qui ont conservé des gastrulas et morulas phosphatisées. Ainsi pour les gisements Cambriens de Chen Yang, toujours en Chine, et les célèbres schistes de Burgess, au Canada, qui ont conservé tous les détails d'organismes aux corps mous, dépourvus de squelettes minéralisés, avec un luxe de précision inouï. Dans de tels cas on ne peut pas parler véritablement de biominéralisations, puisque les



minéraux formant en fin de compte les fossiles sont le fruit de substitutions chimiques post mortem n'ayant rien à voir avec l'activité biologique des organismes fossilisés eux-mêmes. Il est cependant évident que leur fossilisation a découlé d'une interaction chimique extrêmement rapide et précise entre leur matière organique constitutive et l'environnement abiotique, sans doute par l'entremise d'activités bactériennes spécifiques.

La relative rareté des fossiles figurés avant « l'explosion Cambrienne », il y a quelque 545 millions d'années tient à la fois à la taille probablement microscopique de la plupart des organismes précambriens, mais aussi à la rareté ou à l'absence de certaines biominéralisations. Et pourquoi, à partir du Cambrien inférieur, passe-t-on « brusquement » des « small shelly fossils » du Protérozoïque terminal de dimensions millimétriques, à des organismes Cambriens dont les squelettes sont de dimensions centimétriques, voire décimétriques ? Pourquoi cette transformation semble-t-elle intéresser de façon à peu près simultanée des phyla d'organismes très divers, probablement déjà séparés les uns des autres depuis des dizaines, voire des centaines de millions d'années et utilisant parfois des biominéraux très différents ?

Comme l'ont montré les divers exposés au cours de ces deux journées, les processus de biominéralisation paraissent extrêmement variés à divers points de vue. Du côté des minéraux impliqués si l'on y retrouve souvent divers cations métalliques (Sodium, Potassium, Magnésium) le Calcium est le plus souvent représenté. Ils sont associés à des radicaux anioniques également variés, le plus souvent carbonates et phosphates, mais aussi sulfates, citrates, oxalates, urates... Les carbonates de Calcium peuvent revêtir des formes minérales diverses : calcite, aragonite...parfois on a affaire à des minéraux plus « exotiques » (pour le vertébriste !) tel le sulfate de strontium chez les Rhizopodes, ou la silice chez les Radiolaires, beaucoup de Spongiaires et les Diatomées. Dans tous les cas, et dans des conditions bien définies de concentration, d'oxydo-réduction et de pH des milieux intra- ou extracellulaires, il va y avoir passage de l'état dissout à l'état solide. Ce changement de phase est favorisé ou inhibé par la présence d'autres ions mais plus spécifiquement de substances organiques, en particulier des phospholipides, des protéoglycanes, des collagènes...qui opèrent un véritable contrôle biologique du dépôt minéral. Ce contrôle fait intervenir des boucles complexes et spécifiques de rétroaction dont on commence, comme on l'a montré au cours des exposés, à percer les secrets sur certains modèles biologiques. En outre, les biominéralisations interviennent, au moins chez les métazoaires, en liaison avec des couches tissulaires variées selon les divers phyla, généralement l'ectoderme chez les Protostomiens, le mésoderme chez les Deuterostomiens.

Au-delà de l'immense diversité apparente des processus de biominéralisation et des structures des tissus minéralisés qui en résultent dans les différents Embranchements, existe-t-il une unité historique ultime de la biominéralisation, ou bien les processus correspondants sont-ils apparus de multiples fois et indépendamment dans des lignées déjà séparées ? Cette dernière interprétation est

celle que suggère une lecture littérale de « l'explosion Cambrienne », telle qu'elle est restituée par la paléontologie. Toutefois la biologie moléculaire suggère de façon de plus en plus insistante une autre vision. En étudiant les matrices organiques associées aux biominéralisations, et de plus en plus les gènes correspondants, ne serait-il pas possible de reconstituer une sorte d'arbre généalogique des matrices biominéralisantes s'enracinant bien avant la dichotomie entre Proto- et Deutérostomiens et remontant peut-être très précocement dans le Pré cambrien ? C'est ce que suggèrent, au moins en partie, diverses études en cours de phylogénie moléculaire.

