

## **Biologie historique et évolutionnisme**

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

### **Enseignements**

*1/ Au titre du Collège de France*

**Cours** : L'apparition de la tétrapodie chez les Vertébrés : la « sortie des eaux » revisitée.

Les 10, 17, 21 et 31 janvier, 7 et 14 février 1997 (six fois deux heures).

Illustration des cours : visites commentées de la Galerie de Paléontologie du MNHN les 4 et 11 avril 1997 (deux fois trois heures).

Grâce aux aimables autorisations des Professeurs H. de Lumley (Directeur du MNHN) et Ph. Taquet (Directeur du Laboratoire de Paléontologie) que je remercie, mes enseignements ont été dispensés cette année dans l'Amphithéâtre de Paléontologie et d'Anatomie comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Le cours a traité du problème du passage des vertébrés de la vie aquatique à la vie terrestre, en envisageant principalement la dimension paléontologique de la question. Cet événement majeur et complexe de l'histoire évolutive du phylum des vertébrés est traditionnellement connu comme « la sortie des eaux ».

Conformément à l'esprit de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme, j'ai souhaité, dans ces leçons, parvenir progressivement à la compréhension la plus contemporaine possible de la question au travers du cheminement historique et conceptuel très complexe qu'elle a parcouru au fil des décennies, voire des siècles, et dont la recherche en train de se faire n'est que l'aboutissement momentané.

*Introduction du cours* (seule celle-ci sera quelque peu explicitée dans le présent document)

L'apparition des vertébrés terrestres munis de deux paires de pattes marcheuses (tétrapodes) et d'une respiration aérienne est l'une des grandes questions que pose l'histoire évolutive des vertébrés. Dès avant la période transformiste inaugurée

par Lamarck à l'orée du XIX<sup>e</sup> siècle, l'imagination et l'intuition d'esprits sagaces, philosophes, voyageurs, naturalistes... avaient suggéré, non sans fantaisie, une origine aquatique des animaux terrestres...

Cette idée générale, mais vague, d'une origine aquatique de la vie animale semble remonter, au moins, à l'antiquité classique. Cependant, les données historiques concrètes qui soutiennent cette idée se révèlent peu nombreuses et sont fondées sur l'interprétation, toujours très délicate, de textes souvent lacunaires, connus de seconde main. J'ai un peu développé, à cet égard, les idées prêtées par les commentateurs à Anaximandre de Milet (-610-547). Comme exemple des tentations vers l'anachronisme que la lecture rétrospective de tels textes ne peut manquer de susciter chez un « moderne », j'ai suggéré un rapprochement de certains passages étranges d'Anaximandre avec ce qui est connu de la biologie de l'actuel Dipneuste africain *Protopterus*. De fait, il serait intéressant de savoir, du point de vue de l'histoire de la Zoologie, si les Grecs anciens ont pu avoir connaissance de cet animal...

Sautant les siècles, j'ai rapidement évoqué le *Telliamed*, ouvrage prudemment posthume (1749) dont l'auteur, Benoist de Maillet, Inspecteur des Échelles du Levant et de Barbarie (1659-1738) fait montre de beaucoup de fantaisie, parfois entrecoupée d'étranges prémonitions, à propos de la « terrestriation » des animaux aquatiques. Là encore, j'ai montré combien une lecture « moderne » de certains passages tirés du contexte pouvait être trompeuse. De fait, il y a peut-être plus de distance intellectuelle et d'accumulation de données positives pertinentes en un siècle, entre Maillet et Darwin (1859), que dans les 23 siècles qui séparent Maillet d'Anaximandre... Cette prodigieuse accélération des connaissances et des interprétations a été largement l'œuvre de savants français travaillant au Muséum, au tournant des XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècles. Parmi ceux-ci, j'ai rappelé, pour notre sujet, l'importance de l'œuvre d'Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844).

Dans le cadre du transformisme scientifique naissant, Geoffroy va reprendre la vieille idée de l'origine aquatique des tétrapodes et l'on peut y retrouver des échos affaiblis d'Anaximandre et de Maillet. Dès 1806, Geoffroy n'hésite pas à proposer des correspondances précises, ce que nous appellerions actuellement des homologies, entre les os du squelette des poissons et des tétrapodes. Se faisant, il se proposait, avec sa notion « d'unité de plan », de rechercher une explication des structures et des formes organiques découlant d'un principe morphologique général et unitaire, en quelque sorte transcendant aux fonctions physiologiques ou biomécaniques concrètes exercées par les dites formes et structures au profit des organismes qui les possèdent. Par là-même, la démarche intellectuelle de Geoffroy était compatible, dès l'origine, avec une vision transformiste. Divers historiens des Sciences admettent d'ailleurs que Geoffroy est explicitement évolutionniste au moins à partir de 1828.

Par toute son approche, Geoffroy s'opposait ainsi à la vision de son contemporain Georges Cuvier. Ce dernier insistait au contraire sur l'adéquation de la

forme organique à la fonction qui intervenait en fait comme cause première et explication nécessaire et suffisante de la forme. Cette adéquation réalisait ce que Cuvier appelait « les conditions d'existence » et que nous pourrions appeler la constatation (statique) de l'adaptation organique. Pour Cuvier, il le souligne en 1828, les poissons constituent donc en quelque sorte « un monde à part », pourvu de son propre mode d'organisation fonctionnelle, où toutes les parties sont étroitement corrélées et nécessairement coadaptées. Il était donc pour lui infructueux de tenter, comme le faisait Geoffroy, des comparaisons ou des rapprochements entre les poissons et cet autre univers clos constitué par les tétrapodes. D'une certaine manière, la constatation statique du fait adaptatif, si fortement soulignée à l'époque dans le cadre idéologique de la Théologie naturelle, a donc fermé à Cuvier la vision dynamique d'une adaptation en tant que processus, d'une adaptation en train de se faire (conformément à l'étymologie) et donc nécessairement « imparfaite » selon les canons d'une téléologie transcendante. De fait, la forme parfaitement adaptée à la fonction exclut la transformation, c'est-à-dire le transformisme, en d'autres termes, l'évolution. On sait la conflagration qui s'en suivit entre les deux savants lors du grand débat de 1830 sur l'« Unité de plan ». Bien entendu, c'était en fait la question du transformisme qui se profilait derrière ce débat.

Quoi qu'il en soit, et malgré les difficultés liées à des textes dispersés et pas toujours très clairs, et à une « mécanique évolutive » de son temps, il est patent que Geoffroy a appliqué sa vision transformiste générale au problème de l'origine des tétrapodes. Il en a saisi à la fois les dimensions ontogéniques et phylogéniques. Il a finement noté comment les avatars subis au cours du développement ontogénique peuvent expliquer les structures insolites observées chez l'adulte actuel et laisser pressentir les transformations évolutives subies par les ancêtres. Il a attiré l'attention sur la nécessité de rechercher chez les formes fossiles anciennes l'origine des formes actuelles. Il rendait ainsi hommage à Lamarck en mettant en valeur la continuité historique de la vie, par opposition au créationnisme catastrophiste de Cuvier.

