

Biologie historique et évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

Introduction

La Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme du Collège de France a été créée par vote de l'Assemblée des Professeurs en date du 27 Novembre 1994. Sa création est parue au Journal Officiel du premier Avril 1995. J'en ai été élu le titulaire par vote de l'Assemblée des Professeurs en date du 25 Juin 1995 et ma nomination a été publiée au Journal Officiel du 4 Janvier 1996 avec effet rétroactif à compter du premier Octobre 1995.

Enseignement

Compte tenu des dates de mon élection et de ma nomination, d'une part, de mes obligations vis-à-vis de mon Établissement de rattachement précédent, à savoir l'Université Paris 7 — Denis Diderot, d'autre part, il ne m'a pas été possible d'assurer l'intégralité de mon service au Collège de France au cours de l'année 1995-96. J'ai donc encore exercé cette année la quasi totalité de mes activités statutaires d'enseignement au profit de l'Université Paris 7 (Licence et Maîtrise de Sciences naturelles, Coursus d'Environnement, DEA...) dans les domaines de la Biosystématique, de la Zoologie, de l'Anatomie comparée et de la Paléontologie pour un total d'environ 75 heures effectives de cours et conférences, non compris l'ensemble des activités annexes.

Au demeurant, l'Université continue à m'offrir l'usage de mes locaux de recherche habituels au sein de mon Équipe, sise au Laboratoire d'Anatomie comparée, bâtiment A, du Campus Jussieu.

Leçon inaugurale

Celle-ci a été faite le 6 Mai 1996. Son thème général visait à replacer dans le cadre de la Biologie contemporaine la dimension naturaliste de la Biologie. En effet, l'Histoire naturelle n'est pas une « Biologie dépassée » : ce domaine s'est

lui aussi renouvelé davantage, au cours des trente dernières années, qu'il ne l'avait fait depuis Linné ou même Darwin. Son champ d'investigation est spécifique et ne se confond pas entièrement avec celui de ce que j'ai appelé la Biologie au sens strict. Biologistes et Naturalistes formulent deux projets, distincts mais complémentaires, concernant l'étude de la nature animée.

Le Biologiste est tourné vers la synthèse et vers le fonctionnel. Au-delà de la diversité des vivants, il s'intéresse surtout à la profonde unité des mécanismes fondamentaux de la vie. Sa démarche est volontiers réductionniste et fondée sur l'expérimentation. Son objet d'étude doit constituer de préférence un modèle généralisable.

Le Naturaliste est davantage tourné vers l'analyse et vers le structural. La connaissance de la biodiversité dans l'espace et dans le temps constitue l'objet de son enquête. Sa démarche est volontiers compositionniste et fondée sur la comparaison. Son objet d'étude a son intérêt intrinsèque, découlant de ses attributs distinctifs et particuliers.

Ces sensibilités, à l'évidence complémentaires, répondent à la distinction classique, en Biologie évolutionniste, entre étude des processus (ou « process ») et étude des structures (ou « patterns »), autrement dit aux aspects respectivement normatifs et phénoménologiques de l'Évolution biologique.

En dépit de la complémentarité entre Histoire naturelle et Biologie des processus, leurs rapports, spécialement dans notre pays, ont été souvent marqués par l'intolérance mutuelle, voire par l'affrontement. Cette histoire conflictuelle n'est pas sans conséquences déplorables, encore aujourd'hui, sur l'enseignement, l'organisation, le fonctionnement et l'utilisation de la Biologie au sens large dans ce pays. J'ai essayé sommairement de montrer que les origines de cet antagonisme sont anciennes et répondent à des « projets » scientifiques différents, liés à des traditions épistémologiques distinctes. Avec les approches si dissemblables de Pasteur le Biologiste et de Darwin le Naturaliste, l'opposition entre la France et l'Angleterre au cours de la seconde moitié du XIX^e siècle a illustré mon propos.

Sans pouvoir développer ici une réflexion (esquissée dans la leçon) sur les bases épistémologiques sous-jacentes à l'opposition entre néo-Lamarckisme et néo-Darwinisme, il m'apparaît que la « trajectoire » de l'Histoire naturelle en France, parce qu'elle a été essentiellement « a-Darwinienne », rend compte de certaines de ses difficultés intellectuelles et institutionnelles, par rapport à la triomphante Biologie des processus. Je souhaite que les enseignements de cette Chaire contribuent à l'indispensable réconciliation des aspects naturalistes et mécanistiques de la Biologie dans le cadre de la synthèse évolutionniste moderne qui n'est plus tout à fait la classique « Théorie synthétique de l'Évolution ».

La tâche des Naturalistes n'est pas achevée, en cette fin du XX^e siècle, parce que les Biologistes pénètrent désormais les mécanismes moléculaires intimes du fonctionnement cellulaire. Plus que jamais l'analyse de la biodiversité terrestre se

fait urgente. Aucune politique rationnelle concernant l'Écologie, l'environnement et le développement durable de l'humanité ne peut réussir si l'on néglige — comme on le fait trop — la tâche *permanente* consistant à identifier la biodiversité avec toutes les ressources de la science moderne. Parmi celles-ci les techniques moléculaires nouvellement acquises renforcent un arsenal classique qui n'a nullement démerité.

Le foisonnement de la *Biodiversité* ne peut être appréhendé sans une méthode qui tente de mettre au jour sa structure globale. La recherche de la structure de la biodiversité terrestre, tout comme l'expression du résultat de cette recherche, constituent la *Systématique biologique* ou *Biosystématique*.

J'ai voulu, dans cette leçon, insister sur le renouvellement théorique et pratique décisif, encore trop méconnu, qui a métamorphosé la systématique au cours des trente dernières années, ce qui constitue à mes yeux un chapitre important de l'histoire intellectuelle de notre temps. En effet, au-delà des progrès techniques en informatique comme en biologie moléculaire, le renouvellement de la systématique provient, ce qui me paraît encore plus intéressant, d'une véritable métamorphose conceptuelle touchant aux racines philosophiques mêmes de ce qui était autrefois « l'art des classifications ».

