

Biologie historique et Évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

ENSEIGNEMENTS

1. Au titre du Collège de France

1.a. —Cours (les vendredis 11, 18, 25 janvier, 1^{er}, 8, 15, 22 février, 1^{er}, 8, 15 et 22 mars 2002, soit 22 heures)

Crocodiles, Dinosaures, Oiseaux (suite) : le « Parc Jurassique » revisité. Poursuivant l'analyse de l'évolution et de la paléobiologie des Archosauriens, je me suis proposé cette année, à l'occasion de recherches en cours, de présenter un panorama aussi complet et précis que possible d'un groupe de dinosaures, les fameux bipèdes carnivores ou Théropodes. À eux seuls, ces organismes représentent autant de biodiversité que tous les autres groupes de dinosauriens réunis et leur apparentement aux oiseaux, désormais solidement argumenté, renforce encore l'intérêt de leur étude.

D'un autre point de vue, la popularité même du sujet pose de délicats problèmes de communication. L'abondance d'ouvrages de vulgarisation et l'intense couverture médiatique suscitent l'impression fallacieuse que l'on sait tout désormais de ces organismes fascinants, alors qu'il n'en est rien ! Dans cette série d'exposés, j'ai donc voulu, sans chercher à être complet, faire distinguer clairement les connaissances acquises des interprétations et inférences plus ou moins directes (et robustes) concernant aussi bien la phylogénie que la paléobiologie. Aux limites, faire bien saisir la problématique d'acquisition des connaissances en explicitant les systèmes de contraintes qui les limitent à une époque donnée est au moins aussi important que les connaissances elles-mêmes.

Comme les années précédentes, les exposés ont donc pris en compte et 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, en nous

concentrant sur les problèmes à la limite Trias-Jurassique, 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 Théropodes, depuis certaines études et découvertes pionnières de la fin du XVIII^e et du début du XIX^e siècle (travaux de Cuvier et d'Owen), c) enfin, le renouvellement complet des conceptions, accompli au cours des quinze dernières années grâce à l'application de la méthode cladistique, aboutissant à des hypothèses phylogénétiques toujours argumentées, sinon toujours robustes, et conduisant même, à présent, à un renouveau des principes et de la pratique de la nomenclature systématique.

Les trois premières leçons ont été consacrées à l'exposé détaillé d'une vaste hypothèse fonctionnelle tout récemment développée par M. Schweitzer (Bozeman, Montana) concernant l'évolution thermo-métabolique des Archosaures, que j'avais commencé à présenter en conclusion du cours de l'année dernière. Pourquoi la grande majorité des archosaures du Trias, surtout des Pseudosuchiens, s'est-elle éteinte à la fin de la période, alors que débute l'expansion des dinosaures qui sont des Ornithosuchiens ? Selon M. Schweitzer, les faits peuvent se comprendre par l'existence d'une chaîne de corrélations fonctionnelles trouvant son origine ultime dans l'évolution moléculaire des cofacteurs modulant le relargage de l'oxygène par l'hémoglobine. Le modèle prend en compte et intègre une multitude de données, de la biochimie comparée à l'anatomie, la physiologie et l'éco-éthologie des archosauriens actuels (oiseaux et crocodiles) et propose une interprétation de l'évolution des paramètres correspondants chez les formes fossiles, telle qu'elle peut être logiquement inférée à partir du modèle. Le scénario évolutif correspondant suggère l'apparition progressive précoce d'une tendance vers l'endothermie chez les premiers archosaures (corrélée ensuite à toute une suite d'innovations évolutives progressives chez les Ornithosuchiens) et le possible caractère secondaire de l'ectothermie chez les crocodiliens post-triasiques. Il s'est révélé remarquablement cohérent tant avec l'anatomie et la phylogénie des archosauriens qu'avec les données tirées de la paléohistologie osseuse.

Nous avons ensuite abordé le problème de la transition Trias-Jurassique, en relation avec la dynamique des extinctions au Trias supérieur. Pour les gisements continentaux à vertébrés, le problème des corrélations avec les étages marins standards est difficile et, d'autre part, l'établissement de l'âge relatif des chrono-faunes continentales s'avère particulièrement délicat à établir au plan mondial. A titre d'exemple, j'ai traité du problème du Rhétien en Europe, des Formations Lower et Upper Elliot en Afrique du Sud, enfin, aux États-Unis, de la série de Newark et des formations continentales (Wingate, Kayenta, Navajo...), respectivement à l'Est et au Sud-Ouest du continent.

Au niveau des Archosaures, une première vague d'extinction semble intéresser les Pseudosuchiens dès la limite Carnien-Norien, et une seconde vague au sommet du Norien. En revanche, les Dinosaures (Ornithosuchiens) augmentent en nombre et en diversité pendant le Norien et débute une diversification dès

l'Hettangien. Plusieurs interprétations ont cherché à rendre compte des données. À la théorie « darwinienne » classique du remplacement compétitif des Pseudosuchia par les dinosaures, Benton a opposé une théorie du remplacement passif, les dinosaures se contentant d'exploiter des niches laissées vacantes suite aux extinctions du Trias supérieur. J'ai discuté le rôle éventuel d'une chute d'astéroïde (événement de Manicouaga), dans les extinctions du Trias supérieur, rôle qui apparaît contestable, pour des raisons chronostratigraphiques. En fin de compte, la causalité comme la dynamique du remplacement faunique à la transition Trias-Jurassique demeure mal comprise.

La suite des cours a été consacrée à une présentation de l'état actuel de la question de la phylogénie des Théropodes. Une présentation synthétique des caractéristiques anatomiques fondamentales de ces organismes, et de quelques tendances évolutives récurrentes au cours de leur histoire, m'a permis de mettre en place ce que l'on sait de leur paléobiologie et de rappeler la vision « pré-cladiste » de l'organisation du groupe. On opposait classiquement des « Carnosauria », formes de grandes tailles jouant manifestement des rôles de prédateurs dominants dans les écosystèmes à dinosaures, à des « Coelurosauria », formes beaucoup plus petites, agiles et graciles. En fait ces divers écomorphes adaptatifs sont apparus de façon récurrente dans des lignées variées de théropodes et ne constituent donc pas une base systématique solide. Nous en sommes donc venus à l'analyse phylogénétique proprement dite. Celle-ci, développée chez les théropodes depuis une quinzaine d'années, est encore loin d'avoir atteint une robustesse et une fiabilité satisfaisante, comme en témoignent les multiples controverses et discussions qui ont été détaillées au cours des exposés. Au surplus, l'analyse phylogénétique en cours a été combinée avec une évolution récente, et accélérée, des pratiques de la nomenclature systématique proprement dite. Celle-ci met désormais en œuvre une définition phylogénétique des taxons, indépendante de la diagnose de ceux-ci (par des états de caractères). J'ai détaillé les types de définitions phylogénétiques en usage : (dérivée d'un nœud (« node derived »), dérivée d'une branche (« stem derived ») et dérivée d'une apomorphie (« apomorphy derived »), en explicitant et discutant les caractéristiques et problèmes dérivant de ces divers types de définitions (Fig. 1).