Toutefois, le problème de l'apparition des vertébrés terrestres à partir de formes ichthyennes ne pouvait pas se poser opérationnellement en termes évolutionnistes au temps du grand débat de 1830 pour des raisons touchant à l'état des connaissances zoologiques et paléontologiques de l'époque, ainsi qu'à l'état de la transcription de ces connaissances dans les classifications. J'ai voulu montrer, à cet égard, à quel point les entités systématiques telles que Dipneustes, Crossopterygiens, Amphibiens... qui de nos jours encore, font en quelque sorte partie de l'équipement intellectuel traditionnel pour penser la question de l'origine des tétrapodes sont elles-mêmes des constructions complexes et historiquement datées. Ces taxons relèvent en effet d'une histoire intellectuelle conflictuelle, en perpétuel devenir, celle de la Systématique. Pour saisir véritablement la portée des découvertes et interprétations contemporaines, il s'est donc agi de démêler un écheveau historique complexe, multidimensionnel, où la construction progressive des

concepts à partir des découvertes concrètes n'a pas manqué de rétroagir diversement sur les interprétations successives de celles-ci.

*Plan de la suite du cours*

*Première partie*

J'y ai proposé, comme point de départ, une synthèse introductive de la vision « traditionnelle » que s'est forgée la deuxième moitié du XX<sup>e</sup> siècle sur le problème de la « sortie des eaux » par les vertébrés. Ceci m'a conduit à discuter de façon assez approfondie la notion traditionnelle de Classe des Amphibiens. J'ai également explicité, à partir de quelques textes significatifs, la vision proposée par la mécanique évolutive traditionnelle concernant l'origine des tétrapodes et les scénarios adaptacionistes qui y sont habituellement attachés. Enfin, cette partie du cours a aussi été l'occasion de débusquer certains a priori d'ordre écologique et physiologique qui restent généralement implicites dans les réflexions sur le sujet.

*Deuxième partie*

Les idées générales étant ainsi fixées, j'ai exposé l'évolution du contexte intellectuel dans lequel s'est situé historiquement le problème de la « sortie des eaux ». Un peu arbitrairement, mais pour la clarté de l'exposé, j'ai distingué trois phases successives dans cette histoire.

a/ D'abord une phase zoologique et anatomique qui correspond essentiellement au XIX<sup>e</sup> siècle.

b/ Ensuite une phase paléontologique et embryologique qui s'étend, pour l'essentiel, de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle aux années 1970, environ. Elle inclut une importante composante de scénarios paléoécologiques et évolutionnistes à vocation explicative.

c/ Enfin une troisième phase qui débute dans les années 1970 et qui s'épanouit actuellement : celle de l'analyse phylogénétique. Elle intègre les données morphologiques *sensu lato* et celles maintenant tirées de la génétique moléculaire du développement.

Cette présentation a permis de mettre en place, au passage, les particularités méthodologiques et les apports factuels propres aux grandes « Écoles » qui ont été ou sont actives dans l'analyse du sujet. J'ai souligné à cet égard les contrastes entre « l'École de Stockholm » de Stensiö et Jarvik relativement à « L'École Anglo-saxonne » de Watson, Westoll et Romer (parmi beaucoup d'autres). Tandis que la première est demeurée strictement paléoanatomique, très originale dans ses conceptions phylogénétique (« patterns ») et « agnostique » vis-à-vis des mécanismes (« process ») évolutifs, la seconde s'est largement ouverte à la réflexion sur les mécanismes évolutifs dans le cadre de l'approche synthétique, faisant une large place aux « scénarios » fonctionnels.

Cette partie du cours m'a également permis de présenter de façon assez concrète et détaillée les « personnages du drame », c'est-à-dire les taxons ou groupes d'organismes actuels ou fossiles directement impliqués, à des titres divers, dans l'apparition des vertébrés terrestres. Pour chacun de ces groupes, on a précisé les circonstances de leur découverte, de leur définition et délimitation ainsi que les changements historiquement intervenus dans leur compréhension. On a montré comment certains organismes, tels le Polypêtre, avaient pu « brouiller les cartes » pendant des décennies, du fait de la mosaïque particulière de caractères qu'ils possèdent. Tout ceci a conduit à présenter les états de caractères des divers organismes rangés dans les groupes systématiques pertinents au problème de l'origine des tétrapodes et à discuter de leur signification fonctionnelle ou phylogénétique.

### *Troisième partie*

J'ai commencé à passer en revue dans celle-ci les nouvelles découvertes intervenues au cours de ces dernières années, en les situant dans le cadre de l'analyse phylogénétique (cladistique) moderne. En me limitant au versant « ichthyen » des documents, j'ai montré comment la découverte progressive de la paraphylie des « Crossoptérygiens » et l'analyse phylogénétique des Dipneustes justifient le concept de phylum des Sarcoptérygiens. Ce phylum se situe en position de « groupe-frère » des Actinoptérygiens au sein des Ostéichthyens. Au sein du groupe monophylétique des Sarcoptérygiens (incl. Tétrapodes), l'analyse des caractères m'a permis d'exposer une hypothèse phylogénétique où les relations entre groupes monophylétiques sont entièrement résolues. Les Onychodontiformes (= Struniiformes) apparaissent comme un clade basal, les Prolépiformes apparaissent en position de groupe frère des Dipneustes.

Enfin les Panderichthyides (= Elpistostégides) ressortent comme le groupe-frère des tétrapodes.

En complément à cette analyse phylogénétique des Sarcoptérygiens de grade ichthyen, j'ai demandé à Monsieur Michel Laurin, Maître de conférence associé à l'Université Paris 7 (1996-97) et rattaché cette année à notre Équipe de recherche, de présenter la méthodologie cladistique quantitative qu'il utilise pour l'analyse phylogénétique des tétrapodes basaux.

Ce cours, qui a été illustré pour le public par deux séances de visites de la Galerie de Paléontologie du MNHN, sera poursuivi et complété l'année prochaine.

**Séminaire :** « l'explosion » de la biodiversité au Cambrien : données nouvelles et tentatives d'interprétation.

21 février. Où, quand, comment ? le cadre spatio-temporel de « l'explosion cambrienne » (avec Fr. Debrenne, Directeur de recherches au CNRS et A. Zhuravlev, Dr de l'Académie des Sciences de Russie, Institut de Paléontologie de Moscou).

28 février. Ce que nous apprend le gisement de Chenjiang (Cambrien inférieur de Chine) : les premiers Chordés ? (avec le Dr L. Ramskold, Curator au Muséum de l'Université d'Uppsala, Suède).

14 mars. « L'explosion cambrienne » à la lumière des données de la génétique moléculaire du développement (avec J. Deutsch, Professeur à l'Université P. et M. Curie - Paris 6).

21 mars. La faune de Burgess et sa composition : une dynamique de la diversification des Phyla dès le précambrien ? (avec le Professeur D. Briggs, Professeur à l'Université de Bristol, Grande Bretagne).