Enfin, on ne peut ignorer les étonnantes qualités mécaniques de certains biominéraux. Du fait que leur dépôt est spécialement contrôlé et modulé par l'activité de cellules et de tissus et par la présence de matrices organiques, les biominéraux peuvent acquérir des propriétés physiques, texturales, structurales et donc mécaniques tout à fait particulières et remarquables, qui intéressent les ingénieurs : on peut parler de véritables biomatériaux naturels. Un exemple en est les extraordinaires « contreplaqués biologiques » plus ou moins minéralisés produits aussi bien par les arthropodes que par les vertébrés. D'un autre point de vue, ces performances remarquables interpellent le chimiste : pour construire un émail dentaire, nul besoin d'un four à 1 100 degrés ou de pressions extrêmes : cela se fait à la température ordinaire au niveau de la jonction dermo-épidermique buccale. C'est donc de la « chimie douce » et c'est pourquoi ce séminaire concerne tout autant la Chaire de Chimie de la matière condensée que celle de Biologie historique et Évolutionnisme : cela a été un plaisir de le co-organiser avec le Professeur Jacques Livage et ses collaborateurs. Je remercie vivement mon collègue et collaborateur le Dr Jean-Yves Sire, Directeur de recherches au CNRS, de son aide efficace dans l'organisation de ces journées.

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

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

- DEA Biodiversité : génétique, histoire et mécanisme de l'Évolution (DEA commun aux Universités Paris 6, Paris 7, Paris 11 au MNHN et à l'INA-PG). Séminaire Développement et Évolution. Matinée : Les Hétérochronies, 10 octobre 2002, Jussieu.

**2.b. Participation au Colloque « Gènes et Culture »** du Collège de France, organisé par les Professeurs J.-P. Changeux et G. Fussman, 15-16 octobre 2002. Conférence : Histoire naturelle, Neurosciences, Société : quelques réflexions sur « La mal mesure de l'Homme » en hommage à Stephen Jay Gould.

**2.c. Hommage à André Adoutte**, 17-18 octobre 2002 : Colloque organisé avec le soutien du CNRS, des Universités Paris 6, Paris 7 et Paris 11, du Collège de France, de la Société française de Biologie du développement, de la Société

Française de Systématique, de l'Association Paléontologique Française, etc. sur le Campus Jussieu : Co-organisation et Conférence d'introduction.

**2.d. Méthodes quantitatives en Paléontologie.** École thématique organisée par la formation permanente du CNRS : Conférence invitée : La paléohistologie : Saint-Rémy-les-Chevreuse, 14 janvier 2003.

**2.e. Hommage à Stephen Jay Gould,** 23 et 24 janvier 2003 : Colloque organisé avec le soutien de l'Académie des Sciences, du Collège de France, de la Société Française de Systématique, de l'Association Paléontologique Française, etc. à l'Amphithéâtre de la Galerie de l'Évolution du MNHN : Co-organisation et Conférence d'introduction.

## RECHERCHE

### 1. Généralités, statuts et situation institutionnelle (juin 2003)

L'UMR 8570 CNRS/MNHN « Évolution et adaptations des systèmes ostéo-musculaires » est dirigée depuis deux ans par le Dr Sabine Renous, Directeur de recherches au CNRS, et le Professeur Jacques Castanet (Université Paris 6) a pris la fonction de Directeur Adjoint de l'Unité. La Chaire de Biologie historique et l'Évolutionnisme du Collège de France, dirigée par A. de Ricqlès, y est rattachée vis-à-vis du CNRS. La restructuration de l'Unité en quatre équipes proposée par la direction de l'UMR, telle qu'indiquée dans l'Annuaire 2001-2002 (pp. 479-482) n'a pas rencontré l'assentiment du CNRS et l'Unité a été mise en restructuration (FRE), dans le cadre du processus, toujours en cours, de contractualisation du MNHN. Parallèlement, l'Unité est en cours de reconnaissance par l'Université Paris VI Pierre et Marie Curie (Jussieu), dans le cadre de la Convention générale entre cette Université et le MNHN.