À partir de formes triasiques, telles *Herrerasaurus* et *Eoraptor*, ne possédant pas toutes les caractéristiques diagnostiques des Théropodes, ceux-ci se différencient au Trias supérieur, leur diagnose basale comprenant une douzaine d'apomorphies. On distingue généralement un clade « basal » des Ceratosaures, peut être paraphylétique, du fait de la conservation de nombreux caractères généralisés, mais néanmoins caractérisé par quelques apomorphies. Le groupe, surtout connu du Trias supérieur et du Jurassique inférieur, comprend des formes de petite taille (*Coelophysis*, *Liliensternus*...) et de gros « carnosaires » (*Ceratosaurs*, *Dilophosaurus*...). Ce rameau semble se prolonger avec les « Neoceratosauria » plus évolués, persistant sur les continents Gondwaniens jusqu'à la fin du

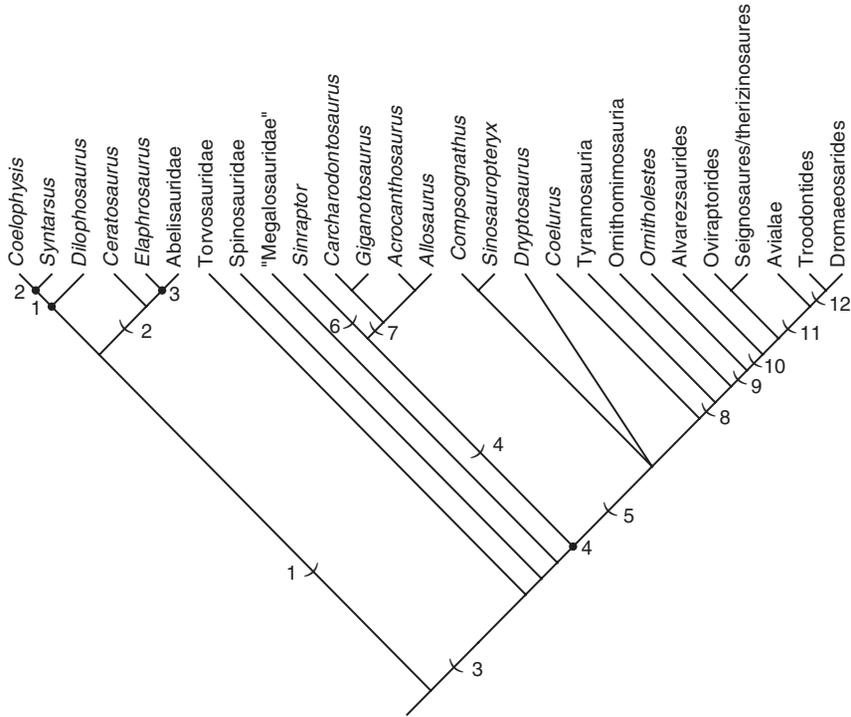


Figure 1 : Essai d'analyse phylogénétique simplifiée des Théropodes d'après les données récentes, voir commentaires dans le texte.

- a) Exemples de clades (et taxons) définis par un nœud (point noir) 1 : Coelophysoidea, 2 : Coelophysidae, 3 : Abelisaurioidea, 4 : Avetheropoda (= Neotetanurae).
- b) Clades (et taxons) définis par une branche (ouverture de parenthèse) 1 : Ceratosauria, 2 : Neoceratosauria, 3 : Tetanurae, 4 : Carnosauria, 5 : Coelurosauria, 6 : Sinraptoridae, 7 : Allosauridae, 8 : Maniraptoriformes, 9 : Maniraptora, 10 : Metornithes, 11 : Paraves, 12 : Deinonychosauria.

Crétacé (Abelisauridés dont par ex. *Carnotaurus* du Crétacé supérieur d'Argentine).

Aux Ceratosaures s'opposent les Tetanurae (= queue rigide), immense clade comprenant les Oiseaux et pouvant être caractérisé par au moins six amorphies basales, dont la main réduite à trois doigts au plus. On y distingue d'abord un ensemble (poly- ou paraphylétique) de « Tetanurés basaux », théropodes de grande taille du Jurassique moyen au Crétacé inférieur. Ils représenteraient des branches évolutives successives entre les Ceratosauria (globalement plus « primitifs ») et les « Avetheropoda » (voir ci-dessous) plus dérivés. Parmi ces « Tetanurés basaux » se situent diverses Familles (Torvosauridés, Spinosauridés (: *Baryonyx*...), « Megalosauridés » (: *Eustreptospondylus*...)) dont le véritable statut phylogénétique est encore en plein débat.

Les Avetheropoda sont cladistiquement définis par Holtz (1994) comme regroupant, au sein des Tetanurae, « le dernier ancêtre commun des Carnosauria et des Coelurosauria (tels que cladistiquement redéfinis par Gauthier 1986) et tous ses descendants ». On voit qu'il s'agit d'une définition par un nœud. Ce clade (qui correspond exactement aux Neotetanurae de Sereno 1994) peut être diagnostiqué par huit apomorphies basales. Ses représentants sont connus du jurassique moyen à l'actuel, si l'on tient compte des oiseaux.

Les Carnosauria, tels que cladistiquement redéfinis (Gauthier 1986, Hutchinson et Padian 1997, ...), constituent désormais un ensemble monophylétique défini par une branche, et s'articulant autour d'*Allosaurus* du Jurassique supérieur. On y range une série de prédateurs gigantesques (*Acrocanthosaurus* des USA, *Giganotosaurus* d'Argentine, *Carcharodontosaurus* du Sahara...), toutes formes du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur qui constituent désormais les plus grands bipèdes carnivores connus. Les Sinraptoridés en sont très proches, avec des formes découvertes en Chine (*Monolophosaurus*), en Antarctique (*Cryolophosaurus*) et en Australie.

Les Coelurosauria, tels que cladistiquement redéfinis par Gauthier (1986), constituent le « groupe frère » des Carnosauria au sein des Avetheropoda (ou Neotetanurae). Il s'agit d'une définition par branche : « Les oiseaux et tous les theropodes plus étroitement apparentés aux oiseaux qu'aux Carnosauria ». La diagnose des Coelurosauria est assez solidement fondée sur une douzaine d'apomorphies basales, comme la présence d'une troisième fenêtre anté-orbitaire.

On distinguera d'abord des « coelurosauriens basaux » ne possédant pas toutes les apomorphies du groupe, tels les petits Compsognathidés (*Compsognathus* du Jurassique supérieur d'Europe, *Sinosauroptryx* du Crétacé inférieur de Chine) et *Dryptosaurus*, grande forme du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord.

Au-delà, outre les oiseaux (Avialae, incl. Archeopterygidés), les Coelurosauria comprennent une dizaine de rameaux, reconnus au niveau de « Familles » ou de « Superfamilles » présumées naturelles (monophylétiques). Il s'agit des Coeluridés, des Oviraptorosaures, des Ornithomimosaures, des Dromaeosaures, des Troodontidés, des Elmsauridés, des Therizinosaires (incl. Segnosaures), des Tyrannosaures, et des Alvarezsauridés. L'analyse des relations phylétiques au sein de cet énorme ensemble s'est révélée particulièrement difficile et est encore en cours. Les résultats parfois assez divergents publiés au cours des dix dernières années s'expliquent, comme on l'a souligné, pour des raisons multiples : a) les méthodes de traitements systématiques et de nomenclature diffèrent selon les auteurs, b) divers caractères ont été utilisés comme des apomorphies « diagnostiques » de clades alors qu'ils sont homoplasiques (convergentes), c) difficultés à reconnaître les autapomorphies basales pour chaque groupe.

À la base du clade, se situent les Coeluridés, ensemble peut être paraphylétique. Ce sont des coelurosaires tridactyles mais encore généralisés, représentés par de petites formes du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur (une quinzaine de

genres dont *Coelurus*). Les coelurosaures plus dérivés ont été analysés cladistiquement par les auteurs en considérant indépendamment trois caractères comme des apomorphies. D'une part, l'existence d'un carpe spécialisé avec différenciation d'un semi-lunaire (concepts de Maniraptora (Gauthier, 1986) ou de maniraptoriformes (Holtz 1994, 1996) conduit à rapprocher les Avialae, Dromaeosauridés et Oviraptorosauria. D'autre part, la prise en considération d'une spécialisation des métatarses (concept d'Arctometatarsalia : pincement de la partie proximale du métatarsien III) conduit à rapprocher Ornithomimosauria, Tyrannosauria, Elmsauridés et Troodontidés ; mais aussi Avimimidés et Alvarezsauridés. Enfin le concept de bullatosauria (spécialisation de la base du neurocrane) amène à rapprocher les Ornithomimosauria des Troodontidés. On en arrivait ainsi à des relations « réticulaires » qui démontrent la non résolution de la phylogénie. De toutes récentes découvertes (*Sinovenator* un Troodontidé basal du Crétacé inférieur de Chine, Février 2002) ont permis de démontrer que les caractères à la base des notions d'arctometatarsalia et de bullatosauria avaient en fait un développement homoplasique dans diverses lignées et ne peuvent donc pas être utilisés comme apomorphies.