Le Séminaire de cette année a été consacré au problème de « l'explosion cambrienne » de la biodiversité animale. On se souvient que Stephen Jay Gould, Professeur à l'Université Harvard, avait consacré à ce sujet, il y a quelques années, un ouvrage fort remarqué : « *Wonderful Life* ». Traduit en français en 1991 sous le titre de *La vie est belle*, il avait donné lieu au Muséum National d'Histoire Naturelle à un séminaire que j'avais co-organisé avec le Dr. Françoise Debrenne, Directeur de recherches au CNRS. Six années plus tard, il nous est apparu nécessaire de faire à nouveau le point tant les découvertes et les réinterprétations se sont rapidement accumulées. Le sujet demeure un « point chaud », intéressant aussi bien les Paléontologues que les Biologistes et les spécialistes des Sciences de la terre, comme en fait foi aussi la tenue d'un Séminaire co-organisé par le Professeur Peter Westbroek (Chaire européenne du Collège de France) du 5 au 11 Mai 1997 à la Fondation des Treilles (Var), et portant sur le rôle des biominéralisations dans « l'événement biologique » du Cambrien inférieur.

Parmi les questions posées par le livre du Professeur Gould certaines ont suscité des débats très récents : Quelle est la durée minimale de « l'explosion cambrienne » ? La documentation paléontologique retrace-t-elle fidèlement la dynamique du phénomène ? N'existe-t-il pas une phase importante d'évolution des métazoaires au Précambrien terminal qui nous serait encore cachée ? Existe-t-il vraiment un grand nombre de types d'organisation indépendants et originaux (Phyla) au Cambrien, entièrement disparus depuis ? Quel est le rôle de l'apparition des squelettes minéralisés dans l'explosion zoologique du Cambrien inférieur ? Enfin, les documents, tels qu'on peut les interpréter, sont-ils ou non compatibles avec ce que l'on sait actuellement des mécanismes évolutifs ? Quel éclairage la génétique moléculaire du développement peut-elle dès à présent apporter ?

Pour tenter de mieux situer, sinon de résoudre, certaines des questions posées, différents spécialistes ont exposé les résultats de travaux en cours. Françoise Debrenne et A. Zhuravlev ont dressé un panorama des connaissances (et des incertitudes) concernant les milieux, la géographie, les conditions physico-chimiques à la fin du Précambrien et au Cambrien inférieur et précisé les modalités de datation de cette période, en situant la méthodologie ayant permis d'établir la limite officielle de la base du Cambrien. En se plaçant d'un point de vue externaliste, il paraît encore difficile de préciser quelles causes environnementales

auraient pu déclencher « subitement » la biodiversification animale il y a 544 millions d'années. Parmi les divers facteurs externes (glaciations, cycles d'accrétions ou de dislocation des masses continentales...) seule une forte excursion négative du pourcentage isotopique du C13 paraît corrélée à la fin du Précambrien terminal. Les Archaeocyathes ne sont pas de bons indicateurs de la base du Cambrien mais ont une valeur certaine comme indicateurs écologiques. Les « small shelly fossils » apparaissent dès les faunes de type Ediacara (Vendien : Précambrien terminal) c'est-à-dire avant le début du Cambrien (Manykaien).

Le gisement de Chenjiang et sa faune à l'extraordinaire conservation ont été présentés par le Professeur L. Ramskold. Chenjiang est probablement un peu moins ancien qu'initialement envisagé, mais se situe dans la partie supérieure du Cambrien inférieur (530-520 MA), précédant les célèbres shistes de Burgess (Cambrien moyen) d'une dizaine de millions d'années, au moins. Chenjiang constitue la « fenêtre » assez complète la plus ancienne sur l'explosion cambrienne. Grâce aux fossiles de ce gisement, divers taxons considérés autrefois comme représentatifs de Phyla originaux et indépendants ont pu être réinterprétés, de façon plus « économique », en tant que représentants de phyla actuels. C'est le cas d'*Hallucigenia* de Burgess qui semble désormais, grâce aux fossiles de Chenjiang, pouvoir se rattacher aux Onychophores qui se révèlent très divers au Cambrien inférieur. *Yunnanozoon*, parfois considéré comme un Hémichordé, a été présenté ici comme un Céphalochordé, assez divergent au demeurant, par rapport à *Amphioxus*. Il se pourrait que ce groupe ait, lui aussi, manifesté une grande diversité morphologique au Cambrien. *Cathaymirus*, autre Chordé de Chenjiang récemment découvert, paraît plus proche de *Pikaia* de Burgess. La faune de Chenjiang qui se situe dans la phase de plus grande diversification faunique (Atdabanien) du Cambrien inférieur annonce celle de Burgess mais ne semble pas apporter d'arguments concernant une plus grande disparité (au sens de Gould) de l'organisation animale au Cambrien.

Le Professeur Jean Deutsch a exposé un point de vue « internaliste » propre à rendre compte de « l'explosion cambrienne ». C'est dans la structuration fonctionnelle du génome des métazoaires que se situe la source de leur diversité morphologique. Le « Bauplan » propre à chaque phylum est déterminé par les gènes contrôlant le développement. A cet égard, la découverte des gènes HOX chez la plupart des triploblastiques a été décisive pour faire progresser une véritable génétique comparée du développement. Ces gènes ont pour fonction, chez tous les triploblastiques, de déterminer l'identité précise des régions du corps le long de l'axe antéro-postérieur. Les recherches dans ce domaine se sont orientées dans deux voies complémentaires : d'une part celle de l'analyse phylogénétique des gènes HOX eux-mêmes, indépendamment des espèces (établissement d'arbres de gènes) ; d'autre part la recherche de gènes HOX dans un choix particulier de taxons, établi a priori en fonction de considérations phylogénétiques indépendantes (on replace les gènes sur des arbres d'espèces). La première démarche a abouti à révéler la très grande conservation structurale et fonctionnelle

du système HOX dans des groupes aussi différents qu'insectes et vertébrés, par exemple, tout en mettant en évidence les nombreuses duplications de gènes (paralogues) — et même de complexes entiers — intervenues depuis l'ancêtre commun, dont le « patron » génique peut être reconstitué. La seconde démarche suppose le problème phylogénétique résolu, c'est-à-dire que l'on dispose d'une phylogénie fiable et indépendante de taxons, sur laquelle il serait possible de replacer les gènes. Avec des incertitudes plus ou moins grandes, ce type de travail progresse chez les Arthropodes (Insectes, Crustacés), les Annélides, les Mollusques et les Chordés (dont les vertébrés). L'histoire des événements ayant intéressé le complexe HOX commence à se dévoiler dans chacun de ces groupes. Il en découle que l'ancêtre commun des Coelomates protostomiens et deutérostomiens possédait déjà un complexe HOX d'au moins 7 gènes : 3 « antérieurs », 3 « centraux » et 1 « postérieur ». Chez les Diploblastiques (anémones, coraux), un petit complexe HOX existe déjà mais celui-ci semble absent chez les Porifères (Spongiaires). On peut donc suggérer que « l'explosion cambrienne » de la morphologie serait la conséquence (et l'expression) de « l'explosion » du système HOX. Ces gènes apparaîtraient avec les « Eumétazoaires » (ensemble monophylétique Cnidaires + Triploblastiques), peut-être par duplication d'un gène de type *eve*. Dès l'apparition des Triploblastiques, le complexe comporte au moins 4 gènes. Il en compte au moins 7 chez les Coelomates et au moins 10 chez l'ancêtre des Arthropodes et des Chordés. Ainsi le système HOX constituerait un « Zootype », génotype caractéristique du règne animal. Plus précisément, on pourrait proposer l'hypothèse d'un « zootype neural » (Petrochilo et Deutsch 1993). Selon cette hypothèse, la fonction première du complexe HOX ne serait pas seulement de déterminer le plan du corps caractéristique de chaque phylum, mais plutôt d'assurer la corrélation entre ce plan et la réalisation du système nerveux. De fait, le complexe apparaît chez les Cnidaires, premiers Métazoaires à posséder des cellules nerveuses. Puis « l'explosion cambrienne » est celle de la diversification des triploblastiques, caractérisés par un complexe HOX plus élaboré, associé à une symétrie bilatérale et à la possession d'un système nerveux central à fonctions coordinatrices.