Ce renouvellement trouve son origine dans les travaux de l'Entomologiste Willy Hennig (1913-1976), fondateur de la *Systématique phylogénétique*, connue sous le nom de *cladistique*. J'ai rappelé comment son analyse logique du concept d'homologie l'avait conduit à y distinguer deux composantes. Dans une perspective évolutionniste, deux taxons quelconques peuvent en effet présenter des caractères homologues pour deux raisons distinctes. Ces homologies proviennent soit d'un ancêtre commun lointain et non exclusif, soit d'un ancêtre commun proche et exclusif. Hennig a démontré le premier que ces deux types d'homologies n'ont pas du tout la même valeur pour reconstituer la phylogénie, dont la systématique doit être l'expression intégrale. En effet, seule l'existence d'homologie correspondant à des caractères dérivés (ou spécialisés) partagés par deux taxons (*synapomorphies*) exprime l'apparement de façon précise et non ambiguë. La synapomorphie démontre en effet que deux taxons donnés sont en situation de taxons-frères parce qu'ils tiennent cette spécialisation partagée d'un ancêtre commun proche et exclusif. Ils constituent donc avec cet ancêtre un monophylum (ou clade), ou groupe naturel au sens strict. Il en découle qu'un groupe monophylétique, quelle que soit sa richesse taxique et le « rang » formel qu'on lui reconnaisse dans la hiérarchie classificatoire traditionnelle, doit être défini comme composé par l'ancêtre commun et *tous* ses descendants.

En revanche, les taxons réunis par la possession d'homologies découlant de l'existence d'un ancêtre commun lointain et non exclusif (*synplésiomorphies*) constituent ce qu'Hennig a nommé des groupes paraphylétiques. La révélation de la notion de groupe monophylétique au sens strict (c'est-à-dire cladistique) du terme, et par contraste de groupes paraphylétiques, a constitué un éclaircissement

théorique décisif en biologie comparée, peut-être la clef de voûte d'un processus d'épuration conceptuelle poursuivi depuis des siècles en vue d'édifier une systématique véritablement naturelle. Il est apparu en effet que les groupes paraphylétiques, contrairement aux groupes monophylétiques au sens strict (= cladistique), ne sont pas véritablement naturels et véhiculent de formidables ambiguïtés. Plus subtilement que les groupes polyphylétiques (déjà récusés par la systématique traditionnelle), les groupes paraphylétiques n'en sont pas moins, comme eux, des groupes artificiels.

Il s'est avéré ainsi que la plupart des grandes unités taxinomiques couramment admises, non seulement par la systématique traditionnelle, mais encore par la « Nouvelle systématique » évolutionniste, répondent à des groupes paraphylétiques et ne véhiculent donc pas l'information phylogénétique de façon optimale.

J'ai succinctement présenté les caractéristiques de l'analyse phylogénétique, dont les procédures divergent profondément de celles de la « Nouvelle systématique », en ce sens qu'elle n'est jamais la recherche de l'ancêtre ou du « groupe ancestral ». Elle se fonde sur l'établissement d'un *cladogramme*, construction dichotomique où s'explique progressivement une *hypothèse d'apparement relatif* entre taxons, fondée sur l'analyse logique et explicite des états de caractères qu'ils présentent.

A la tentative de reconstitution directe d'une relation ancêtre-descendant propre à la « Nouvelle systématique » évolutionniste, la cladistique substitue plus modestement la recherche du « groupe frère » par la mise en évidence de synapomorphies. Les conséquences épistémologiques sont considérables puisque cette méthode permet d'aboutir à des hypothèses phylogénétiques testables et donc potentiellement *réfutables*. De ce fait, la reconstruction phylogénétique répond pleinement, pour la première fois dans le domaine de la Systématique, aux critères de « scientificité » d'une théorie au sens de Popper (1962).

J'ai rapidement passé en revue certaines des conséquences les plus importantes de la « révolution cladistique » en Systématique.

D'abord, du point de vue général de l'évolutionnisme, l'analyse phylogénétique met clairement en évidence que les nombreux groupes paraphylétiques couramment admis ne sont que des *grades*. Ces « paliers d'organisation » structuro-fonctionnels non seulement dissimulent les véritables affinités phylogénétiques, mais encore induisent presque inéluctablement une vision scaliste, voire souvent anthropocentriste de l'évolution.

Ensuite, dans le domaine de la Paléontologie, j'ai esquissé le changement du « statut » du fossile entre une Paléontologie évolutionniste post-Darwinienne et une actuelle Paléontologie phylogénétique. La première s'attachait à fournir les preuves matérielles de l'évolution par la découverte, dans le cadre stratigraphique, des formes « primitives », « intermédiaires », ponctuée par la découverte des « chaînons (jusque là) manquants ». Ce faisant, on édifiait de nombreux groupes fossiles « ancestraux », c'est-à-dire paraphylétiques, autrement dit des *grades*

plutôt que des clades. Une telle approche permettait de souligner des relations d'ancestralité/descendance au niveau de grands taxons supraspécifiques. Par la création de ces sortes d'archétypes successifs représentant autant de paliers d'organisation et calés sur la succession stratigraphique, on apportait certes les matériaux de l'évolution, mais organisés selon la vision scaliste (et anthropocentrique) qui a déjà été soulignée.

Avec la Cladistique, la Paléontologie phylogénétique ne cherche plus à démontrer qu'un taxon fossile donné constitue l'ancêtre biologique réel d'un autre taxon, fossile ou actuel. Plus modestement, le fossile témoigne de combinaisons originales d'états de caractères ayant coexistés chez un taxon à un moment donné de la diachronie. Comme les formes actuelles, mais avec le moindre degré de précision qu'autorise généralement la fossilisation, le fossile devient simple objet de l'analyse phylogénétique : son enracinement à un nœud donné du cladogramme dépend des apomorphies qu'il présente. La Paléontologie phylogénétique recueille des dividendes inattendus autant que précieux de sa renonciation à considérer, en général, l'ancêtre comme connaissable sous forme d'un fossile concret. En effet, les hypothèses phylogénétiques, et même les prévisions qu'elles engendrent, deviennent testables...