Finalement, la phylogénie des Coelurosaures qui nous paraît actuellement la mieux étayée considère un premier ensemble (Maniraptoriformes, défini comme branche), dont se détachent successivement les Tyrannosauria et les Ornithomimosauria. Les Maniraptora (branche plus apicale au sein des Maniraptoriformes) comprennent un rameau plésiomorphe (*Ornitholestes*) s'opposant aux Metornithes, plus dérivés. Ces derniers (définis comme une branche) comprennent les Alvarezsauridés (aux membres antérieurs réduits : *Mononykus*), le rameau des Oviraptorosaures (incl. Segnosaures et Therizinosauridés) et les Paraves (définis comme une branche). Au sein des Paraves, la lignée avienne (Avialae) se détache de son groupe-frère les Deinonychosauria (définis comme une branche) comprenant des formes à orteils prédateurs : Troodontidés et Dromaeosauridés. Il est clair que cette phylogénie est provisoire et que les coelurosaures, outre les oiseaux, ont réalisé une multitude de types adaptatifs très originaux et variés (par exemple les Therizinosauridés végétariens) au cours du Jurassique et du Crétacé.

1.b. — Professeur invité du Collège de France au titre de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme (juin 2002) : Professeur **Kevin Padian** (Department of Integrative Biology and Museum of Paleontology, Université de Californie, Berkeley).

I — Vendredi 31 mai : *Darwin et la systématique : aux origines de la pensée phylogénétique*.

Le Professeur Padian, en prologue à ses leçons, a rendu un chaleureux et amical hommage au Professeur Stephen Jay Gould (1941-2002) qui venait de disparaître, et a dédié cette série de leçons à sa mémoire.

Pour les sciences de l'Évolution Charles Darwin occupe une place centrale. Mais ce n'est qu'à partir de la montée en puissance de la Théorie synthétique de l'évolution, dans les années mille neuf cent trente à cinquante, que l'on s'est vraiment rendu compte de l'ampleur de ses idées et de son œuvre. Il faut donc apprendre soigneusement à bien lire Darwin, à rechercher les séries de passages concordants, à suivre ses arguments du début jusqu'à la fin, à savoir quand il exprime ses propres idées au lieu de celles des autres. Cela n'est pas toujours clair ni facile. De plus, pour nous, cent soixante ans plus tard, il faut se rappeler que le sens de plusieurs mots très importants (comme « graduel ») a changé depuis l'époque de Darwin.

Initialement au moins, l'idée même d'évolution n'a pas du tout changé les bases de la systématique, ni le travail quotidien des systématiciens, des taxinomistes, des classificateurs. Mais que pensait Darwin lui-même de la Systématique ? Est-il vrai qu'il se contentait du Système Linnéen ? S'il vivait aujourd'hui, que penserait-il des débats actuels sur les problèmes de la classification biologique ?

Il est parfois affirmé, dans le contexte de la Théorie synthétique, que Darwin recommandait de combiner la généalogie et la ressemblance générale pour édifier la classification. En fait, trois grands systèmes de classification sont en présence. La « Nouvelle systématique » de la Théorie synthétique qui se sert de la généalogie ainsi que de la ressemblance, La Phénétiqne ou « taxonomie numérique » qui ne se sert que de la ressemblance et enfin le système Hennigien, nommé « Cladistique » ou « phylogénétique » qui ne se sert que de la généalogie. Selon Darwin, « la classification consiste à regrouper les êtres vivants selon leur propre apparentement ; c'est-à-dire selon leur ascendance commune ». Plusieurs phrases et passages de ses lettres et de ses livres soutiennent cette idée. Mais en pratique, en étudiant les anatifes actuels et fossiles, Darwin n'a pas suivi le critère de généalogie ; il semble se servir à la fois des critères d'affinité et de ressemblance générale. Darwin reconnaît que la connaissance phylogénétique ne pourra jamais devenir complète, parce que les extinctions ont éliminé la plupart des formes intermédiaires ou de transition. En fin de compte Darwin était de son époque, même s'il la transcende de bien des façons, et l'on ne peut donc le « forcer » à entrer dans l'un des trois grands systèmes classificatoires contemporains.

II — Vendredi 7 juin : *Richard Owen : Ambiguïté et richesse des transformismes pré-Darwiniens.*

Sir Richard Owen, contemporain et collègue de Charles Darwin, n'était rien moins que « le Cuvier anglais », le plus grand Maître vivant de l'anatomie comparée et de la paléontologie des vertébrés. Il s'était fait l'avocat du transcendantalisme, et non pas d'un transformisme opérant par les seules forces matérielles. Owen produisait souvent de vastes synthèses sur des questions difficiles, comme celles de l'homologie et de l'analogie, celle du concept d'Archétype, ou celle des rapports et tensions conceptuelles entre la forme et la fonction en biologie. Par son prestige, il devint le Mentor de la bonne société britannique,

exposant et expliquant théorie et philosophie biologique à tout l'*Establishment* de son temps. Mais Owen devient le seul homme que Darwin ait véritablement jamais détesté tant leurs « Weltanschauungs » différaient.

Les pierres angulaires de la philosophie biologique d'Owen peuvent se ramener à trois : l'Archétype, la Théorie Vertébrale du Crâne, et la distinction entre l'homologie et l'analogie. Aucune de ces idées-forces n'étaient véritablement propres à Owen. Mais il avait un esprit original et novateur en ce qu'il était capable d'élaborer des synthèses entre des conceptions potentiellement affines, mais entre lesquelles les liaisons n'avaient pas encore été perçues. Selon Owen, la Théorie Vertébrale n'est qu'un exemple et une application de l'homologie à la fois générale, spéciale, et sérielle. Les correspondances homologiques entre tous les vertébrés, malgré leurs différences, sont justifiées par le plan transcendantal de l'Archétype. Ainsi les trois pierres angulaires de la philosophie biologiques de Richard Owen se révèlent profondément affines.

Ses mécènes aristocrates et conservateurs lui conseillaient vivement de répondre aux théories de Darwin, de montrer que les changements matériels de formes en formes que Darwin proposaient n'étaient pas réellement soutenus par les données de la science ; mais à tout cela Owen restait silencieux. Il n'est jamais parvenu à une explication qui puisse associer un mécanisme primaire divin à des effets secondaires et matérialistes. Dans l'histoire de la pensée évolutionniste, Owen occupe une position singulière. Son influence pratique et institutionnelle fut immense, ses idées réalisent une manière de synthèse entre le fonctionnalisme de Cuvier et l'« unité de plan » de Geoffroy mais son Transformisme original n'annonce nullement le Darwinisme.

III — Vendredi 14 juin : *Vision typologique ou phylogénétique : de l'invention du concept de dinosaure à son évolution actuelle.*

Il y a toujours un contexte philosophique et même culturel implicite quand on discute de dinosaures. Ces êtres ont signifié des choses différentes d'une époque à l'autre, en reflétant à chaque fois le sens et les enjeux changeants des grandes questions éternelles de la biologie. En effet, l'image du dinosaure nous montre comment nous voyons, ou percevons, le monde préhistorique au travers de nos attentes théoriques préconçues. D'habitude, les reconstitutions artistiques d'animaux éteints suivent ce que l'on en connaît à partir des connaissances scientifiques disponibles à un moment donné. Mais de temps en temps, c'est le contraire qui se passe. Parfois la première reconstitution, malgré le manque flagrant d'information et de preuves, projette une influence durable sur les suivantes, et cela même face à des données nouvelles et contradictoires. Le modèle initial « chauve souris » a indûment imprégné plus d'un siècle de reconstitutions des Ptérosaures. L'historien de l'art E.S. Gombrich a publié en 1961 un livre intitulé *Art and Illusion*, une exploration des caractères de l'art en tant que reflet des idées préconçues. Il a montré que les représentations fantaisistes et inexacts d'animaux tels que baleines, lions, et rhinocéros par des artistes du XIII^e au XVIII^e siècle

ne provenaient pas de l'ignorance, mais bien du poids de ce à quoi l'on s'attendait a priori. Et de même, pour la reconstitution des animaux éteints, la connaissance elle-même peut être contrainte non seulement par l'ignorance ou par les limites de ce qui est disponible pour comparaison, mais avant tout par les idées préconçues forgées à partir du peu qui nous était initialement disponible.