Le Professeur Derek Briggs, dont les travaux dans le cadre du « Cambridge Project » sont longuement relatés dans *La vie est belle*, est venu présenter au travers de nouvelles études de la faune de Burgess, ses conceptions actuelles sur la dynamique de « l'explosion cambrienne ». L'analyse phylogénétique et biogéographique de divers groupes du Cambrien, particulièrement les Arthropodes, mais aussi les Mollusques, Brachiopodes et Echinodermes, révèle que la documentation paléontologique est incomplète. Cette analyse suggère fortement une longue histoire, encore cryptique, de diversification et de cladogenèse des grands Phyla de métazoaires dès le Précambrien supérieur.

En conclusion du Séminaire, il apparaît que le concept d'une « explosion » biologique de la disparité, au sens de Gould, n'est probablement pas très adéquat. De nombreux fossiles cambriens d'abord considérés comme représentant des

phyla nouveaux et indépendants en viennent à se ranger dans les phyla connus, ou en position de groupes-frères de ceux-ci. Si le Cambrien inférieur apparaît incontestablement comme une période d'évolution accélérée de la diversification morphologique et écologique, ceci ne signifie pas non plus que tous les grands Phyla de métazoaires apparaissent entièrement *de novo*, de façon quasi simultanée, à la base du Cambrien, à partir d'ancêtre(s) totalement hypothétique(s). Une phase encore cryptique d'âge précambrien supérieur d'évolution des Phyla paraît plus probable. Les « groupes frères » des principaux phyla importants qui se révèlent à partir du Cambrien inférieur pourraient avoir été constitués d'organismes de très petite taille, non minéralisés, et dont les chances de conservation sont minimales. Les vitesses d'évolution inférées par de tels scénarios où les grands phyla de métazoaires se ségrègent dès le Vendien ne sont en contradiction ni avec les données de la « mécanique évolutive » traditionnelle fondée sur la génétique, ni avec celles de la Biologie moléculaire. Il existerait ainsi un découplage entre la séquence phylogénétique et temporelle réelle de diversification des métazoaires, d'une part, et l'image qu'en restitue la documentation paléontologique concrète, d'autre part. C'est l'apparition « soudaine » des processus de biominéralisation chez des organismes macroscopiques au Cambrien inférieur et peut-être l'apparition de nouvelles conditions environnementales et taphonomiques qui rendraient compte, au moins en partie, de cette distorsion.

Participation au Séminaire de la Chaire de Paléanthropologie et Préhistoire (Pr Y. Coppens) 30 janvier 1997 (deux heures).

J'ai montré comment l'analyse expérimentale de la vitesse du dépôt osseux diaphysaire chez l'actuel permettait d'évaluer la vitesse de croissance chez des formes entièrement fossiles, comme par exemple les dinosaures.

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

2a/ 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).

— Les hétérochronies : problématique, intérêt évolutif (5 novembre 1996) : trois heures.

— Aspects paléontologiques du développement de la tétrapodie (10 Décembre 1996) : trois heures.

2b/ École Doctorale du Muséum : 15-18 avril 1997.

Participation à la totalité de la session (4 jours) et deux exposés :

— La notion d'homologie aujourd'hui (16 avril).

— Phylogénie des Amniotes (Synapsides exceptés) (quatre heures).

2c/ (Sur invitation) — Université de Louvain-la-Neuve (Belgique) 28 Mai 1997.

— Directionnalité et contingence dans l'évolution : le cas de la lignée mammalienne : (trois heures).

## Recherche

### 1/ Généralités, statuts et situation institutionnelle (juin 1997)

Mes activités de recherche se situent dans le cadre d'une équipe dont j'assume la direction et qui est associée au CNRS depuis 1985. L'Équipe de recherche « FORMATIONS SQUELETTIQUES » 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.

Au 31 décembre 1995, l'Unité Associée 11 37 est parvenue au terme de son contrat avec le CNRS. Nous avons donc formulé une nouvelle demande d'association qui s'est trouvé coïncider à la mise en place des Contrats quadriennaux de deux de nos Établissements de tutelle : l'Université Paris 7 et le Collège de France. Nous avons en effet demandé que le Collège de France devienne Établissement de co-tutelle de notre Unité, au titre de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme.

En outre, compte tenu de la structure de l'Unité et du fait que ses personnels dépendent de plusieurs Établissements d'Enseignement supérieur et de Recherche, nous avons demandé à bénéficier du Statut d'UMR. A la suite de notre examen par le CNRS lors de la session d'automne de 1996, notre URA a vu son contrat renouvelé pour quatre ans. Toutefois notre changement de statut en UMR ne pouvant être examiné qu'à l'occasion de l'établissement du contrat de notre Établissement de tutelle principal (le MNHN, dont la campagne de contractualisation n'est intervenue qu'en 1997 et est donc décalée d'un an par rapport à l'Université Paris 7 et au Collège de France), notre changement de statut en UMR ne sera examiné qu'à la session d'automne 1997 du Comité national du CNRS.

### 2/ Activités de recherche 1996-97 et travaux en cours

Nous avons donné dans *l'Annuaire du Collège de France 1995-96* un bref panorama général de la problématique de recherche de notre Équipe (pp. 605-606) auquel nous prions le lecteur de se reporter. Nous présentons ci-dessous les principaux résultats obtenus au cours de notre précédent contrat.

#### 1- Influence des contraintes physiques sur les tissus osseux

Une constatation essentielle ressortant de l'analyse du système squelettique est l'extrême degré de précision atteint dans la relation structuro-fonctionnelle à tous ses niveaux d'organisation. En particulier, les « contraintes physiques » imposées par le milieu semblent « retentir » directement et/ou indirectement sur l'architecture tissulaire de façon très précise. Par exemple, la microgravité (apesanteur) et

la vie en milieu aquatique semblent favoriser la résorption osseuse. Ces modifications apparaissent aussi bien au niveau individuel (accommodations réversibles par effet épigénétique), qu'au niveau populationnel ou spécifique (adaptations au sens strict, c'est-à-dire évolutives et à bases génétiques). Nos modèles constituent donc une source de documentation précise pour l'analyse comparative et expérimentale de la causalité des adaptations squelettiques constatées.