Pour conclure, j'ai brièvement présenté, aux confins du champ immense de l'Histoire naturelle, le domaine limité qu'il m'a été donné d'explorer plus particulièrement au cours de mes recherches, celui de *l'histoire évolutive des constituants tissulaires du squelette des vertébrés*. Ce domaine participe à la fois du point de vue structural et du point de vue fonctionnel ; il touche les divers niveaux d'organisation du vivant et forme ainsi transition entre niveaux très intégrés, populationnel, individuel, anatomique, d'une part, et niveaux tissulaire, cellulaire, voire à présent moléculaire, d'autre part. Il intègre les dimensions ontogénétiques comme phylogénétiques ; il s'applique aussi bien à l'étude des organismes actuels dans la synchronie qu'à celles des organismes du passé dans la diachronie. Il invite donc à la conciliation et à la synthèse entre toutes les approches, trop souvent disjointes, voire conflictuelles, de la Biologie et de l'Histoire naturelle, ce qui est l'ambition de cette Chaire.

Cours : Approches paléohistologiques de l'évolution des vertébrés (22 et 29 Mai, 5, 12 et 19 Juin 1996)

Dans ce cours, qui ne doit être considéré que comme un élément *d'introduction générale* à de futurs enseignements, on a d'abord voulu présenter et définir certains aspects fondamentaux de la recherche dans les domaines de la Paléontologie et de la Paléobiologie, ne serait-ce que pour « localiser », par contraste, l'approche paléohistologique. Cette présentation a porté aussi bien sur les concepts que sur les méthodes ou que sur la signification et le contenu de certaines subdivisions disciplinaires du domaine.

Diverses définitions des termes de « paléontologie » et de « fossile » ont été d'abord proposées et explicitées par une discussion critique sommaire. Si le terme de « fossile » remonte à l'Antiquité au travers de l'adjectif latin *fossilis* (tiré de la terre), celui de « Paléontologie » n'a été forgé qu'en 1822 par de Blainville.

Un bref historique de la Paléontologie animale à partir de Cuvier et de Lamarck a permis de mettre en place d'emblée le contraste entre les vues discontinuistes et catastrophistes du premier et celles, continuistes et transformistes, du second. Cette *contradiction fondatrice* entre les « pères » traditionnels de la Paléontologie scientifique trouvait ses arguments rationnels dans la considération objective des données matérielles prises en compte : les tétrapodes terrestres pour Cuvier (*Recherches sur les ossements fossiles* 1812), les invertébrés marins pour Lamarck (*Mémoire sur les fossiles des environs de Paris* 1806). Bien entendu, des considérations philosophiques ou idéologiques différentes chez l'un et l'autre ne pouvaient que constituer le substratum caché de leur désaccord « technique » apparent. Quoi qu'il en soit, visions « *continuistes* » et « *discontinuistes* » ont perduré jusqu'à nos jours, sous des avatars multiples, et continuent à animer le débat sur le cheminement historique du monde vivant et de la planète qui l'abrite.

On a noté le caractère remarquable du retard avec lequel la Paléontologie s'est historiquement constituée en tant que discipline scientifique autonome, par comparaison avec d'autres domaines de l'Histoire naturelle, tels que la Botanique et la Zoologie. C'est que, située à l'interface des Sciences de la Terre et de la Vie, s'intéressant à des objets ambigus et longtemps mal compris, la Paléontologie ne pouvait prendre son essor avant que des progrès décisifs aient été accomplis dans d'autres domaines voisins de la connaissance. Il était également indispensable que se fassent jour les conditions intellectuelles propices à la réception du « message paléontologique », conditions qui ne s'instaurent pas vraiment, dans les Sociétés occidentales, avant le XVIII^e siècle. Ainsi, la tradition biblique du *déluge universel* a jugulé les esprits encore très tardivement. Elle a longtemps constitué une démotivation implicite mais toute puissante, empêchant de percevoir la signification chronostratigraphique des fossiles et l'on garde en mémoire les plaisanteries de Voltaire, finalement très ambiguës, concernant la signification des « coquilles Saint-Jacques » trouvées jusqu'en haut des montagnes...

On n'a pu éviter, au passage, une allusion à la longue « préhistoire de la Paléontologie » avant le début du XIX^e siècle. De Strabon et Hérodote jusqu'au XVIII^e siècle, en passant par Albert le Grand (1193-1280), Léonard de Vinci (1452-1519) et Bernard Palissy (1510-1590), de nombreux esprits ont perçu la véritable nature et la signification des fossiles, à peu près telle que nous la concevons actuellement, aux côtés d'interprétations aussi étranges que variées. L'approfondissement de ces thèmes pourra donner lieu à des enseignements ultérieurs.

Après un rappel du cadre temporel actuellement admis pour l'histoire de la vie sur notre planète, j'ai rapidement envisagé, à partir de la *Paléontologie générale*,

le statut de différents domaines de cette science, tels que la *Taphonomie*, inaugurée par la Paléontologie soviétique avec l'œuvre d'Efremov (1940, 1950, 1953), la *Paléoécologie*, l'*Ichnologie*, étude des traces et pistes fossiles, la *Paléontologie stratigraphique*... On a précisé les divers sens du terme de *Paléobiologie*, en insistant sur l'intérêt des concepts préconisés par Abel (1875-1946). Ce sont eux qui se situent en effet aux origines de la paléobiologie moderne qui se propose de reconstituer les êtres fossiles en tant qu'organismes vivants. En prenant en compte l'ensemble des informations comparatives disponibles, en particulier chez les organismes actuels, il est en effet possible de préciser chez les fossiles diverses caractéristiques biologiques (longévité, éco-éthologie...) ainsi que le mode de réalisation de diverses fonctions (locomotion, prédation...). La continuité de cette approche intellectuelle est marquée par les noms de revues spécialisées : *Paleobiologica*, *Paleobiology*, *Historical Biology*... dont l'écho se retrouve dans l'intitulé de cette Chaire.

La *Paléoanatomie* constitue, depuis Cuvier, le « noyau dur » de la connaissance descriptive des organismes du passé. Utilisant les concepts et méthodes de l'*Anatomie comparée*, elle offre la base la plus solide aux inférences fonctionnelles et phylogénétiques. Cette approche descriptive et structurale du matériel paléontologique ne se limite plus, désormais, à la seule morphologie osseuse et dentaire, mais investit d'autres niveaux de l'intégration organique. Une *Paléoneurologie* peut être indirectement restituée par l'analyse des moulages naturels ou artificiels de la cavité endocrânienne. L'étude des rapports volumiques encéphalo-somatiques, avec leurs implications fonctionnelles et évolutives, en est l'un des aspects. Située à l'autre extrémité dans l'échelle des intégrations organiques, l'analyse des édifices macromoléculaires conservés chez les fossiles rend possible, désormais, une active *Paléobiochimie* dont diverses facettes pourront être l'objet d'enseignements ultérieurs.