Sans préjuger de la restructuration définitive de l'Unité et compte tenu du contexte exposé ci-dessus, il m'a paru préférable pour cette année encore de conserver le cadre de présentation de nos thématiques de recherche déjà utilisé pour les années précédentes. Celui-ci ayant été déjà exposé et commenté en détail dans de précédents Annuaires (1999-2000 pp. 522-527, 2000-2001 pp. 448-456 et 2001-2002 pp. 482-483) il n'a pas paru nécessaire d'y revenir ici.

### 2. Activités de recherche 2002-2003 et travaux en cours

#### *Publications scientifiques*

2002 (suite)

**Castanet, J.** 2002. Amphibiens et Reptiles non aviens : un matériel de choix en squeletteochronologie. Bull. Soc. Herpetol. Fr., 103 : 21-40.

**Cubo, J., Berge, C., Quilhac, A., Margerie, E. de & Castanet, J.** 2002. Heterochronic patterns in primate evolution : evidence from endochondral ossification. Eur. J. Morphol., 40 (2) : 81-88.

**Delgado, S., Davit-Béal, T. & Sire, J.-Y.** 2002. The dentition and tooth replacement pattern in *Chalcides* (Squamata, Scincidae). J. Morphol., 256 (2) : 146-159.

Diekwisch, T.G.H., Berman, B.J., Anderton, X., Gurinsky, B., Ortega, A.J., Satchell, P.G., Williams, M., Arumugham, C., Luan, X., McIntosh, J.E., Yamane, A., Zeichner-David, M., Carlson, D.S., **Sire, J.-Y.** & Shuler, C.F. 2002. Membranes, minerals, and proteins of developing vertebrate enamel. Microsc. Res. Techn., 59 (5) : 373-395.

Esteban, M., Sanchez-Herraz, M.J., Barbadillo, L.J., **Castanet, J.** & Marquez, R. 2002. Âge, size, temperature, and advertisement calls in two Spanish populations of *Pelodytes punctatus*. Amphibia-Reptilia, 23 : 249-258.

Faivre, L., Megarbané, A., Al Swaid, A., **Zylberberg, L.**, Campos-Xavier, A.B., Bracq, D., Mallet, L., Munich, A., Bonaventure, J. & Cormier-Daire, V. 2002. Homozygosity mapping of a Weill-Marchesani syndrome locus to chromosome, 19 p. 13.3-p. 13.2. Human Genet., 110 : 366-370.

Gayet, M., **Meunier, F.J.** & Werner, C. 2002. Diversification in Polypteriformes and special comparison with the Lepisosteiformes. Paleontology, 45 : 361-376.

Khemiri, S., Gaamour, A., **Zylberberg, L.**, **Meunier, F.J.** & Romdhane, M.S. 2001. Comparative study of dorsal fin ray, opercula bones, otolith, scales and vertebrae for determining the age and growth of *Boops boops*. Cah. Biol. Mar., 42 : 345-362.

**Margerie, E. de**, 2002. Laminar bone as an adaptation to torsional loads in flapping flight. Journal of Anatomy, 201 : 521-526.

**Meunier, F.J.**, Journiac, N., Lavoué, S. & Rabet, N. 2002. Caractéristiques histologiques des marques de croissance squelettique chez l'atipa, *Hoplosternum littorale* (Hancock, 1828) (Teleostei, Siluriformes), dans le marais de Kaw (Guyane française). Bull. Fr. Pêche Pisc., 364 : 49-69.

**Meunier, F.J.**, Béarez, P. Pruvost, P. & Desoutter, M. 2002. Les poissons rapportés au Muséum par Alcide d'Orbigny : statut actuel et anecdotes. C. R. Palevol., 1 : 517-525.

Reisz, R.R. & **Laurin, M.** 2002. The reptile *Macroleter*, the first vertebrate evidence for correlation of Upper Permian continental strata of North America and Russia. Reply. Geological Society of America Bulletin, 114 (9) : 1176-1177.

**Sire, J.-Y., Davit-Béal, T., Delgado, S., Van Der Heyden, C. & Huysseune, A.** 2002. The first generation teeth in non-mammalian lineages : evidence for a conserved ancestral character ? Microsc. Res. Techn., 59 : 408-434.

**Sire, J.-Y.** & Huysseune, A. 2002. Formation of skeletal and dental tissues in fish : A comparative and evolutionary approach. Biol. Rev., 78 : 219-249.