*I-1.* Pour l'étude de l'influence de la « gravité » (plus exactement de la réduction du poids corporel apparent du fait de la poussée d'Archimède) sur la structure squelettique, un modèle concerne le retentissement de la vie en milieu aquatique sur la masse squelettique chez les Amphibiens anoures. Il a donné lieu à une publication (Castanet et Caetano 1995) où il est démontré qu'entre espèces très voisines au sein d'un même genre (*Rana*), les plus aquatiques peuvent présenter un déficit pondéral du squelette qui peut atteindre 20 % par rapport aux espèces les plus terrestres. Cette différence est liée à la quantité globale d'os normalement minéralisé constituant le squelette et non à une diminution de la minéralisation de la substance osseuse. Ces travaux sur les Amphibiens rejoignent la problématique développée par V. de Buffrénil concernant le retentissement de la réadaptation des tétrapodes à la vie aquatique sur l'histologie du squelette (voir ci-dessous § 2-3 : paléohistologie). Notre équipe a participé à l'organisation du Congrès International « La réadaptation au milieu aquatique » à Poitiers du 5 au 14 septembre 1996.

*I-2.* Pour l'étude de l'influence d'autres contraintes biomécaniques, un modèle concerne la locomotion (poissons osseux) et deux autres le fonctionnement des mâchoires (mammifères et poissons).

Sur ce sujet, le travail de thèse de M. Ramzu visait à dégager des critères ostéologiques (morphométrie) et histologiques (analyse d'image) susceptibles de caractériser l'axe vertébral chez les téléostéens en fonction de leur morphotype de nage et de permettre d'analyser les éventuelles répercussions de celui-ci sur l'organisation osseuse des vertèbres (soutenance 1994).

La thèse de S.E. Valentin (soutenue en 1996) dégage des critères ostéologiques et histologiques permettant l'analyse fonctionnelle de l'appareil masticateur des carnivores fossiles, en utilisant le vison comme modèle actuel. La description précise des effecteurs de la fonction (organes et tissus osseux et musculaire), au cours du développement et chez le vison adulte, a impliqué l'utilisation de marqueurs vitaux du tissu osseux associée aux techniques radiographiques et histologiques pour préciser la dynamique de construction de cet appareil. L'analyse fonctionnelle des mouvements du crâne et de la mandibule au cours de la prise de nourriture a été menée à l'aide de la cinéfluoroscopie à grande vitesse (coll. J.P. Gasc, équipe Locomotion ; F. De Vree, Anvers, Belgique). Il reste à analyser l'influence de la mise en place de la fonction au cours du développement sur l'organisation tissulaire des effecteurs (os, aponévroses, muscles).

L'étude du retentissement de la dureté de la nourriture sur la morphologie et l'histologie des mâchoires pharyngiennes du poisson cichlidé *Astatoreochromis* a été menée grâce à une étude densitométrique de l'os à partir de microradiographies de lames minces (analyse d'image) (Coll. Pr. A. Huysseune, Gand, Belgique). Nous avons pu mettre en évidence l'extraordinaire amplitude de la variation morphologique des os et des dents en fonction de la dureté des aliments (Huysseune, Sire et Meunier 1994). Une comparaison avec un autre poisson moluscivore (*Trachinotus teraia*) qui réalise une adaptation à la durophagie anatomiquement très différente, a été également menée à bien (Francillon-Vieillot *et al.* 1994).

Les études déjà réalisées ou en cours visent à préciser l'importance des « mécanomorphoses » qui agissent sur la cible squelettique au cours du développement et la « plasticité » du phénotype squelettique, à divers niveaux d'intégration. On sait que, pour un génome donné, l'amplitude de la plasticité phénotypique (= norme de réaction) peut être considérée comme un caractère adaptatif<sup>1</sup>. Celle-ci pourrait constituer un facteur important de la « fitness », avec toutes ses conséquences adaptatives et microévolutives. L'appareil squelettique se montre particulièrement adapté à la discrimination entre facteurs intrinsèques (génétiques) et environnementaux (« épigénétiques » *sensu lato*) qui interagissent dans la réalisation de la structure fonctionnelle définitive.

## 2- Histologie osseuse comparée

Nous plaçons dans cette rubrique les recherches squelettochronologiques, les travaux expérimentaux concernant les rapports entre typologie osseuse et vitesse du dépôt osseux, et les travaux d'histologie comparée et de paléohistologie.

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

« L'histodiversité » du dermosquelette des vertébrés « inférieurs » se révèle si riche qu'il convient d'établir un « catalogue » aussi significatif que possible, afin de pouvoir exploiter rationnellement les informations que recèle cette diversité. Celles-ci sont potentiellement utilisables dans au moins deux directions complémentaires. D'une part, dans une perspective de biologie du développement (ontogenèse, histodifférenciation), il s'agit de mettre en évidence les mécanismes histomorphogénétiques dont les modulations conduisent à la diversité phénotypique constatée (étude des « process évolutifs » et, éventuellement, des bases génético-moléculaires qui les sous-tendent). D'autre part, il s'agit, à partir des documents (« états de caractères ») tirés de l'analyse comparative, de dégager un schéma phylogénétique général (« patterns » évolutifs) à confronter à des cladogrammes issus de l'analyse d'autres données. Ce programme a progressé, au

1. Gotthard et Nylin 1995, *Oikos* 74 : 3-17.

cours de notre dernier contrat, par la réalisation de divers travaux sur le dermosquelette.

Les travaux publiés et en cours confirment l'existence générale de deux régions distinctes constituant les éléments dermosquelettiques (écailles et ostéodermes). La plus superficielle est très originale par la nature non collagénique de sa trame organique très minéralisée. Nous l'avons étudiée chez divers Ostéichthyens (un Holostéen fossile, *Amia robusta*, et plusieurs groupes de Téléostéens : Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes cuirassés et Tetraodontiformes) : Sire 1993 ; Sire et Meunier 1993 ; Meunier et Francillon-Vieillot 1995 ; Meunier et Poplin 1996 ; Fédrigo *et al.*, 1996 ; Meunier 1996 et sous presse ; Sire *et al.* 1997 et sous presse.

Un nouveau type de tissu hyperminéralisé, *la hyaloïne*, a été mis en évidence à la surface des scutes des Siluriformes cuirassés (Sire 1993). Les études concernant l'origine et le développement de la ganoïne ont été poursuivies chez divers Polyptéridés (Sire 1995) et chez les Lépisostéidés, où l'origine épidermique de ce tissu hyperminéralisé a été confirmée par la microscopie électronique à transmission (Sire 1994). Par ailleurs, les travaux en collaboration avec le Pr. A. Nanci (Montréal) ont mis en évidence dans la ganoïne des protéines réagissant avec les anticorps dirigés contre des amélogénines de l'émail dentaire de mammifères (Zylberberg, Sire et Nanci, sous presse). Ces résultats confortent les conclusions tirées des études au MET concernant l'homologie entre ganoïne et émail « vrai » (= épidermique). Ils indiquent que les amélogénines sont des protéines dont la structure a été conservée au cours de l'évolution des vertébrés. Enfin ils suggèrent que le(s) gène(s) codant pour ces protéines est (sont) apparu(s) plus anciennement que le laissaient prévoir les conceptions antérieures.

Signalons aussi particulièrement la première description ultrastructurale (MET) de la cellule de Williamson, autapomorphie du tissu osseux des « Holostéens » et dont l'ultrastructure suggère un rôle trophique (Sire et Meunier 1994).