A mi-chemin entre les niveaux d'intégration anatomique et moléculaire, le domaine de la *Paléohistologie* correspond à l'étude des édifices tissulaires fossilisés. On a d'abord soigneusement distingué ce domaine, tel que je le conçois, de celui de l'histologie pratiquée sur des tissus mous anciens plus ou moins bien conservés ou momifiés, voire en médecine légale. La compréhension de la possibilité même d'une approche histologique en paléontologie proprement dite exige des développements substantiels dans les domaines de la taphonomie et de la biogéochimie. Elle exige aussi une étude préalable relativement approfondie tant des matrices extracellulaires que des processus de biominéralisation chez l'actuel. On s'est volontairement limité, dans ce cours introductif, au strict nécessaire à la compréhension des documents iconographiques présentés.

J'ai cru devoir encore présenter, définir et illustrer, de façon liminaire, les spécialisations de la Paléontologie en fonction des entités systématiques envisagées (*Paléontologie*, *Paléobotanique*, *Paléoichthyologie*...). Une autre subdivision significative du domaine est désormais constituée par la *Paléobiogéographie* qui étudie la répartition spatiale des entités systématiques

(taxons) au cours des temps géologiques. Cette approche connaît un développement spectaculaire du fait de ses intéressantes interactions avec la Théorie de la Tectonique des plaques. La répartition spatiale des fossiles fournit en effet des informations indépendantes, concordantes ou discordantes avec celles uniquement fondées sur les données géologiques et géophysiques. Les reconstitutions paléogéographiques peuvent être ainsi l'objet de vérifications au moyen de données indépendantes qui se « testent » réciproquement.

J'ai achevé ce tour d'horizon introductif des sciences paléontologiques par la présentation de la *Paléontologie évolutive*, tendance largement inaugurée par V. Kovalevski (1842-1883) et qui a pris au cours de ce siècle une importance décisive. En dépit des limitations et des réserves formulées à son encontre, largement pour des raisons méthodologiques, par l'approche cladistique, elle apporte aux études évolutionnistes une documentation concrète irremplaçable. Au-delà des structures d'apparement entre taxons (« patterns »), elle permet en effet de tester, dans le cadre du temps long inaccessible à la biologie « néontologique », certains des mécanismes (ou « process ») évolutifs eux-mêmes.

La nature des fossiles a été ensuite quelque peu précisée en présentant, sur l'exemple d'un bivalve, différentes « voies » de fossilisations possibles en fonction des conditions paléoécologiques et taphonomiques *sensu lato* et les étapes successives caractéristiques de ces diverses voies. Il est ainsi apparu qu'à partir du même organisme vivant, des fossiles très différents peuvent être éventuellement produits. Dans chaque cas, la nature, la qualité et la quantité des informations restituées par le fossile sur l'organisme vivant dont il provient peuvent varier de façon considérable. Ces considérations sont fondamentales pour une interprétation systématique et paléobiologique pertinente du matériel. De la « Biocénose » vivante à la « thanatocénose » constituée en gisement reconnu et exploité, le trajet plein d'aléas du fossile peut se traduire en termes de perte d'information, comme l'avait bien explicité Olson (1971).

On a illustré, sur des exemples pris dans le Trias supérieur continental du Maroc, une autre dimension de cette réalité, à savoir le problème du recueil concret des documents sur le terrain. La surface topographique actuelle recoupe de façon en partie aléatoire les structures sédimentaires ayant constitué la roche encaissante pour les fossiles recherchés. Cette roche, et les assises sédimentaires plus anciennes et plus récentes, ont elles-mêmes été l'objet de phénomènes tectoniques plus ou moins complexes... Ainsi la découverte elle-même, puis l'exploitation des documents disponibles à un moment donné du temps, même si elle suit une démarche parfaitement rationnelle, fait une part considérable à la contingence, notion à ne jamais perdre de vue pour les interprétations et synthèses ultérieures à la fouille.

Nous avons envisagé ensuite avec un peu plus de précision certains aspects du *processus de fossilisation* chez les vertébrés. Dans le cas général, ces processus peuvent intéresser des tissus déjà minéralisés *in vivo* à au moins 60 % de poids

sec : os, cartilage calcifié, ciment, dentine, émail... Dans tous les cas, le minéral initialement présent est l'hydroxyapatite, un phosphate de calcium hydraté organisé en microcristaux au contact intime d'une trame organique. La fossilisation peut modifier l'apatite biologique initiale de façon très variable. Il peut y avoir substitution au sein même de la maille cristalline ou adsorption en surface d'ions ou d'éléments variés, dont les métaux lourds. Le fluor intervient fréquemment dans ces échanges, le minéral du fossile pouvant devenir une fluorapatite plus ou moins carbonatée, chimiquement plus stable que l'hydroxyapatite de départ. Ceci peut ne rien changer à la structure microscopique des tissus qui demeurent alors observables : c'est cette circonstance, fréquente mais pas universelle, qui rend la *paléohistologie* possible. En général, les cavités des tissus et organes (cavités médullaire des os) sont remplies par des éléments minéraux d'origine exogène, tels que la calcite. Les microcavités, telles que les logettes périostéocytaires, et les espaces inframicroscopiques sont remplis par des sels métalliques (fer, manganèse) qui colorent les fossiles et renforcent les contrastes optiques, produisent parfois une bonne « lisibilité » en lame mince, mais aussi des « artefacts » trompeurs. L'inclusion fréquente de minéraux exogènes peut avoir des conséquences désastreuses, à terme, sur la conservation du matériel en collection, ainsi de la pyrite de fer qui s'oxyde à l'air libre. Parfois, la diagenèse est poussée au point que seule la forme générale du fossile est conservée mais que la structure fine disparaît. Tous les intermédiaires sont connus entre une excellente conservation des détails tissulaires et leur complète disparition. Tandis que la fossilisation par la silice est fréquente chez les végétaux, cette circonstance est rare sur le matériel de vertébrés.