Considérons les Dinosauria, que Richard Owen a créés en 1842. Il les a créés dans un but bien précis : les distinguer des autres reptiles. Initialement, Owen n'avait pour cela que peu de formes à sa disposition, — en fait trois : nous en reconnaitrions davantage aujourd'hui dans les spécimens déjà disponibles alors, mais à l'époque Owen ne s'est pas rendu compte qu'il s'agissait aussi de dinosaures — et les trois formes qu'il reconnaissait comme tels étaient incomplètes, connues seulement par des fragments. Néanmoins, Owen savait déjà deux choses importantes sur ces animaux : d'abord qu'ils formaient ensemble un groupe, ensuite qu'ils étaient tout à fait différents de n'importe quels autres reptiles connus, vivants ou éteints.

Je voudrais suggérer en fin de compte que les attentes induites par une hypothèse ou une théorie, c'est-à-dire des idées philosophiques préconçues, peuvent nous permettre ou au contraire nous empêcher d'atteindre à la connaissance. À cet égard, je pense surtout à la tension intellectuelle entre la typologie et le transformisme. Ces deux perspectives sont importantes et utiles, mais dans des contextes différents. Quand on se place dans une vaste perspective évolutive, à quoi cela sert-il de forcer, comme avec un chausse-pied, des animaux éteints sans équivalents vivants directs à entrer dans les catégories systématiques pré-établies pour classer notre faune actuelle si appauvrie ?

IV — Vendredi 21 juin : *Typologie et Transformisme : Deux Perspectives sur les Dinosaures et l'Origine des Oiseaux.*

Il existe une différence considérable du sens du mot « Typologie » en anglais et en français. En français, la notion de typologie recouvre à peu près la description neutre d'une variabilité observée ou possible, mais en anglais le mot suggère une vision essentialiste qui peut paraître ignorer ou même contredire l'évolution. Le débat actuel sur la biologie des dinosaures procède d'une opposition entre approches typologiques et transformistes, au sens où ces termes sont compris et discutés dans les pays anglophones. Il se poursuit à cause des préconceptions implicites conditionnées par les diverses approches théoriques. Que pouvons-nous savoir — et comment — de la biologie d'animaux complètement éteints, sans aucun analogue actuel, sortes de chimères entre des types d'organismes connus aujourd'hui, mais aussi assez différents et originaux pour défier toute catégorisation ?

Considérons d'abord l'idée que pour mieux étudier et reconstituer la biologie des dinosaures, il faut commencer par les traiter comme des reptiles actuels ordinaires, bien qu'immenses. De « bons reptiles », pour ainsi dire. Cela découle de l'idée très simple que puisque l'on classe les dinosaures parmi les reptiles,

ils ont dû nécessairement posséder la plupart des caractéristiques typiquement reptiliennes. On peut donc commencer par postuler que leurs modes de croissance, leurs stratégies écologiques et leurs comportements étaient fondamentalement ceux des reptiles actuels, à quelque chose près. Nos collègues qui souscrivent à cette approche considèrent a priori qu'il ne faut pas même la défendre ou la soutenir par des données particulières, parce qu'elle constitue en quelque sorte l'hypothèse par défaut. Toutefois, selon eux, il y a aussi beaucoup de données qui la soutiennent. On peut qualifier ce point de vue de « typologique » au sens anglais. Il se fonde a priori sur le fait que les dinosaures étant classés comme reptiles, il en découle nécessairement qu'ils devaient posséder des caractéristiques fonctionnelles, écologiques, ou physiologiques « typiquement » reptiliennes.

Considérons à présent l'antithèse, qui pourrait être que les dinosaures étaient biologiquement moins comparables aux reptiles typiques d'aujourd'hui qu'aux oiseaux et mammifères actuels. Enfin, n'oublions pas que la diversité biologique de ce qui nous entoure aujourd'hui n'est que l'ombre pâle de l'immense diversité du passé. Pourquoi alors présumer que notre diversité actuelle en est bien la représentation fidèle ? Et comment reconstituer alors valablement les caractéristiques biologiques des organismes disparus ? Dans ces conditions, pour pouvoir évaluer la biologie des animaux éteints, il faut d'abord reconstituer leur généalogie avec précision, afin de mieux connaître la répartition systématique des caractéristiques que nous savons être liées aux processus fonctionnels, écologiques, et physiologiques. Les études que nous poursuivons actuellement dans cet esprit nous suggèrent que par maints caractères, les dinosaures s'éloignaient assez de ce que nous avons à l'esprit sous le nom de « reptile », à considérer la seule nature actuelle.

1.c. — Séminaire (organisé en deux journées, soit 12 heures)

L'« Événement Fini-Crétacé » : Continuumisme et Catastrophisme dans l'Histoire de la Terre et de la Vie.

I — Lundi 10 juin 2002 : 9 h 30-10 h : *Introduction au séminaire* par **A. de Ricqlès**, Professeur au Collège de France.

Première partie : le contexte historique et méthodologique

10 h-11 h : *Continuumisme et Catastrophisme dans l'Histoire des Sciences de la Terre* par **Gabriel Gohau**, COFRHIGEO, Paris.

11 h 15-12 h : *What is a Mass extinction and How can we demonstrate it ?* par **Kevin Padian**, Professeur à l'Université de Californie, Berkeley.

14 h-15 h : *Continuumisme et Catastrophisme dans l'Histoire des Sciences de la Vie* par **Louis de Bonis**, Professeur à l'Université de Poitiers.

Deuxième partie : Les arguments du Néo-catastrophisme par impact météoritique

15 h-16 h : *L'impact météoritique de Chicxulub : formation du cratère, conséquences géologiques locales et écologiques globales* par le **Dr Philippe Claeys**, Professeur, Département de Géologie, Vrije Universiteit Brussels.

16 h 15-17 h 15 : *La crise du Crétacé terminal comme conséquence de l'impact météoritique de Chicxulub : les arguments géologiques* par le **Dr Éric Robin**, Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement CEA/CNRS — UMR 1572, Gif-sur-Yvette.

17 h 15-17 h 45 : Discussion I, (Modérateurs : **G. Gohau** et **A. de Ricqlès**)

II — Mardi 11 juin 2002 : 9 h 30-10 h 30 : *La crise du Crétacé terminal comme conséquence de l'impact météoritique de Chicxulub : Les arguments tirés des Invertébrés marins et de la Micropaléontologie* par le **Dr Ian Smit**, Professeur à l'Université d'Amsterdam.

10 h 45-11 h 45 : *La crise du Crétacé terminal comme conséquence de l'impact météoritique de Chicxulub : Les arguments tirés des faunes de Vertébrés* par le **Dr Éric Buffetaut**, Directeur de recherches au CNRS, Paris.

14 h-15 h : *La crise du Crétacé terminal comme conséquence de l'impact météoritique de Chicxulub : synthèse de l'argumentaire* par le **Dr Robert Rocchia**, Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement CEA/CNRS — UMR 1572, Gif-sur-Yvette.

15 h-15 h 30 : *Travaux d'actualité et Recherches en cours*, avec **R. Amiot** et **D. Siret**, Doctorants des Universités.