Verreijdt, L., Vandervennet, E., **Sire, J.-Y.** & Huysseune, A., 2002. Developmental differences between cranial bones in the zebrafish (*Danio rerio*) : some preliminary light and TEM observations. Connect. Tiss. Res., 43 : 109-112.

**Zylberberg, L., Meunier, F.J.** 2002. Structural peculiarities of the tubercles in the skin of the turbot *Scophthalmus maximus* (L. 1758) (Osteichthyes, Pleuronectiformes, Scophthalmidae). J. Morphol., 258 : 84-96.

### 2003 & sous presse

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

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

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

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

Morvan-Dubois, G., Leguellec, D., Garonne, R., **Zylberberg, L.** & Bonnaud, L. 2003. Phylogenetic analysis of vertebrate fibrillar collagens locates the position of zebrafish type I alpha 3 chain and suggests an evolutionary link between collagen alpha chains and Hox clusters. Mol. Evol. (in press).

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

**Ricqlès, A. de**, Padian, K., Horner, J., Lamm, E.T. & Myhrvold, N. 2003. Ostohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda : Aves). J. Vert. Pal., 23 (2) : 373-386.

**Ricqlès, A. de**, Padian, K. & Horner, J. 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. Ann. Paléontol., 89 : 67-101.

Steyer, J.-S., **Laurin, M., Castanet, J.** & **Ricqlès, A. de.** 2003. First histological and skeletochronological data on temnospondyl growth ; palaeoecological and palaeoclimatological implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology, 16 pages, 6 figures (sous presse).

Vallin, G. & **Laurin, M.** 2003. Cranial morphology and affinities of *Microbrachis*, and a reappraisal of the phylogeny and lifestyle of the first amphibians. J. Vertebr. Pal. (in press).

**Zylberberg, L.**, Chanet, B., Wagemans, F. & **Meunier, F.J.** 2003. Structural peculiarities of the integumental bony tubercles in the turbot, *Psetta maxima* (Osteichthyes, Pleuronectiformes, Scophthalmidae). J. Morph., 258 : (sous presse).

### *Participation à des Congrès*

#### **2002** (suite)

Bonnaud, L., Casane, D., **Delgado, S.**, **Laurin, M.**, **Sire, J.-Y.** & Girondot, M. 2002. Molecular biology and the early evolutionary history of vertebrate skeleton proteins : the case of amelogenin. (Prest. orale L. Bonnaud), *In* « Journées Développement et évolution, un hommage à André Adoutte ». 17 octobre 2002, Paris.

**Castanet, J.**, **Cubo, J.**, **Margerie, de E.** & **Quilhac, A.** 2002. Microstructures osseuses et contraintes biomécaniques. 19<sup>e</sup> journées du Club locomotion et Motricité Rythmique. Paris, UPMC 3-4 octobre. (Sur invitation. Résumé dans les comptes rendus des journées).

**Laurin, M.** 2002. The advantages of phylogenetic nomenclature in paleontology. Sixth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, « Biodiversity in the Information Age », septembre 2002, Patras, Grèce, 263 (abstract).

**Laurin, M.** 2002. La Nomenclature Phylogénétique : la seconde révolution cladiste ? Dijon, 22 novembre 2002.

**Laurin, M.** 2002. L'origine des lissamphibiens et des amniotes. École thématique interdisciplinaire, CNRS-INRA, Berder (Morbihan, France), 17-23 mars 2002.

**Meunier, F.J.**, Béarez, P. Pruvost, P. & Desoutter, M. 2002. Les poissons rapportés au Muséum par Alcide d'Orbigny : statut actuel et anecdotes. Colloque Alcide d'Orbigny, Paris. 4-6 juillet 2002 (communication orale).

**Meunier, F.J.** 2002. Les poissons des grottes de La Garenne (Vallée de la Creuse). Colloque « Patrimoine en Loir-et-Cher », Blois, 16-17 novembre 2002 (communication orale).

**Ricqlès, A. de**, Padian, K. & Horner, J.R. 2002. (Plenary Lecture) On the bone histology of some Triassic Pseudosuchian archosaurs and related taxa : a preliminary report. International Symposium on Terrestrial Mesozoic Ecosystems (juillet 2002) Cape Town, Congr Abst. : 10.