On n'a pas abordé cette année le problème du devenir des *trames organiques* lors de la fossilisation puisque ce domaine, actuellement en plein essor, conduit à une véritable *Paléobiochimie* qui méritera des développements substantiels dans des cours ultérieurs.

Les cas de *fossilisation exceptionnelle* ne sont pas du domaine de l'anecdote mais ont un intérêt souvent décisif car ils aident à interpréter des documents plus courants mais moins complets, qui sans cela resteraient problématiques. J'ai brièvement envisagé le cas des « Branchiosaures » du Permien de Saxe qui mettent en évidence système digestif et tégument et rendent possible l'étude de la « trajectoire ontogénique » de l'ossification et les phénomènes hétérochroniques de développement. Les cas des Ichthyosaures et d'*Archaeopteryx* ont été utilisés pour démontrer, parmi d'autres exemples, l'importance des informations d'ordre paléobiologique et phylogénétique apportés par les téguments fossilisés.

Au-delà de tels phénomènes relativement exceptionnels, j'ai ensuite esquissé une typologie des documents « classiques » généralement disponibles en paléontologie des vertébrés.

Un premier type de document correspond à des traces d'activités : par exemple terriers, pistes laissées sur des paléosols et étudiées par une sous-discipline

particulière : la *paléoichnologie*. D'autres traces d'activités témoignent des comportements. On a signalé à cet égard quelques exemples spectaculaires de comportements prédateurs, non pour leur intérêt anecdotique mais parce qu'ils peuvent se révéler précieux dans la reconstitution de certains réseaux trophiques dans les écosystèmes anciens, terrestres (exemple développé : les Thérapsides « thériodontes » et « anomodontes »), ou marins (les Mosasaures et Ammonites).

Un second type de document est constitué par les restes squelettiques eux-mêmes. L'extrême diversité des situations concrètes rencontrées quant à leur nature et à leur mode de conservation peut s'interpréter rationnellement en prenant en compte divers paramètres : taille et structure des organismes, origine et nature du sédiment fossilifère, conditions paléoécologiques, taphonomiques et finalement évolution géologique ultérieure de la région. J'ai rapidement passé en revue, au moyen d'exemples, les modalités principales de conservation les plus généralement rencontrées, en faisant ressortir à chaque fois les types d'informations géologiques, paléoécologiques, biologiques, etc... susceptibles d'être fournis. Réciproquement, chaque « style de fossilisation » peut entraîner une perte spécifique d'information dont il doit être tenu compte.

On a donc essayé de montrer en quoi le « message des fossiles » demeure à la fois partiel et partial, selon l'expression de Charles Devillers. Toutefois, ces distorsions de l'information transmise sont elles-mêmes de plus en plus finement analysées, de telle sorte qu'il devient possible d'appliquer des pondérations qui peuvent, dans une certaine mesure, compenser les imperfections des données brutes. Ainsi, en paléoécologie par exemple, il a été possible de construire des programmes informatiques à partir de données « actualistes » tirées de l'étude des écosystèmes biologiques et des systèmes sédimentaires actuels qui « corrigent » les données paléontologiques brutes, nécessairement entachées de certains biais du fait même des mécanismes taphonomiques.

J'ai ensuite abordé, toujours dans l'esprit d'une introduction générale à la paléobiologie évolutive, le problème du traitement systématique du matériel paléontologique. A partir de rappels sur la Systématique classique et sur la « Nouvelle systématique » évolutionniste, on a brièvement présenté la problématique de la Systématique phylogénétique, ou cladistique, en insistant sur les conséquences théoriques et pratiques importantes introduites en paléontologie par ce renouvellement conceptuel. J'ai d'abord introduit les concepts-clés de groupe monophylétique au sens strict et de groupe paraphylétique à l'aide d'une modélisation abstraite, purement logique. On n'a pu résister ensuite au plaisir d'illustrer pour l'auditoire ces notions un peu abstraites à partir du célèbre exemple, désormais historique, de la truite, du dipneuste et de la vache. Enfin, l'analyse critique du concept traditionnel de « Classe des Reptiles » m'a servi pour illustrer le concept de paraphylie. J'ai montré en quoi de tels groupes paraphylétiques s'opposent à l'édification de groupes systématiques véritablement naturels, c'est-à-dire exprimant la phylogénie, selon le souhait même de Darwin.

En conclusion de cette première série d'exposés, on a très succinctement présenté, en tant qu'illustrations des possibilités de la paléohistologie, une série de diapositives résumant les transformations manifestées par le tissu osseux au cours du développement individuel chez un dinosaure Ornithopode du Crétacé supérieur du Montana : *Maiasaura*. L'analyse détaillée de documents de ce type et leur interprétation fonctionnelle et paléobiologique ne pourra être entreprise qu'après les exposés plus approfondis en histologie des tissus minéralisés qui interviendront l'année prochaine.

Recherche

Mes activités de recherche personnelles se situent dans le cadre d'une équipe dont j'assure la direction et qui est associée au CNRS depuis 1985. Je donne ci-dessous une présentation résumée de sa thématique et de son organisation.

L'Équipe de recherche « FORMATIONS SQUELETTIQUES » de l'UFR de Biologie et Sciences de la Nature de l'UNIVERSITÉ PARIS 7 - DENIS DIDEROT est l'une des deux composantes de l'URA CNRS 11 37 « ADAPTATIONS ET ÉVOLUTION DES SYSTÈMES OSTÉOMUSCULAIRES » dirigée par le Professeur J.P. Gasc, Professeur au Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum National d'Histoire naturelle. Au sein de cette formation, notre équipe, comme son nom l'indique, est spécialisée dans l'étude des tissus squelettiques des vertébrés, abordée dans des perspectives structurales, fonctionnelles et évolutives. On peut résumer son activité en la présentant sous trois rubriques identifiables, bien que demeurant en très étroite interdépendance.

A/ Dans une perspective de recherche sur **l'évolution des processus du développement**, un premier thème traite de la morphogenèse, de l'histogenèse et de la biominéralisation en prenant ses modèles dans le dermosquelette des « vertébrés inférieurs ». Relevant largement de la biologie du développement, il se concentre sur des études au niveau ultrastructural (MET), sur les cellules comme sur les matrices extracellulaires minéralisables et commence à être investi par les techniques moléculaires.