Troisième partie : Interprétations alternatives ou complémentaires

15 h 30-16 h 30 : *Les arguments en faveur d'une interprétation « gradualiste » de l'extinction au Crétacé terminal*, par **Philippe Taquet**, Professeur au MNHN et Académie des Sciences, Paris.

16 h 45-17 h 45 : *Les extinctions en masse au cours du Phanérozoïque : une cause unique et si oui laquelle*, par **Vincent Courtillot**, Professeur à l'Université Paris 7 et Institut Universitaire de France.

17 h 45-18 h 30 : *Discussion générale* (Modérateurs : **K. Padian** et **A. de Ricqlès**).

Le séminaire clôturant les enseignements de cette année de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme a porté sur l'Événement Fini-Crétacé. On sait qu'il y a 65 millions d'années, une extinction en masse a éliminé bon nombre d'organismes de l'Ère secondaire, parmi les plus spectaculaires. Ainsi disparaissent les « grands reptiles » : les dinosaures sur terre, les ptérosaures dans les airs, les mosasaures et plésiosaures dans les mers, mais aussi nombre de groupes importants d'invertébrés marins (ammonites par exemple). C'est véritablement la fin d'un monde, de systèmes écologiques entiers, sur les continents comme dans les océans. Quelle est la cause de cet épisode spectaculaire, apparemment brutal et soudain, à partir duquel vont ensuite lentement se mettre en place, pendant l'Ère tertiaire, les flores, faunes et écosystèmes aboutissant finalement au monde actuel ?

Le but du séminaire était de faire un point détaillé sur l'état présent de cette question très médiatisée. On sait qu'au cours de ces dernières années deux théories explicatives principales se sont affrontées. D'une part, la théorie du volcanisme, donc une cause purement terrestre, a été mise en avant à l'occasion

de l'étude des gigantesques épanchements volcaniques intervenus aux Indes (Trapps du Dekkan) à la fin de l'Ère secondaire. D'autre part, la théorie de « l'astéroïde tueur », donc une cause extraterrestre, a été proposée. L'impact dévastateur de cet astéroïde serait la cause de l'extinction.

Comme le précise le sous-titre du séminaire, nous avons d'abord voulu montrer combien le débat actuel à propos de l'épisode du Crétacé terminal était exemplaire. Il se situe en fait dans un contexte intellectuel particulièrement riche, s'enracinant très profondément dans l'histoire des sciences de la terre et de la vie car il connote un enjeu intellectuel sans doute fondamental, celui de la tension entre continuité et discontinuité. C'est donc au fond un avatar actuel de l'opposition, toujours renouvelée, entre visions « continuistes » (ou gradualistes), d'une part, discontinuistes (ou catastrophistes), d'autre part.

La première partie du séminaire a donc porté sur l'analyse historique, épistémologique et méthodologique. Gabriel Gohau (Paris) a présenté la face géologique de la question et Louis de Bonis (Poitiers) son aspect biologique. Comment les principes d'uniformitarisme (ou d'actualisme) se sont-ils historiquement articulés relativement à des visions plus ou moins catastrophistes (en géologie) et discontinuistes (en biologie) ? Tout cela constitue un domaine passionnant, complexe et toujours actuel de l'histoire de la pensée. Kevin Padian (Berkeley) a retracé avec humour les origines de la théorie de « l'astéroïde tueur » par les Alvarez père et fils au début des années 80 et mis ensuite en place quelques « garde fous méthodologiques » permettant de reconnaître opérationnellement ce qu'est une extinction en masse.

La deuxième partie du séminaire a fait le point de façon détaillée sur la théorie de l'impact météoritique. Successivement, les intervenants Philippe Claeys (Bruxelles), Ian Smit (Amsterdam), Éric Robin et Robert Rocchia (Gif), Éric Buffetaut (Paris) et deux Doctorants, R. Amiot (Lyon) et D. Siret (Gif) ont passé en revue l'ensemble des données qui imposent à présent de ne plus considérer l'impact du Crétacé terminal comme une simple hypothèse mais bien comme une réalité démontrée. L'impact météoritique découvert à Chicxulub (Yucatán), ses traces concrètes, de la géologie locale à la géochimie globale, ses conséquences probables sur la climatologie et l'écologie du globe terrestre entier, tout cela constitue désormais un faisceau d'arguments puissants et incontournables.

Cela signifie-t-il pour autant que la question est définitivement entendue et que la chute de l'astéroïde de Chicxulub au Crétacé terminal constitue la cause, nécessaire et suffisante, de la fin de l'Ère secondaire ? La troisième partie du séminaire, en présentant des visions alternatives ou complémentaires, visait à relativiser une telle conclusion. Philippe Taquet (Paris) a montré qu'en ce qui concerne les faunes terrestres, au moins, (dinosauriens, etc.), la vision d'écosystèmes brutalement fauchés en pleine vigueur ne cadrerait pas avec de nombreuses données, également présentées par Kevin Padian, tout cela suggérant plutôt un remplacement faunique progressif débuté bien avant la fin du Crétacé. Enfin

Vincent Courtillot (Paris) a brillamment conclu le séminaire en généralisant au problème des autres grandes extinctions en masse qui se sont succédées depuis le début de l'ère primaire. Sans nier l'importance de la météorite de Chicxulub, il a montré que ses conséquences pouvaient être superposées à celles du volcanisme du Dekkan. Mais la chute d'autres grosses météorites au cours du phanérozoïque ne semble pas temporellement corrélée à d'autres crises biologiques majeures (Permien terminal, par exemple), alors que ces dernières pourraient l'être à des épanchements laviques absolument massifs dont les traces sont actuellement recherchées. Dans la mesure où ces épanchements seraient eux-mêmes — comme la tectonique globale — la conséquence et l'expression du fonctionnement thermique de la « machine terre », on pourrait en fin de compte discerner une causalité indirecte, et non cyclique, entre grands rythmes tectoniques planétaires et extinctions en masse. Dans cette perspective, « l'événement fini-Crétacé » apparaîtrait alors comme la conjonction fortuite d'événements indépendants, illustrant magnifiquement le principe de la contingence historique chère au regretté Stephen Jay Gould.

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, après-midi : l'Origine des Oiseaux : 31 octobre 2001.

2.b. — Séminaires de l'ENS, Lyon. Conférence : L'origine des tétrapodes : 10 décembre 2001.

RECHERCHE

I. Généralités, statuts et situation institutionnelle (juin 2002)

Jusqu'à l'année dernière, l'UMR 8570 CNRS/MNHN « Évolution et adaptations des systèmes ostéomusculaires » était dirigée par J.-P. Gasc, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle. Elle était 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 depuis ma nomination au Collège de France. Parvenue au terme de son contrat, l'Unité 8570 a élaboré pour les tutelles un rapport d'activité et un projet de recherches qui ont été examinés par les instances du CNRS lors de la session d'automne 2001. Dans ce cadre, le précédent Directeur de l'Unité, le Professeur Gasc, arrivé au terme de son mandat, a été remplacé dans cette fonction 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. Les instances du CNRS se sont montrées très favorables à la reconduction du contrat de l'UMR 8570. Toutefois, cette reconduction n'a été acquise que pour une année, compte tenu du fait que le statut final de l'UMR devra être négocié dans le cadre du contrat général d'Établissement du MNHN, qui doit intervenir en 2002-2003.

Sous l'impulsion de S. Renous, nous avons mis à profit cette situation intérimaire pour remodeler assez considérablement l'UMR dans le sens d'une plus grande unité, avec le souci essentiel de préparer l'avenir par l'émergence en notre sein de jeunes équipes favorisant le développement de nouvelles thématiques. On trouvera ci-dessous la nouvelle organisation de l'Unité qui sera proposée aux tutelles dans le cadre de la contractualisation du MNHN.

Équipe 1 : Contraintes mécaniques et modélisation des systèmes locomoteurs.

Responsable J. Castanet.