## 2003 &amp; sous presse

Aujard, F., **Croci, S.**, **Castanet, J.**, Perret, M., **Cubo, J.** & **Margerie, E. de**. 2003. Validation de la méthode squelettochronologique pour l'estimation de l'âge chez *Microcebus murinus* (Primates « prosimii ») Congr. conjoint Société francophone de chronobiol. et de la Société d'Écophysiol. Saint-Étienne, 10-11 juin, Résumé.

**Cubo, J.**, **Ponton, F.**, **Margerie, E. de** & **Castanet, J.** 2003. Déterminisme des microstructures osseuses chez les Sauropsidés. Congr. Soc. Herpetol. Fr. Banyuls, 2-5 juillet.

**Cubo, J.**, Azagra, D., **Margerie, E. de**, Casinos, A. & **Castanet, J.** 2003. Détection de l'hétérochronie à l'aide d'une fonction mathématique décrivant la variation ontogénique de la forme des os. 3<sup>e</sup> Symposium de Morphométrie et Évolution des formes, Paris.

**Davit-Béal, T.** & **Sire, J.-Y.** 2003. Modifications de certaines caractéristiques dentaires au cours de l'ontogénèse d'un tétrapode polyphyodont, *Pleurodeles walt* (amphibien urodèle). 6<sup>e</sup> Journées Françaises de la Biologie des Tissus Minéralisés. Nice, France, juin.

Huysseune, A., Thaeron, C., Laurenti, P. & **Sire, J.-Y.** 2003. *eve* involvement in initial patterning of zebrafish Teeth and terminal ameloblast differentiation. European Zebrafish and Medaka Meeting, Paris, juin.

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

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

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

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

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

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

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

### *Chapitres d'ouvrages*

#### 2002 (suite)

McCurdy, W.J., Panfili, J., **Meunier, F.J.**, Geffen, A.J. & Pontual, H. de. 2002. Préparation des pièces calcifiées, pp. 331-357, *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (éd.), Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD, Brest, France, 464 p.

McCurdy, W.J., Panfili, J., **Meunier, F.J.**, Geffen, A.J. & Pontual, H. de. 2002. Preparation of calcified structures, pp. 331-357, *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (eds), Manual of Fish sclerochronology. Ifremer-IRD coédition, Brest, France, 464 p.

**Meunier, F.J.** 2002. Écailles, pp. 58-64 ; Squelette, pp. 65-88, *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (éd.), Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD, Brest, France, 464 p.

**Meunier, F.J.** 2002. Scales, pp. 58-64 ; Skeleton, pp. 65-88, *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (eds), Manual of Fish sclerochronology. Ifremer-IRD coédition, Brest, France, 464 p.

**Meunier, F.J.** & Panfili, J. 2002. Historique, pp. 23-28 ; *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (éd.), Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD, Brest, France, 464 p.

**Meunier F.J.** & Panfili J. 2002. Historical, pp. 23-28 ; *in* Panfili J., Pontual, H. de, Troadec H. & Wright P.J. (eds), Manual of Fish sclerochronology. Ifremer-IRD coédition, Brest, France, 464 p.

Panfili, J., **Meunier, F.J.**, Mosegaard, H., Troadec, H., Wright, P.J. & Geffen, A.J. 2002. Glossaire, pp. 373-384, *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (éd.), Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD, Brest, France, 464 p.

Panfili, J., **Meunier, F.J.**, Mosegaard, H., Troadec, H., Wright, P.J. & Geffen, A.J. 2002. Glossary, pp. 373-383, *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (eds), Manual of Fish sclerochronology. Ifremer-IRD coédition, Brest, France, 464 p.



**Ricqlès, A. de.** 2002. Dinosaur physiology : hot, cold or lukewarm ? 79-88 *in* Dinosaurs, the science behind the stories (J.G. Scotchmoor and B.H. Breinhaupt, D.A. Springer, A.R. Fiorillo, Eds.) Soc. Vert. Pal. /The Paleontol. Soc. / Amer Geol. Inst. Publ.