Avec le « modèle écaille » a été mis au point un matériel expérimental très performant pour l'étude de la mise en place spatio-temporelle ordonnée des matrices extracellulaires ainsi que des interactions épidermo-dermiques. Les travaux portent notamment sur la mise en évidence de l'implication du cytosquelette des ostéoblastes dans l'orientation des matrices.

De nouveaux milieux chimiquement définis (sans sérum) permettant la culture organotypique de tissus squelettiques de vertébrés inférieurs ainsi que des protocoles de cultures cellulaires tridimensionnelles en gel de collagène ont été mis au point. Les perspectives offertes par ces modèles pour l'étude de l'évolution de certains mécanismes morphogénétiques chez les vertébrés sont intéressantes. Signalons seulement la mise en évidence de l'origine réelle de la ganoïne. Ce tissu

hyperminéralisé s'est révélé l'homologue de l'émail « vrai » (ectodermique) des dents des mammifères (comme récemment confirmé par immunomarquage, travail sous presse), mais il recouvre tout le dermosquelette post-céphalique chez nombre de vertébrés « primitifs ».

B/ Dans une perspective de recherche sur **l'évolution phylogénétique** des tissus squelettiques, un deuxième thème couvre l'histologie osseuse comparée et la paléohistologie et analyse les significations fonctionnelle et systématique de « l'histodiversité ». Ce thème nécessite des recherches expérimentales portant sur les vitesses de croissance des tissus squelettiques et les rapports entre celles-ci et la typologie tissulaire. Par des expériences de longue durée consistant en des marquages multiples du squelette par les fluorochromes, nous mettons en évidence la relation quantitative entre les types de tissus primaires d'apposition et leur vitesse de dépôt. Une fois validées chez l'actuel, de telles relations peuvent être utilisées pour évaluer les vitesses de croissance sur du matériel paléontologique dont nous poursuivons la description et l'inventaire dans de nombreux groupes fossiles (dinosaures, plésiosaures, ptérosaures...).

C/ Le troisième thème porte sur la **squelettochronologie**. Cette orientation, que nous avons très largement contribué à définir et à développer, vise à utiliser comme instruments de chronobiologie les « marques de croissances cycliques » (MCS) spontanément déposées dans les tissus squelettiques des vertébrés *in natura*. Leur analyse permet d'évaluer l'âge individuel, la vitesse de croissance, l'âge à la maturité sexuelle, etc. De telles données, enregistrées dans la structure même des tissus squelettiques, sont d'une grande valeur pour les écologistes qui s'intéressent à la structure et à la dynamique des populations naturelles de vertébrés et, de façon générale, à l'ensemble des facteurs définissant les « traits de vie » (« life histories ») de ces organismes. Les applications dans des domaines tels que la gestion des stocks (en ichthyologie), la saisonnalité (en archéologie) ou les stratégies démographiques (en microévolution) sont considérables tant dans des perspectives fondamentalistes que pratiques, et en voie d'extension rapide. C'est pourquoi notre équipe exerce à cet égard une action continue de formation, de conseil et d'expertise (y compris au niveau international), outre son investissement dans les aspects fondamentalistes de la recherche dans ce domaine.

Publications scientifiques

1995

Buffrénil V. de & Casinos. A. 1995 — Observations histologiques sur le rostre de *Mesoplodon densirostris* (Mammalia, Cetacea, Ziphiidae) : le tissu osseux le plus dense connu. *Ann. Sci. nat. Zool., Paris, 13^e série*, 16 : 21-32.

Burke A. & **Castanet J.** 1995 — Histological observations of cementum growth in horse teeth and their application to archaeology. *J. Archaeol. Sci.* 22 : 479-493.

Castanet J. & Caetano M. 1995 — Influence du mode de vie sur les caractéristiques pondérales et structurales du squelette chez les amphibiens Anoures. *Can. J. Zool.*, 73 : 234-242.

Esteban M., **Castanet J.** & Sanchiz B. 1995 — Size inferences based on skeletal fragments of the common european frog *Rana temporaria* L. *Herpetol. J.*, 5 : 229-235.

Meunier F.J. & Gayet M. 1995 — A new Polypteriforme from the Upper Cretaceous/Lower Paleocene of South America. In : Mesozoic fishes — Systematics and Paleocology (Arratia, G. & Viohl, G., eds.), p. 95-104. Verlag Dr. F. Pfeil, München.

Meunier F.J. 1995 — Données sur la croissance de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans le cours moyen du Rhin, région alsacienne *Bull. Fra. Pêc. Pisc.*, 335 (1994) : 133-144.

Meunier F.J. & **Francillon-Vieillot H.** 1995 — Structure et minéralisation des scutes d'*Ostracion lentiginosum* (Teleostei, Tetraodontiforme, Ostraciidae). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 13^e sér., 16 : 33-47.

Padian K., **Ricqlès A. de** & Horner J. R. 1995 — Bone histology determines identification of a new fossil taxon of pterosaur. (Reptilia : Archosauria). *C. R. Acad. Sci. Paris 320*, Ser IIa : 77-84.

Ricqlès A. de & **Buffrénil V. de**. 1995 — Sur la présence de pachyostéose chez la rhytine de Steller [*Rhytina (Hydrodramalis) gigas*], sirénien récent éteint. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 13^e série. 16 : 47-53.

Rimblot-Baly F., **Ricqlès A. de** & **Zylberberg L.** 1995 — Analyse paléohistologique d'une série de croissance partielle chez *Lapparentosaurus madagascariensis* (Jurassique moyen) : Essai sur la dynamique de croissance d'un dinosaure sauropode. *Ann. Paléont.*, 81 (2) : 49-86.

Sire J.Y. 1995 — Ganoine formation in the scales of primitive Actinopterygian fishes, Lepisosteids and Polypterids. *Connect. Tissue Res.*, 33(1-3) : 213-222.

Vernet R., **Castanet J.** & Baez M. 1995 — Comparative water flux and daily energy expenditure of the lizard *Gallotia* (Lacertidae) from Canary Islands. *Amphibia-Reptilia*, 16 : 55-66.