Enseignants-chercheurs et chercheurs, doctorants :

- Anick Abourachid (50 %)
- Christine Berge (100 %)
- Julie Bouhallier, en thèse (100 %)
- Jacques Castanet (50 %)
- Jorge Cubo (50 %)
- Emmanuel de Margerie, en thèse (100 %)
- Alexandra Quilhac (100 %)
- Pauline Neveu, post-doctorante (50 %)
- Xavier Penin (Attaché au MNHN)

Techniciens :

- Marie-Madeleine Loth (50 %)
- Éric Pelle (50 %)

Répartition par sous-thèmes :

Ontogenèse squelettique et adaptations biomécaniques (A. Abourachid, C. Berge, J. Castanet, J. Cubo, E. de Margerie, A. Quilhac et collaborateurs).

Conception de simulateurs de la locomotion mammalienne (P. Neveu et collaborateurs).

Analyse mathématique de forme et adaptations locomotrices (C. Berge et X. Penin).

Équipe 2 : Rythmes moteurs et adaptations aux milieux

Responsable : S. Renous

Enseignants-chercheurs et chercheurs, doctorants :

- Anick Abourachid (50 %)
- Jean-Pierre Gasc (100 %)

Marc Herbin (100 %)

Françoise K. Jouffroy (50 %)

Monique Medina (100 %)

Sabine Renous (100 %)

étudiants de DEA (Marion Depecker, Lourdes Martinez Sanchez et Nadia Zouari)

Technicien :

Éric Pelle (50 %)

Répartition par sous-thèmes :

Géométrie corporelle, posture et passage à la dynamique de déplacement : mouvement de l'axe vertébral et modulation du patron de coordination des pattes (A. Abourachid, J.-P. Gasc, M. Herbin, S. Renous, collaborateurs et étudiant).

Bipédie des oiseaux (A. Abourachid, S. Renous, collaborateurs et étudiant).

Adaptation et plasticité des voies sensori-motrices (M. Herbin, J.-P. Gasc, S. Renous, collaborateurs et étudiant).

Spécialisations cytochimiques des muscles posturaux et locomoteurs en fonction des modes de locomotion (F. Jouffroy, M. Medina).

Équipe 3 : Structure, développement et évolution des systèmes squelettiques

Responsable : A. de Ricqlès

Enseignants-chercheurs et chercheurs, doctorants :

Vivian de Buffrénil (50 %, jusqu'au 1/10/2002)

Jacques Castanet (50 %)

Jorge Cubo (50 %)

Hélène Francillon-Vieillot (100 %)

Michel Laurin (100 %)

Armand de Ricqlès (100 %)

Christine Tardieu (100 %)

Louise Zylberberg (100 %)

Techniciennes :

Françoise Allizard (50 %)

Marie-Madeleine Loth (50 %)

Répartition par sous-thèmes :

Structure et évolution des tissus squelettiques (V. de Buffrénil, J. Castanet, J. Cubo, H. Francillon-Vieillot, M. Laurin, A. de Ricqlès, L. Zylberberg).

Structure, phylogénie et évolution des éléments squelettiques (M. Laurin, J. Cubo, A. de Ricqlès).

Mise en place ontogénétique et phylogénétique des caractères liés à la bipédie humaine (C. Tardieu et collaborateurs).

Tissus osseux et biologie des espèces actuelles et fossiles (V. de Buffrénil, J. Castanet, H. Francillon-Vieillot, A. de Ricqlès, L. Zylberberg).

Équipe 4 : Évolution et développement du dermosquelette

Responsable : J.-Y. Sire

Enseignants-chercheurs et chercheurs et doctorants :

Tiphaine Davit-Béal en thèse (100 %)

Sidney Delgado, en thèse (100 %)

François Meunier (50 %)

Jean-Yves Sire (100 %)

Hideki Chisaka, (post doctorant 100 %)

Technicienne :

Françoise Allizard (50 %)

Répartition par sous-thèmes :

Histodiversité et paléodiversité du squelette dermique (F.J. Meunier).

Développement du squelette dermique et aspects de son contrôle (J.-Y. Sire).

Évolution des amélogénines (S. Delgado, J.-Y. Sire).

On constate que les personnels et les thématiques de l'ancienne équipe « Formations squelettiques » se retrouvent majoritairement dans les nouvelles équipes 1, 3 et 4 ci-dessus.

II. Activités de recherche 2001-2002 et travaux en cours

Compte tenu du contexte exposé ci-dessus, il m'a paru plus simple, pour cette année de transition, de conserver le canevas de présentation de l'Équipe « Formations squelettiques » déjà utilisé pour les années précédentes. Ce canevas est donc simplement rappelé ci-dessous. Son contenu concret ayant été commenté en détail dans les annuaires 1999-2000 (pp. 522-527) et 2000-2001 (pp. 448-456), il n'a pas paru nécessaire de l'explicitier cette année.

1. Ontogenèse squelettique et adaptations biomécaniques de l'os

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

1.2. Aspects de la biologie des tissus osseux hyperdenses (L. Zylberberg et V. de Buffrénil).

2. Histologie osseuse comparée

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

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

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

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

3. Matrices extracellulaires et interactions épidermo-dermiques (J.-Y. Sire, S. Delgado, T. Davit-Béal, A. Quilhac, L. Zylberberg, Fr. Allizard et collaborations)

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

3.2. *Évolution moléculaire et expression de gènes impliqués dans la squeletto-genèse* (S. Delgado, T. Davit-Béal, J.-Y. Sire, et collaborations)

Étude évolutive et phylogénétique de l'amélogénine chez les vertébrés

3.3. *Contrôle cellulaire et moléculaire de l'ostéogenèse*

3.3.1. Au sein de l'équipe Formations squelettiques

Étude du fonctionnement des ostéoblastes (A. Quilhac, J. Castanet, J. Cubo)

3.3.2. En collaboration

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

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

Publications scientifiques

2001 (suite)

Casinos, A., **Cubo, J.** 2001. Avian long bones, flight and bipedalism. *Comp. Biochem. Phys. A* 131 (1) : 159-167.

Cubo, J., Arthur, W. 2001. Patterns of correlated character evolution in flightless birds: a phylogenetic approach. *Evol. Ecol.* 14 : 693-702.

Delgado, S., Casane, D., Bonnaud, L., **Laurin, M.**, **Sire, J.-Y.** et Girondot, M. 2001. Molecular evidence for Precambrian origin of amelogenin, the major protein of vertebrate enamel. *Mol. Biol. Evol.* 18 (12) : 2146-2153.

Gayet, M., **Meunier, F.J.** et Werner, C. 2001. Diversification in Polypteriformes and special comparison with the Lepisosteiformes. *Paleontology* 45 : 361-376.

Sire, J.-Y., Allizard, F. 2001. A fourth teleost lineage possessing extra-oral teeth: the genus *Atherion* (Teleostei ; Atheriniformes). *Eur. J. Morphol.* 39 (5) : 295-305.

2002 et sous presse

Bruce, R., **Castanet, J.**, et **Francillon-Vieillot, H.** 2002. Skeletochronological analysis of variation in age structure, body size, and life history in three species of desmognathinae. *Herpetologica* 58 : 181-193.

Buffrénil, V. de, Hemery, G. 2002. Variation in longevity, growth and basic morphometry in exploited Nile monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa. *J. Herpetol.* 36 (3) : 419-426.

Cubo, J., Azagra, D., Casinos, A. et **Castanet, J.** 2002. Heterochronic detection through a function for the ontogenetic variation of bone shape. *J. Theor. Biol.* 215 : 57-66.

Delgado, S., Davit-Béal, T. et **Sire, J.-Y.** 2002. The dentition and tooth replacement pattern in *Chalcides* (Squamata; Scincidae). *J. Morphol* (sous presse).

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.** et Shuler, C.F. 2002. Membranes, minerals, and proteins of developing vertebrate enamel. *Microsc. Res. Techn.* (sous presse).