L'étude des écailles chez divers fossiles vient compléter ces travaux (coll. M. Gayet, URA 11, Lyon), en nous permettant de mettre pour la première fois en évidence la présence de Polyptéridés en Amérique du Sud : Gayet et Meunier 1993 ; Meunier et Gayet 1996.

La reprise de l'étude des ostéodermes des tétrapodes (lézards surtout) devrait nous permettre à terme d'accéder à un schéma évolutif cohérent de l'ensemble des structures minéralisées élaborées par les téguments des vertébrés.

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

La squelettochronologie repose sur une interprétation fonctionnelle de la dynamique de dépôt des tissus osseux primaires (= non remaniés). Elle permet, en particulier, l'estimation de l'âge individuel, paramètre important des études de dynamique des populations. Elle est d'autant plus fiable et précise que des

vérifications expérimentales plus nombreuses de nos hypothèses interprétatives sont effectuées. Au cours du dernier contrat, nous avons développé des recherches expérimentales sur les relations entre typologie osseuse, vitesse et périodicité de la croissance. Plusieurs modèles biologiques ont été étudiés :

— Une série expérimentale de chevreuils marqués périodiquement à l'aide de fluorochromes a servi de modèle à une étude pilote concernant la valeur des ratios isotopiques de la trame collagénique de l'os et des dents pour préciser le régime alimentaire (Mémoire de DEA de E. Rodière, réalisé en collaboration avec le Dr. Hervé Bocherens). On a déterminé par squelettechronologie l'âge relatif des diverses régions squelettiques soumises à l'analyse isotopique. La nature de la marque rencontrée à la périphérie osseuse en fonction de la saison de mort de l'animal a été précisée, point particulièrement important pour les études en archéozoologie (Collaboration avec Anne Brideau, équipe Archéozoologie F. Poplin et J.D. Vigne, URA 1415).

— Une analyse expérimentale de la dynamique du dépôt de l'os primaire périostique à l'aide de fluoromarqueurs a été réalisée chez le canard colvert entre le 42<sup>e</sup> et le 154<sup>e</sup> jour de la croissance (Castanet, Grandin, Abourachid et de Ricqlès 1996). Les résultats ont permis de valider la « règle d'Amprino » établissant une relation entre vitesse d'ostéogenèse et typologie osseuse et surtout de quantifier la vitesse de croissance de catégories importantes de tissus osseux (os laminaire, os plexiforme, ...) fréquemment observés chez des vertébrés de grande taille. Simultanément, nous avons mis en évidence de véritables « allochronies de croissance » montrant que, chez un individu donné, différentes régions squelettiques ont des âges biologiques très différents et des vitesses de croissances distinctes, corrélés à des typologies osseuses caractéristiques.

— Une population homogène d'*Hoplosternum* (Siluriformes), maintenue en élevage (INRA, Kourou) et soumise aux variations physiques naturelles du milieu a été marquée périodiquement avec différents fluorochromes (Coll. T. Boujard, INRA, St Pée sur Nivelle). L'analyse de la croissance a mis en évidence, d'une part, que les types de tissus osseux à croissance très rapide avaient les mêmes spécialisations structurales (hypervascularisation par ex.) chez les Ostéichtyens et chez les Tétrapodes, d'autre part, que les régions du squelette exprimant une forte allométrie majorante de croissance se développaient à des vitesses aussi élevées que certains os de Mammifères (Sire, Meunier et Boujard 1993).

Ces recherches à caractère fondamental ont été complétées par divers travaux appliqués :

— En coopération avec certaines institutions internationales chargées de la surveillance des populations sauvages d'animaux exploités à des fins commerciales (CITES<sup>2</sup> FAO), V. de Buffrénil a entrepris le suivi démographique des

2. CITES : Convention on the International Trade in Endangered Species of Fauna and flora (dite Convention de Washington).

populations de varans du Nil (*Varanus niloticus*), espèce qui figure sans doute parmi les plus exploitées pour le négoce du cuir sur le continent africain. Quatre missions de terrain ont permis de recueillir des données biologiques au Tchad, Mali, Bénin et Cameroun. La longévité des animaux, leur vitesse de croissance, l'âge à la maturité sexuelle, l'évolution de leur régime alimentaire au cours de la croissance ont déjà fait l'objet d'une publication (de Buffrénil, Chabanet et Castanet 1994).

Un programme similaire concernant les crocodyliens (autre groupe massivement exploité) est en cours de réalisation (Ross, de Buffrénil et Ramos 1994).

— D'autres travaux de nature comparable utilisant la squelettochronologie ont porté sur des populations de grenouilles rousses (*Rana temporaria*), d'Amphibiens urodèles (genre *Triturus* et *Salamandra*, tous deux européens, et *Desmognathus*, nord américain) Caetano et Castanet 1993 ; Miaud, Joly et Castanet 1993 ; Wake et Castanet 1995, etc. Les populations de différentes espèces de lézards des genres *Lacerta* et *Gallotia*, ce dernier endémique des Iles Canaries ont également été étudiées (Mateo et Castanet 1994). Des études écophysiologicals sont menées en parallèle sur ce dernier genre avec R. Vernet (URA CNRS 258) : Vernet, Castanet et Baez 1995. Ces différentes recherches entraînent de nombreuses collaborations (par exemple avec M. Esteban et M. Alcobendas, Madrid, Pr. R. Bruce, Highlands, USA).

### 2-3. Paléohistologie (V. de Buffrénil et A. de Ricqlès)

Dans le but d'évaluer la vitesse de croissance et la longévité chez les dinosauriens, nous avons achevé et publié au cours du dernier contrat la première étude histologique d'une série de croissance de l'humérus chez le grand Sauropode *Lapparentosaurus* (Rimblot-Baly, de Ricqlès et Zylberberg 1995). Les résultats portent sur la **vitesse d'ostéogenèse périostique** (10 mm environ de croissance radiaire journalière à mi-croissance), sur le caractère cyclique de la croissance ainsi que sur le fonctionnement des épiphyses. Par ailleurs, des fibrilles de collagène caractéristiques du tissu osseux ont été mises en évidence dans ce matériel âgé de 160 MA environ par la microscopie électronique à transmission après déminéralisation. L'étude des séries de croissance chez deux genres, *Orodromeus* et *Maiasaura*, depuis des embryons *in ovo* aux adultes (près de 8 m de long) se poursuit (coll. J. Horner, Bozeman, USA).

Un programme exploratoire sur l'histologie osseuse des ptérosaures ainsi que sur celle des archosauriens du Trias a débuté en relation avec l'Équipe de J. Horner (Bozeman) et l'Université de Californie à Berkeley (Pr. K. Padian). Un premier travail nous a permis de distinguer un nouveau genre de Ptérosaures, *Montanazhdarco*, sur critères histologiques (Padian, de Ricqlès et Horner 1995, travail repris par *CNRS Infos*, 306 : 13-14, 1995) et relayé par de nombreux médias.