Wake D.B. & **Castanet J.** 1995 — A skeletochronological study of growth and age in relation to adult size in *Batrachoseps attenuatus*. *J. Herpetol.* 29 : 60-65.

Wiffen J., **Buffrénil V. de**, **Ricqlès A. de** & Mazin J.-M. 1995 — Ontogenetic evolution of bone structure in late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. *Geobios*, 28 (5) : 625-640.

1996

Castanet J., Grandin A., Abourachid A. & **Ricqlès A. de.** 1996 — Expression de la dynamique de croissance de l'os périostique chez *Anas platyrhynchos*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 319 : 301-308.

Sire J.Y. & Huyseune A. 1996 — Structure and development of the odontodes in an armoured catfish, *Corydoras aeneus* (Callichthyidae). *Acta Zool.* 77 (1) : 51-72.

Zylberberg L. & **Meunier J.F.** 1996 — Ultrastructural data on the melano-phores associated with the cellular elasmoid scales in *Leporinus frederici* (Teleostei : Ostariophysi, Anostomidae) : Their putative participation in scale matrix formation. *J. Morphol.* 228 : 155-164.

Sous presse

Buffrénil V. de. *Mesoplonodon bidens* und *Mesoplonodon mirus*. Niethammer, J. und Krapp, F. *Handbuch der Säugetiere Europas*, vol. 6 (1) (sous presse).

Buffrénil V. de. Exploitation of the Nile monitor lizard (*Varanus niloticus*). *Conserv. Manag.* (sous presse).

Castanet J., **Francillon-Vieillot H.** & Bruce R. Age estimation in desmognathine salamanders assessed by skeletochronology. *Herpetologica* (sous presse).

Esteban M., Garcia Paris M. & **Castanet J.** Bone histology and age estimation of frogs (*Rana perezi*) from a warm temperate climate area *C. J. Zool.* (sous presse).

Gaudant J. & **Meunier F.J.** Étude d'un cas de pachyostose chez un Clupeidae fossile du Miocène terminal de l'ouest algérien, *Sardina ? crassa* (Sauvage). *Cybium*, 20 (sous presse).

Gayet M. & **Meunier F.J.** Nouveaux Polyptérimorphes du gisement coniacien-sénonien d'In Becetem (Niger). *C. R. Acad. Sci.* (sous presse).

Koumans J. & Sire J.Y. An in vitro serum free organ culture technique for the study of development and growth of the dermal skeleton in fish. *In Vitro Cell Dev. Biol.* (sous presse).

Marquez R., Esteban M. & **Castanet J.** Size dimorphisme and age in Midwife toads, *Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii* *J. Herpetol.* (sous presse).

Meunier F.J., Rojas-Beltran R., Boujard T. & Lecomte F. Rythmes saisonniers de la croissance chez quelques Téléostéens de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. Trop.* (sous presse).

Meunier F.J. Structure et minéralisation des écailles de quelques Characi-formes de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. Trop.* (sous presse).

Articles dans des actes (proceedings) de Congrès

1995

Gayet M., **Meunier F.J.** & **Sire J.Y.** 1995 — Approche phylogénétique des Polyptérimorphes (Pisces, Cladistia). pp 193-200. *In Geobios. Mémoire spécial n° 19 : Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs.* H. Lelièvre, S. Wenz, A. Blicek et R. Cloutier (Coord.)

Meunier F.J. & Poplin C. 1995 — Paleohistological study of the scales of *Amia robusta* Priem, 1901, Amiidae from the Thanetian (Paleocene) of Cernay (France). pp 39-43 *In Geobios. Mémoire spécial n° 19 : Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs.* H. Lelièvre, S. Wenz, A. Blicek et R. Cloutier (Coord.).

Ricqlès A. de. 1995 — Les Vertébrés des grès de Harding : ce que Vaillant a pu observer. pp 51-56 *In Geobios. Mémoire spécial n° 19 : Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs.* H. Lelièvre, S. Wenz, A. Blicek et R. Cloutier (Coord.)

Commentaires d'ouvrages

1995

Meunier F.J. 1995 — « Les poissons d'aquarium ». D. Mills, (Bordas ed), *in Cybium*, 1995, 19, p 152.

1996

Meunier F.J. 1996 — « L'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L., 1758). Bilan des travaux et expérimentations en cours » (Vol.1), Coord. : Y. Desaunay, S. Dufour, P. Elie, P. Keith, R. Lecomte-Finiger & E. Vigneux, (Bull. Fr. Pêche Piscic., N° 335, 317 p.), *in Cybium*, 1996, 20 : p 108.

*Participations à des Congrès
(avec publication de résumés)*

1995

Castanet J. & Caetano M.H. — Influence du mode de vie sur les caractéristiques pondérales et structurales du squelette chez les amphibiens Anoures. 99^e Congrès Société Zoologique de France, Nantes, 3-5 juillet. (C. orale).

Huysseune A., Koumans J. & **Sire J.Y.** — *In vitro* tooth and jaw development in two teleostean fish, *Hemichromis bimaculatus* and *Danio rerio*. European Developmental Biology Congress, Toulouse, juillet. (C. affichée).

Koumans J. & **Sire J.Y.** — A serum free, chemically defined organ culture system to study *in vitro* development and growth of dermal skeleton in fish. European Developmental Biology Congress, Toulouse, juillet. (C. affichée).

Meunier F.J. & Francillon-Vieillot H. — Les hyperostoses chez les Téléostéens. Journées de la Société Zoologique de France, Nantes, 3-5 juillet. (C. affichée).

Quilhac A. & Sire J.Y. — Epidermal-dermal interactions during the healing process of large superficial wounds in fish. European Developmental Biology Congress, Toulouse, juillet. (C. affichée).

Ricqlès A. de. — Les Vertébrés des grès de Harding : ce que Vaillant a pu observer. 8^e Réunion internationale « *Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs* », Paris, 4-9 septembre. (C. orale).

Sire J.Y. & Bourguignon J. — Zebrafish scale development. European Developmental Biology Congress, Toulouse, juillet. (C. affichée).

1996

Meunier F.J. & Gayet M. — Phylogénie des Gymnotiformes : les aspects respectifs de la morphologie et de la biologie moléculaire. Journées Ichtyologiques de la Société Française d'Ichtyologie, Paris, 1-2 avril 1996. (C. orale).