Esteban, M., Sanchez-Herraiz, M.J., Barbadillo, L.J., **Castanet, J.** et Marquez, R. 2002. Age, size, temperature, and advertisement calls in two Spanish populations of *Pelodytes punctatus*. *Amphibia-Reptilia* (sous presse).

Faivre, L., Megarbané, A., Al Swaid, A., **Zylberberg, L.** Campos-Xavier, A.B., Bracq, D., Mallet, L., Munnich, A., Bonaventure, J. et Cormier-Daire, V. 2002. Homozygosity mapping of a Weill-Marchesani syndrome locus to chromosome 19 p 13.3-p 13.2. *Human Genetics* (sous presse).

Girondot, M. et **Laurin, M.** 2002. Bone profiler: a tool to quantify, model and statistically compare bone section compactness profiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* (sous presse).

Laurin, M. 2002. Tetrapod phylogeny, amphibian origins, and the definition of the name Tetrapoda. *Systematic Biology* 51 (2) : 364-369.

Margerie, E. de, Cubo, J. et **Castanet, J.** 2002. Bone typology and growth rate: testing and quantifying Amprino's rule in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *C. R. Biologies* 325 : 221-230.

Meunier, F.J., Journiac, N., Lavouré, S. et Rabet. 2002. Caractéristiques histologiques des marques de croissance squelettiques chez l'Atipa *Hoplosternum littorale* (Hancock 1828) (Teleostei, Siluriformes) dans le marais de Kaw (Guyane française). *Bull. Fr. Pêches Piscic.* 364 : 71-86.

Reisz, R.R. et **Laurin, M.** 2002. Response to Lucas. Geological Society of America Bulletin 114 (9) : 1176-1177.

Ricqlès, A.J. de, Padian, K., Horner, J.R., Lamm, E.T. et Myhrvold, N. 2002. Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda, Aves). Journ. Vert. Paleontol. (in press).

Sire, J.-Y., Davit-Béal, T., Delgado, S., Van Der Heyden, C. et Huysseune, A. 2002. The first generation teeth in non-mammalian lineages: evidence for a conserved ancestral character? Microsc. Res. Techn. (sous presse).

Sire, J.-Y. et Huysseune, A. 2002. Formation of skeletal and dental tissues in fish: A comparative and evolutionary approach. Biol. Reviews (sous presse).

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

Participations à des congrès

2001 (suite)

Buffrénil, V. de, 2001. Harvesting Nile monitors: some demographic consequences. 4th World Congress in Herpetology, Sri Lanka, décembre 2001, (poster). Congress Abstracts : 23.

Margerie, E. de, Castanet, J. et Cubo, J., 2001. Bone typology and growth rate: testing and quantifying Amprino's rule. Sixty-first annual meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Bozeman, Montana, USA. J. Vertebr. Paleontol. 21 : 77A.

Cubo, J., Margerie, E. de et Castanet, J., 2001. Homoplastic variation of bone vascularization in birds. Sixty-first annual meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Bozeman, Montana, USA. J. Vertebr. Paleontol. 21 : 43A.

Casinos, A., **Cubo, J.** 2001. Functional adaptation in bone cross-sectional geometry. 6th International Congress of Vertebrate Morphology, Jena, Allemagne (communication orale : A. Casinos). J. Morphol. 248 (3) : 214.

Castanet, J. 2001 (Sur Invitation). Bone histology among extant tetrapods and its implication for Dinosaurs. Sixty Annual Meeting Society of Vertebrate paleontology. Montana State University, Bozeman, octobre 3-6, 2001. J. Vertebr. Paleontol. 21 (3) : 39A.

Gayet, M. et **Meunier, F.J.** 2001. Bagres : paleontologia y paleobiogeografía. Jordana de Paleontologia, Albarracin, octobre 2001.

Gayet, M. et **Meunier, F.J.** 2001. Scattered remains importance. 3rd Int. meeting on Mesozoic Fishes, Serpiano-Monte San Giorgio (Suisse), août 2001.

Gayet, M. et **Meunier, F.J.** 2001. Paleontology and palaeobiogeography of catfishes: a review. 3rd Int. meeting on Mesozoic Fishes, Serpiano-Monte San Giorgio (Suisse), août 2001.

Meunier, F.J., Brito, P.M. 2001. Palaeohistology of basal teleostean scales. 3rd Int. meeting on Mesozoic Fishes, Serpiano-Monte San Giorgio (Suisse), août 2001.

Ricqlès A. de. 2001. Tetrapods paleohistology: new insights from old structures (invited plenary lecture). Sixty Annual Meeting Society of Vertebrate paleontology. Montana State University, Bozeman, octobre 3-6, 2001. *J. Vert. Paleontol.* 21 (3) : 93A.

Ricqlès, A. de, Padian, K. et Horner, J.H. 2001. Bone histology in extant and extinct archosauromorphs: a structuro-functional exploration in ontogeny and phylogeny. 6th Int. Cong. Vert. Morphol., Jena, juillet 2001 (conf. Symp.). *J. Morphol.* 248 (3) : 222.

Sire, J.-Y., Huysseune, A. 2001. Formation of skeletal and dental tissues: A comparative and evolutionary approach. 6th Int. Cong. Vert. Morphol., Jena, juillet 2001 (conf. Symp.). *J. Morphol.* 248 (3) : 285 (conférence invitée : A. Huysseune).

Steyer, J.S., **Laurin, M.**, **Castanet, J.** et **Ricqlès, A. de.** 2001. Histological evidence of rapid growth in *Dutuitosaurus*, a stegocephalian from the Upper Triassic of Morocco. Sixty Annual Meeting Society of Vertebrate paleontology. Montana State University, Bozeman, octobre 3-6, 2001. *J. Vert. Paleontol.* 21 (3) : 104-105A.

Verreijdt, L., Vandervennet, E., **Sire, J.-Y.** et Huysseune, A. 2001. Developmental differences between cranial bones in the zebrafish (*Danio rerio*): some preliminary light and TEM observations. 7th Int. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, Lalonde-les-Maures, France, juin 2001 (poster).

Zalzal, S., Fortin, F., **Sire, J.-Y.**, **Zylberberg, L.**, **Castanet, J.** et Nanci, A. 2001. Immunolocalization of amelogenin and ameloblastin in the lizard *Chalcides sexlineatus* (Scincidae). 7th Int. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, Lalonde-les-Maures, France, juin 2001 (poster).

Zylberberg, L. 2001. Structural and evolutionary considerations on the dermal skeleton in Gymnophiones and Squamates. 4th World Congress in Herpetology, Sri Lanka, décembre 2001, (comm. orale). Congr. Abstracts : 142.

2002 et sous presse

Castanet, J., 2002. Amphibiens et reptiles non aviens : un matériel de choix en squeletteochronologie. Réunion. Ann. SHF. Bull. Soc. Herp. Fr. (sous presse).

Davit-Béal, T., **Delgado, S.**, Huysseune, A. et **Sire, J.-Y.** 2002. Les dents de première génération des vertébrés non mammaliens ont-elles conservé un caractère ancestral ? 5^e Journées Françaises de la Biologie des Tissus Minéralisés. Montrouge, France, mai 2002 (poster).

Delgado, S. et Sire, J.-Y. 2002. Analyse évolutive des gènes de l'amélogénine chez les mammifères. 5^e Journées Françaises de la Biologie des Tissus Minéralisés. Montrouge, France, mai 2002 (communication orale : S. Delgado).

Huyseune, A. et **Sire, J.-Y.** 2002. Fish dentitions: larval common features versus adult specializations. Ecol. Evol. Ethol. Québec, août 2002 (communication orale : A. Huyseune).

Laurin, M. et Soler-Gijon, R. 2001. *Iberospondylus* and a reappraisal of the osmotic tolerance of early amphibians. 4th World Congress of Herpetology, 3rd-9th December 2001, Bentota, Sri Lanka. Congr. Abstracts : 63-64.