Wright, P.J., Panfili, J., Folkvord, A., Mosegaard, H. & **Meunier, F.J.** 2002. Validation directe, pp. 114-128, *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (éd), Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD, Brest, France, 464 p.

Wright, P.J., Panfili, J., Folkvord, A., Mosegaard, H. & **Meunier, F.J.** 2002. Direct validation, pp. 114-127, *in* Panfili, J., Pontual, H. de, Troadec, H. & Wright, P.J. (eds), Manual of Fish sclerochronology. Ifremer-IRD coédition, Brest, France, 464 p.

### *Chapitres d'ouvrages*

#### **2003 & sous presse**

Gayet, M. & **Meunier, F.J.** Palaeontology and Palaeobiogeography. *In* : Catfish, Kapoor, B.G., Arratia, G., Chardon, M. & Diogo, R. (eds). Oxford & IBH Publishing, Enfield, New Hampshire, USA (in press).

**Ricqlès, A. de** & Padian, K. 2003. Fossils and Paleobiology, pp. 137-145, *in* Keywords and concepts in evolutionary developmental Biology. (B.K. Hall and W.M. Olson, Eds). Harvard Univ. Press.

### *Éditions d'ouvrages*

#### **2002 (suite)**

**Meunier, F.J.**, Éd., 2002. G. Rondelet, « L'Histoire entière des Poissons », Éditions CTHS, Collection CTHS Sciences N° 2, Paris.

### *Commentaires d'ouvrages*

#### **2002 (suite)**

**Meunier, F.J.** Commentaire de : Tots els peixos del mar Catalan. Diagnòsis i claus d'identificació, 2001, Mercader, L., Lloris, D. & Rucabado, J., Institut d'Estudis Catalans (ed.), Barcelone, 351 pages. *In* Cybium, 2002, 26 (3) : 178.

Meunier, F.J. Commentaire de : Ce Poisson notre ancêtre ? 2001, Hénon, C., Coll. Science, Histoire et Société, PUF (éd.), Paris, 237 pages. *In* Cybium, 2002, 26 (3) : 234.

*Diffusion et valorisation des connaissances***2002** (suite)

**Laurin, M.** 2002b. La conquête de l'environnement terrestre par les vertébrés. *Géochronique* 84 : 30-32.

**Meunier, F.J.**, Béarez, P. & Pruvost, P. 2002. Alcide d'Orbigny ichtyologiste. In P. Taquet (éd.), *Un voyageur naturaliste, Alcide d'Orbigny. Du Nouveau Monde au passé du monde*, pp. 21-23, MNHN-Nathan, Paris.

**Meunier, F.J.** & d'Hondt, J.-L. 2002. Préface à « *L'Histoire entière des Poissons* », G. de Rondelet, pp. 6-26. (F.J. Meunier...d.), Éditions CTHS, Collection CTHS Sciences N° 2, Paris.

**Ricqlès, A. de.** 2002. Travaux de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme. *Annuaire du Collège de France* 2001-2002 : 467-492.

**2003 & sous presse**

**Ricqlès, A. de.** 2003. Stephen Jay Gould, 1942-2002. *Universalia*, Paris : 441-442.

**Ricqlès, A. de.** 2003. L'intrusion de la contingence historique — Présentation de « The structure of Evolutionary Theory » par S.J. Gould., p. 81, in *Science et Avenir*, Hors Série, Le Monde selon Darwin, avril/mai 2003.

Trueb, L. & **Laurin, M.** 2003. The appearance of limbed vertebrates — the stegocephalians. In *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 10 pp., 7 fig. (sous presse).

## ANNEXES

**I. Collaborations avec des chercheurs français et étrangers****2002-2003** (avant le 30 juin)

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

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

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

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

— Docteur **Ariane Burke** (Université du Manitoba, Winnipeg, Canada). Reçue en tant que Professeur invitée, Paris 6. Printemps 1999. Analyse expéri-

mentale de la dynamique de croissance osseuse et dentaire chez les jeunes porcs (J. Castanet).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

— 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).

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

— Professeur **Robert Reisz** (Université de Toronto, Canada). Paléoanatomie et phylogénie Tétrapodes (M. Laurin).