Meunier F.J. & Gayet M. — Phylogénie des Gymnotes : approches anatomiques et moléculaires. Centième Congrès annuel de la Société Zoologique de France, Paris, 27-29 juin. (C. orale).

Gayet M. & **Meunier F.J.** — Un « punk » dans le monde des poissons. Journées « Claude BABIN », Lyon, 21-22 mai. (C. affichée).

Traub W., **Zylberberg L. & Buffrénil V. de.** — Ultrastructure of a very dense bone. Biophysics Congress, Amsterdam (Pays Bas), 11-16 août.

Zylberberg L., Bourguignon J. & Géraud G. — Modulation of the phenotype of the scale-forming cells when grown in three-dimensional collagen gels. XVth Meeting of the Federation of the European Connective Tissue Society. Munich (Allemagne), 4-9 août.

ANNEXES

1/ Collaborations avec des chercheurs français et étrangers

Dr M.A. AKIMENKO, Loeb Institute of Medical Research, Ottawa, Canada. Contrôle génétique du développement et de la régénération du dermosquelette chez *Danio*.

Pr. J. BEREITER-HAHN. Directeur du laboratoire Arbeitsgruppe Kinematische Zellforschung, Francfort sur le Main, Allemagne. Contrôle cellulaire du dépôt de la matrice collagénique.

Drs J. BONAVENTURE et L. COHEN-SOLAL. Hôpital Enfants Malades URA 584. Paris. Cultures d'écaillés de poissons téléostéens. Analyses biochimiques des collagènes.

Dr J. DESSE. Centre de Recherches Archéologiques du CNRS, Sophia Antipolis, Paléohistologie des restes Ichtyens.

Dr J. GAUDANT. Univ. P. et M. Curie. Paléohistologie des hyperostoses chez les Ostéichthyens.

Dr M. GAYET. UMR 5565 CNRS. Centre des Sciences de la Terre. Paléohistologie des écaillés des actinoptérygiens primitifs.

Dr A. HUYSEUNE. Univ. de Gand, Belgique. Ontogenèse des mandibules de poissons cichlidés. Séjours d'une semaine, deux fois par an, de 1993 à 1996.

Dr D. LE GUELLEC. UPR 412 CNRS, IBCP Lyon. Identification de la synthèse des collagènes de Poissons par hybridation *in situ*.

Dr J.M. MAZIN. Lab. Paléontologie des vertébrés et Paléontologie humaine, Univ. P. et M. Curie, Paris. Histologie osseuse des reptiles marins mésozoïques.

Pr. A. NANJI. Faculté de Médecine Dentaire, Univ. de Montréal, Canada, Recherche des amélogénines par immunocytochimie.

Dr C. PIEAU. CNRS Institut J. Monod, Univ. D. Diderot.

Dr R. VERNET. URA 251 CNRS, Univ. P. et M. Curie.

Pr. M. WAKE. Chairperson of the Dept of Zoology, University of California, Berkeley, USA. Etude des écaillés des amphibiens gymnophiones.

2/ Contrats et financements extérieurs

— 1994. Action Intégrée Franco-Espagnole. Étude des facteurs biologiques et écophy-siologiques impliqués dans les processus évolutifs des Lacertidés insulaires. Etude du genre *Gallotia*, endémique des Iles Canaries (resp. J. Castanet).

— 1993-1996. Contrat CNRS-DRI/ Ministère de la Communauté flamande (Belgique) (resp. J.Y. Sire, en collaboration avec l'Université de Gand).

— 1996-1997. ACC SV7. Les tissus du dermosquelette des vertébrés : organisation, évolution, phylogenèse et signification de leur diversité en systématique (resp. J.Y. Sire).

— 1996. Contrat avec le Conseil Supérieur de la Pêche (CSP). « Étude du dimorphisme sexuel de la croissance chez l'anguille du Rhin » (Resp. F. Meunier).

— 1996-97. Contrat FAO « Structure des populations de Varan du Nil » (Resp. V. de Buffrénil).

3/ Directions de thèses et travaux

A/ Post-Doctorant

J. KOUMANS : stagiaire post-doctoral, Hollande, Wageningen. 2 ans : 01/94-12/95. Mise au point d'un milieu de culture organotypique permettant de maintenir les processus de développement et de croissance de divers éléments du squelette dermique : écailles et dents. (Collab. J.Y. Sire).

B/ Thèse de Doctorat

— VALENTIN Sophie Ève. (soutenue à l'Univ. D. Diderot, Mars 1996) Biomécanique et anatomie de l'appareil masticateur du vison américain (*Mustella vison*, Sch, 1777). Application à l'étude des carnassiers fossiles. (Dir. A. de Ricqlès).

— QUILHAC Alexandra. Étude des interactions épidermo-dermiques au cours de la régénération des écailles de téléostéen. (Dir. J.Y. Sire).

C/ Mémoires de DEA

1994-95 : Adnane KACEM (DEA, Rennes ; Direction F. Meunier)

Émilie RODIÈRE (DEA « Biodiversité, Génétique et Évolution », Paris ; Co-direction J. Castanet)

1995-96 : Hélène FOUILLET (DEA « Biodiversité, Génétique et Évolution », Paris ; Co-direction M. Girondot)

D/ Étudiants en stage de formation initiale

DEUG :

1994 : Grégory JANER ; Stéphanie SALOMEZ.

1995 : Josefina GARCIA-NORES.

1996 : Aurélie LEURIDAN ; Sylvie PINTO-LOPES.

Licence :

1994 : Valérie LABORDE.

Maîtrise :

1995 : Bérange SERRANO ; Olivier FEDRIGO.

1996 : Frédéric GRENET ; Stanislas MARIN ; Vanessa MERIC ; Anne ROUAULT ; Frédéric SAUR.

Stages ERASMUS :

1994 : Marjorie YAMVRIAS (Angleterre) (Direct. J. Castanet).

E/ Visiteurs dans le cadre du GEPS (Groupe d'étude pratique de squelettochronologie)

VAN DER HEYDEN, Christine. Doctorante, Université de Gand, Belgique. 1 semaine, 1996 ; Méthode d'études des tissus squelettiques (application aux mâchoires et dents de Danio).