Margerie, E. de, Castanet, J. et Cubo, J. 2002. Typologie osseuse et vitesse d'ostéogénèse : quantification de la « règle d'Amprino ». 5^e Journées Françaises de Biologie des Tissus Minéralisés, Montrouge, France, mai 2002 (poster). Res. Comm. : 69.

Ricqlès, A. de, Castanet, J. et Francillon-Vieillot, H. 2002. The « message » of bone tissue in Paleoherpetology. (Invited plen. lecture) 4th Naz. Congress. Soc. Herp. Ital. (Herculanum, juin 2002). Congr. Abstracts. : 18.

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

Chapitres d'ouvrages

2001 (suite)

Meunier, F.J. et Boujard, T. 2001. Fishes of the Arataye River and their spatio-temporal organization. In: Bongers *et al.* (eds.), Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest, 185-189. Kluwer Acad. Publ., Pays-Bas.

Meunier, F.J. et Boujard, T. 2001. Fishes of the Arataye River. Appendix 6. In: Bongers *et al.* (eds.), Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest, 381-384. Kluwer Acad. Publ., Pays-Bas.

Ricqlès, A. de, Padian, K. et Horner, J.R. 2001. The bone histology of basal birds in phylogenetic and ontogenetic perspectives, pp. 411-426. In: New perspectives in the origin and evolution of birds (J. Ostrom Feischrift Vol.) J. Gauthier and L.F. Gall (eds.) Yale Univ. Press, 613 pages.

2002 et sous presse

Meunier, F.J. et Panfili, J. 2002. Historical. In: Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. and Wright, P.J. (eds), Manual of Fish sclerochronology. Ifremer-Ird Éditions, Paris, 460 p.

Meunier, F.J. 2002. Scales. In: Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. and Wright, P.J. (eds), *Manual of Fish sclerochronology*. Ifremer-Ird Éditions, Paris, 460 p.

Meunier, F.J. 2002. Skeleton. In: Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. and Wright, P.J. (eds), *Manual of Fish sclerochronology*. Ifremer-Ird Éditions, Paris, 460 p.

Panfili, J., **Meunier, F.J.**, Mosegaard, H., Troadec, H., Wright, P.J. et Geffen, A.J. 2002. Glossary. In: Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. and Wright, P.J. (eds), *Manual of Fish sclerochronology*. Ifremer-Ird Éditions, Paris, 460 p.

Éditions d'ouvrages

2002

Lim, P., **Meunier, F.J.**, Keith, P. et Noël, P. 2002. *Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Martinique*. Patrimoines naturels, 51 : 120 p.

Commentaires d'ouvrages

2001-2002

Meunier, F.J. 2002. Commentaire de : « Shore fishes of Hawaii » by John E. Randall, 1998, Univ. of Hawaii Press, Honolulu, 216 pages. In: *Cybium*, 2002, 26 (1) : 78.

Meunier, F.J. 2002. Commentaire de : « Biologie des Poissons d'eau douce européens », 2001, Bruslé J. & Quignard J.-P., Éditions Tec & Doc, Lavoisier, Paris, 625 pages. In: *Cybium*, 2002, 26 (2) : 128.

Meunier, F.J. 2002. Commentaires de : « Atlas des Poissons d'eau douce de France », 2001, Keith P. & Allardi J. (coord.), Patrimoines Naturels, N° 47, Paris, 387 pages. In: *Cybium*, 2002, 26 (2) : 146.

Diffusion et valorisation des connaissances

2001 (suite)

Chanet, B. et **Meunier, F.J.** 2001. Du Crétacé à l'actuel, des Comores à Sulawesi : une histoire de coelacanthes. *Bull. Assoc. Prof. Biol. Géol.*, (3) : 553-562.

Ricqlès, A. de. 2001. Travaux de la Chaire de biologie historique et Évolutionnisme. *Annuaire du Collège de France 2000-2001*, pp. 433-463.

2002 et sous presse

Ricqlès, A. de. 2002. S.J. Gould, un Darwinien pas très orthodoxe. *La Recherche*, 356 : 24-32.

ANNEXES

I. Collaborations avec des chercheurs français et étrangers**2001-2002** (avant le 30 juin)

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

— Docteur **J. Bonaventure** (Hôpital Necker-Enfants Malades, Paris, INSERM U393). Anomalies génétiques de l'ostéogénèse (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** (University of Manitoba, Winnipeg, Canada). Reçue en tant que Professeur invitée, Paris 6, printemps 1999. Analyse expérimentale de la dynamique de croissance osseuse et dentaire chez les jeunes porcs (J. Castanet).

— 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 **Jean Gaudant** (MNHN). Histologie osseuse de poissons fossiles (F.J. Meunier).

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

— 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.). 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 (J.-Y. Sire).

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

— Professeur **Henry Magloire** (Université Dentaire de Lyon). Étude de l'expression de l'amelogénine dans les dents d'un lézard (S. Delgado, J.-Y. Sire).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

II. Missions lointaines ou à l'étranger

2001 (suite)

— **J. Castanet, J. Cubo, J.-Y. Sire** et **A. de Ricqlès**. Iéna (Allemagne), 21-26 juillet 2001. World Congress on Vertebrates Morphology.

— **J. Castanet**, et **A. de Ricqlès**. University of Montana and Museum of the Rockies, Bozeman (USA), 25 septembre-14 octobre 2001. Soixantième réunion de la Society of Vertebrate Paleontologists et séjour de recherche.

— **V. de Buffrénil, M. Laurin** et **L. Zylberberg**. World Congress of Herpetology, Sri Lanka, décembre 2001.

2002 (avant le 30 juin)

— **F.J. Meunier** : 1 semaine dans le Marais de Kaw — Ponton flottant de l'IRD (Guyane) : inventaire des poissons, juin 2002.

— **A. de Ricqlès** : Museum of the Rockies, Bozeman (USA), 24-31 mars 2002, séjour de recherche.

— **J.-Y. Sire** : 1 mission d'une semaine à l'Université de Gand, Belgique, dans l'équipe du Prof. A. Huysseune. juin 2002.

— **J.-Y. Sire** : 2 missions d'une semaine à la Ferme aux Crocodiles de Pierrelatte (Drôme), avril et juin 2002.

III. Directions de thèses**2001-2002** (avant le 30 juin)

— **Sidney Delgado** (ATER Collège de France). Étude de l'expression du gène de l'amélogénine lors du développement des dents de reptiles. Direction : **J.-Y. Sire**.

— **Khemiri Sana** (ENSA Rennes). Biologie de quelques espèces pélagiques des côtes tunisiennes. Co-direction : **L. Zylberberg** : Thèse de doctorat tunisienne en co-tutelle.

— **Emmanuel de Margerie** (Paléontologie, Montpellier). Signification fonctionnelle des microstructures osseuses chez les Oiseaux. Direction : **J. Castanet**.

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

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

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

IV. Liste des étudiants en stage de formation initiale ou continue**1. — DEUG et assimilés**

— **Carole Daffis**. 2001/2002 (BTS Chimie-Biologie de l'ENCPB) : Formation aux techniques de Biologie moléculaire. Tuteurs : **J.-Y. Sire** et **S. Delgado**.

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

2. — Licence et Maîtrise

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

— **Fleur Ponton.** Stage de Maîtrise 2001-2002 : Relations entre typologie osseuse et quelques caractéristiques biologiques. **J. Castanet** et **J. Cubo.**

— **Solène Croci.** Stage de Maîtrise 2001-2002 : Squelettochronologie chez le Microcèbe. **J. Castanet.**

3. — Stagiaires étrangers

— **Els Vandervennet,** étudiante belge, 2001. Technique de transfert d'ARN-cDNA, PCR (gènes msx). **J.-Y. Sire** et **S. Delgado.**

4. — Stages Post doctoraux, Stages Erasmus et assimilés

— **Hideki Chisaka** (Université de Chiba, Japon) : Développement des dents de Xénope et étude de l'expression de l'amélogénine au cours de l'ontogenèse dentaire. Mai 2002-avril 2003. **J.-Y. Sire.**