Plusieurs travaux portant sur les spécialisations histologiques du squelette des tétrapodes retournés au milieu aquatique ont été menés à bien (de Buffrénil et

Rage 1993). Signalons la découverte et l'analyse descriptive, chez les « baleines à bec », du **tissu osseux le plus dense connu** à ce jour (de Buffrénil et Casinos 1995) dont l'étude ultrastructurale a révélé la spectaculaire diminution de la trame organique représentée par un réseau ténu de fins fibrilles de collagène (de Buffrénil *et al.*, sous presse). Nous avons également mis en évidence pour la première fois l'existence d'une « trajectoire ontogénique » tout à fait particulière au cours du développement chez les Plésiosaures du Crétacé, suggérant l'implication de processus d'évolution hétérochronique dans cette lignée (Wiffen, de Buffrénil, de Ricqlès et Mazin 1995).

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

3-1. *Interactions épidermo-dermiques* (J.Y. Sire, A. Quilhac, J. Bourguignon, F. Allizard, J. Koumans)

L'influence de l'épiderme sur les cellules de la poche de l'écaille serait à l'origine de la différenciation des cellules dermiques qui régénèrent l'écaille. Afin de tester cette hypothèse nous étudions le rôle des interactions épidermo-dermiques lors de la régénération des écailles à l'aide d'expérimentations : greffes, lésions de l'épiderme et du derme, cultures *in vitro*. Pour les besoins de ces recherches, un **milieu de culture chimiquement contrôlé** (sans sérum) a été mis au point en collaboration avec J. Koumans (Université de Wageningen, Pays-Bas) qui vient d'achever un séjour post-doctoral de 18 mois au sein de notre équipe. Ce milieu permet de maintenir des explants contenant des tissus différenciés, ou en cours de régénération, pendant 14 jours (Koumans et Sire 1996).

D'autres résultats obtenus sur ce sujet ont montré, chez le *Danio*, que les cellules qui vont élaborer les écailles colonisent tardivement le derme et semblent provenir d'une autre région (Sire *et al.* sous presse). Une autre étude très récente du développement de la région superficielle de l'écaille chez cette même espèce suggère fortement une participation épidermique à la construction de la « couche limitante » (Sire, Quilhac, Bourguignon et Allizard 1997). Comme pour les écailles à ganoïne, beaucoup plus plésiomorphes, l'épiderme est directement au contact de la surface de l'écaille et semble y déposer une matrice minéralisable. Ces faits pourraient confirmer les « liens de parenté » entre la ganoïne, qui recouvrait les écailles « ancestrales », et la « couche limitante » des écailles élasmoïdes des téléostéens. Ces considérations pourront être testées par immunohistochimie et par hybridation *in situ*.

3-2. *Contrôle cellulaire de la synthèse et de l'organisation spatiale d'une trame collagénique ordonnée* (L. Zylberberg, F. Meunier, J. Bourguignon et F. Allizard)

L'analyse biochimique des collagènes des écailles des téléostéens révèle la présence de **deux types de collagène fibrillaires** (Zylberberg *et al.* 1992), le collagène de type I prédominant est associé à celui de type V qui aurait un rôle

dans le calibrage des fibrilles de collagène<sup>3</sup>. Nous avons tenté de mettre en évidence, au sein des écailles où coexistent des fibrilles de calibre différent, la répartition de ces deux types de collagène au moyen de l'immunocytochimie à l'échelle ultrastructurale. Cette technique s'est avérée d'un emploi limité en raison de la densité du réseau fibrillaire qui ne permet pas la pénétration des anticorps même après l'utilisation de cryotechniques particulièrement bien adaptées à l'immunomarquage (Nicolas, Gaill et Zylberberg 1997).

Le « microenvironnement » local auquel est soumise une cellule constitue un modulateur de son fonctionnement. Ceci a bien été mis en évidence sur le modèle écaillé grâce à une disposition particulière chez *Leporinus frederici*, un Anostomidé de Guyane (Zylberberg et Meunier 1996). Chez cette espèce, les mélanocytes peuvent participer à la constitution de l'hyposquame et, dans ce nouvel environnement, modulent leur phénotype et leurs fonctions, au point de co-participer avec les sclérobastes à la production de l'isopéidine. Ce modèle conforte les données expérimentales avancées par le Professeur Moya Smith (Londres) concernant la probable origine commune des mélanocytes et des sclérobastes du dermosquelette post-crânien à partir des crêtes neurales troncales.

### *Publications scientifiques*

#### 1996

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

**Castanet J.**, **Francillon-Vieillot H.** & R. Bruce. 1996 — Age estimation in desmognathine salamanders assessed by skeletochronology. *Herpetologica*, 52 : 160-171.

Fedrico O., **Meunier F.J.**, Duhamel G. & **J.Y. Sire**. 1996 — Étude morphologique et histologique des scutes des Macroramphosidae (Teleostei, Gasterostéiformes). *Cah. Biol. Mar.*, 37 : 189-203.

Gaudant J. & **F.J. Meunier**. 1996 — Étude d'un cas de pachyostose chez un Clupeidae fossile du Miocène terminal de l'ouest algérien, *Sardina ? crassa* (Sauvage). *Cybium*, 20 : 169-183.

Gayet M. & **F.J. Meunier**. 1996 — A propos du genre *Bartschia* Gayet & Meunier 1996. Rectification de nomenclature en *Bartschichthys* nov. gen. *Cybium*, 20 : p. 314.

Gayet M. & **F.J. Meunier**. 1996 — Nouveaux Polyptéridiformes du gisement coniacien-santonien d'In Becetem (Niger). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 322 : 701-707.

3. (Birk et Linsenmayer dans *Extracellular Matrix Assembly and Structure*, 1994, 91-128).

Hua S. & **V. de Buffrénil**. 1996 — Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the *Talattosuchia* (Reptilia, Crocodylia). *J. Vert. Paleontol.*, 16 (4) : 703-717.

Koumans J.T.M. & **J.Y. Sire**. 1996 — 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. - Anim.*, 32 : 612-626.

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

**Valentin S.E.** 1996 — Morphologie fonctionnelle de l'appareil masticateur d'un petit carnivore : Le Vison américain (*Mustela vison*). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 121 (1) : 177-178.

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

#### 1997 & Sous presse

El Mouden H., **Francillon-Vieillot H.**, **Castanet J.** & M. Znari. 1997 — Âge individuel, croissance, maturité et longévité chez l'agamide nord africain *Agama impalearis* Boettger 1874, étudiés à l'aide de la squeletteochronologie. *Ann. Sci. Nat.*, 18 (2).

Esteban M., Garcia Paris M. & **J. Castanet**. 1997 — Bone histology and age estimation of frogs (*Rana perezi*) from a warm temperate climate area. *Can. J. Zool.*, 74 : 1914-1921.

Gayet M., **Meunier F.J.** & C. Werner. sous presse — Strange polypteriformes from the upper cretaceous of In Becetem, Niger. *Geobios*, MS.

Huysseune A. & **J.Y. Sire**. 1997 — Structure and development of teeth in three armoured catfish *Corydoras arcuatus*, *C. aeneus* and *Hoplosternum littorale* (Siluriformes, Callichthyidae). *Acta Zool.*, 78 : 69-84.

Marquez R., Esteban M. & **J. Castanet**. 1997 — Size dimorphism and age in Midwife toads, *Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii*. *J. Herpetol.*, 31 : 52-59.