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

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

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

— Professeur **M. Telles Antunes** (Université Nova de Lisbonne, Portugal) et **M. O. Mateus** (Museo de Lourinha, Portugal). Embryons de dinosaures du Portugal (A. de Ricqlès).

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

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

## II. Missions lointaines ou à l'étranger

### 2002 (suite)

— **A. de Ricqlès**. Participation au 4<sup>e</sup> Congrès de la Société Italienne d'Herpétologie (sur invitation). Herculanium (Italie), 17-24 juin.

— Afrique du Sud (juillet-août 2002). Participation à l'International Symposium on terrestrial Mesozoic Ecosystems (Plenary lecture). Cape Town, et séjour de recherche.

### 2003 (avant le 30 juin)

— **F.J. Meunier**. Une semaine dans le Marais de Kaw — Ponton flottant de l'IRD (Guyane) : inventaire des poissons.

— **J.-Y. Sire**. Une mission d'une semaine à l'Université de Gand, Belgique dans l'équipe du Prof. A. Huysseune.

## III. Directions de thèses

### 2002-2003

— **Davit-Béal, Tiphaine** (Assistante Dentaire, Université Paris 5), 2000-2004. Recherche du gène de l'amélogénine chez les amphibiens urodèles. Direction : **J.-Y. Sire**.

— **Delgado, Sidney** (ATER, Collège de France). Étude de l'expression du gène de l'amélogénine lors du développement des dents et des ostéodermes de reptiles. Direction : **J.-Y. Sire**. Thèse soutenue le **19 décembre 2002**. Mention très honorable avec félicitations du Jury.

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

— **Jégu, Michel** (CR1, IRD). La structure biogéographique de l'ichthyofaune amazonienne à partir du cas des Serrasalminae (Teleostei : Characiformes) en Amazonie orientale (soutenance sept.-oct. 2003). Direction : **F.J. Meunier**.

— **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), 2000-2004. Différenciation histologique des os longs au cours de la croissance chez le canard en fonction des sollicitations biomécaniques. Direction : **J. Castanet**.

— **Parisi, Béatrice**. « Phylogénie du clade *Calophysus-Pimelodus sensu* Lundberg *et al.*, 1991 » (soutenance sept.-oct. 2003). Direction : **F.J. Meunier**.

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

##### 1. DEUG et BTS

— **Daffis, Carole** (École Nationale de Chimie, Physique et Biologie, ENCPB) : Stage de formation à la technique de PCR (Biologie moléculaire). Mai-juin 2001 à janvier-février 2002. Tuteurs : **J.-Y. Sire** et **S. Delgado**.

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

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

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

##### 2. Licence et Maîtrise

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

— **D'Ollone, Christine** (Maîtrise BOP, Paris 6) : « Étude morphologique et méristique de plusieurs Gymnotidae guyanais. Recherche de nouvelles espèces pour la Guyane ». Mars à juin 2002. Tuteur : **F.J. Meunier**, Codirection P. Keith, 35 p.

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

— **Montes, Laetitia** (Stage de Maîtrise). Sujet : Évolution et corollaires histomorphologiques de l'envol prématuré chez les oiseaux. 2002-2003. Tuteur : **J. Cubo**.

— **Sanchez, Sophie** (Stage de Maîtrise). Sujet : signification de l'orientation géométrique des microstructures osseuses dans les os longs de quelques oiseaux. 2002-2003. Tuteurs : **J. Cubo, E. de Margerie**.

— **Sorba, Laurent** (Université Paris 6). Étude comparée de la morphologie et de la structure des écailles de divers téléostéens marins et d'eau douce. Janvier-juillet 2002. Tuteur : **F.J. Meunier**.

### 3. DEA

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

— **Germain, Damien**, stage de DEA, MNHN. 2002-2003. Direction : **M. Laurin**.

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

### 4. Post-Doctorant

— **Hideki, Chisaka**, étudiant japonais. 1 an : avril 2002-mars 2003. Étude de l'amélogénèse chez le xénope. Direction : **J.-Y. Sire**.

### 5. Stagiaires étrangers

— **Van der Vennet, Els**, étudiante belge. 2002. Technique de transfert d'ARN-cDNA, PCR (gènes *msx*). Tuteurs : **J.-Y. Sire et S. Delgado**.

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