**Meunier F.J.** & J.C. Hureau. 1997 — L'œuvre ichthyologique de Théodore Monod In R. Billard & I. Jarry (eds). Hommage à Théodore Monod, naturaliste d'exception. MNHN. *Archives*, Paris : 123-136.

**Meunier F.J.**, Rojas-Beltran R., Boujard T. & F. Lecomte. sous presse — Rythmes saisonniers de la croissance chez quelques Téléostéens de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 27.

**Meunier F.J.** sous presse — Structure et minéralisation des écailles de quelques Characiformes de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 27.

Nicolas G., Gaill F. & **L. Zylberberg.** 1997 — In situ localization of two fibrillar collagens in two compact connective tissues by immunoelectron microscopy after cryotechnical processing. *J. Histochem. Cytochem.*, 45 : 119-128.

**Sire J.Y., Allizard F., Babiar O., Bourguignon J. & A. Quilhac.** 1997 — Scale development in zebrafish (*Danio rerio*). *J. Anat.*, 190 : 545-561.

**Sire J.Y., Quilhac A., Bourguignon J. & F. Allizard.** 1997 — Evidence for participation of the epidermis in the deposition of superficial layer of scales in zebrafish (*Danio rerio*) : A SEM and TEM study. *J. Morphol.*, 231 : 161-174.

Zioupos P., Casinos A., Currey J.D. & **V. de Buffrénil.** 1997 — Mechanical properties of the rostrum of the whale *Mesoplodon densirostris*, a remarkably dense bony tissue. *J. Zool. Lond.*, 241 : 725-73.

**Zylberberg L., Sire J.Y. & A. Nanci.** Sous presse. — Detection of amelogenin-like proteins in the ganoine of the scales of a primitive actinopterygian fish, the polypterid *Calamoichthys calabaricus*. *Anat. Rec.*

#### Articles de synthèse (Livres)

##### 1996

**Ricqlès A. de.** 1996 — *Leçon inaugurale à la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme du Collège de France.* Collège de France : 33 p.

**Ricqlès A. de.** 1996. — Tissus squelettiques : 49-96. In : *Traité de Zoologie.* Tome XIV (1 A) — *Amphibiens* (P. P. Grassé & M. Delsol, Directeurs), Masson, Paris.

Chibon P. & **A. de Ricqlès.** 1996 — Dents et tissus dentaires : 167-187. In : *Traité de Zoologie.* Tome XIV (1 A) — *Amphibiens* (P. P. Grassé & M. Delsol, Directeurs), Masson, Paris.

#### Articles dans des actes [proceedings] de Congrès

##### 1996

**Meunier F.J. & M. Gayet.** 1996 — A new polypteriform from the Late Cretaceous and the middle Paleocene of South America. In : *Mezozoic fishes — Systematics and Paleocology* (Arratia G. & Viehl G. eds). p. 95-103 Verlag Dr. F. Pfeil, München.

#### 1997 & Sous presse

**Buffrénil V. de, Zylberberg L., Traub W. & A. Casinos.** — Structural and mechanical characteristics of the hyperdense bone of *Mesoplodon densirostris*

(Mammalia, Ziphiidae) rostrum : Summary of recent observations. Actes du Congrès « Secondary adaptation to life in water » (Poitiers, 1996). *Historical Biol.*

### *Participations à des Congrès*

(avec publication de résumés dans des actes de colloques ou N° spécial de revue scientifique)

\* **sur invitation**

### 1996

Gayet M. & **F.J. Meunier**. 1996 — Un « punk » dans le monde des poissons. Journées « Claude BABIN », Lyon, 21-22 mai. (C. affichée).

**Girondot M.** & J. Fretey. 1996 — Ten years of tagging and numbering Leatherbacks in French Guiana : an overview of the results. 16th Annual Workshop on Sea Turtle, Biology and Conservation, Hilton Head Island (South Carolina, USA). (C. orale).

**Girondot M.** & A.D. Tucker. 1996 — Density-dependent hatching sex ratio in Leatherbacks on a French Guiana beach. 16th Annual Workshop on Sea Turtle, Biology and Conservation, Hilton Head Island (South Carolina, USA). (C. orale).

Kacem A. & **F.J. Meunier**. 1996 — Premières données quantitatives sur les transformations histologiques du squelette vertébral du saumon (*Salmo salar*) au cours de sa migration anadrome. J. Ann. SIFA, Tunis, 9-10 sept. (C. orale).

Meunier F.J. 1996 — Étude de la croissance de l'Anguille (*Anguilla anguilla*) dans le Rhin grâce au marquage à la tétracycline. J. Ann. SIFA, Tunis, 9-10 sept. (C. orale).

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

**Meunier F.J.** & M. Gayet. 1996 — Phylogénie des Gymnotes : approches anatomiques et moléculaires. Centième Congrès annuel de la Société Zoologique de France, Paris, 27-29 juin. (C. orale).

**Ricqlès A. de**. 1996 — Plenary lecture : Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to aquatic habitats : where are we ? International Symposium : Secondary adaptation to life in water, Poitiers, 8-15 sept. 1996 (membre du Comité scientifique). Rés. dans fasc. colloque. Soumis p. publication.

**Ricqlès A. de**. 1996 — La paléontologie française en l'an 2000. 2<sup>e</sup> Congr. Nat. Journées de l'Association Paléontologique Française. Carré des sciences. Ministère de la Recherche. Paris. 13-15 novembre 1996. Discours d'ouverture (publié dans le Journal de l'APF (33) : 10-14).

Traub W., **Zylberberg L.** & **V. de Buffrénil.** 1996 — Ultrastructure of a very dense bone. Biophysics Congress, Amsterdam (Pays Bas), 11-16 août (C. orale).

**Zylberberg L., Bourguignon J.** & G. Géraud. 1996 — 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 (C. affichée).

### 1997

\* **Ricqlès A. de.** 1997 — Early vertebrates skeletons : where are we ? Séminaire : Biomineralization : its role in the Cambrian diversification of life. Fondation des Treilles, 5-11 mai (C. orale). Rés. fasc. colloque.

\* **Ricqlès A. de.** 1997 — Hétérochronies et « stratégies adaptatives » chez les Amphibiens. Journées Soc. Fr. Biol. Devpt., Dourdan, 29-31 mai 1997 (c. orale). Rés. fasc. colloque. (Membre du Comité scientifique).

**Sire J.Y.,** 1997 — Origine évolutive du dermo-squelette post-crânien des Vertébrés. Colloque 1997, SFBF, Développement & Évolution, Dourdan, 29-31 mai. 1997 *Int. J. Dev. Biol.*, (c. orale).

Huyseune A., **Sire J.Y.,** 1997 — Evolution of patterns and processes in teeth and tooth-related tissues in non-mammalian vertebrates. VIth Intern. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, Goteborg, juin 1997, *Europ. J. Oral Sci.* (conf. plénière).

Huyseune A., **Sire J.Y.,** Van der Heyden C., 1997 — Initiation of cichlid and zebrafish first generation teeth studied by *in vitro* culture. 6th Int. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, Goteborg, Suède, juin. (poster).

**Sire J.Y., Quilhac A.,** 1997 — Odontodes and odontode-derived tissues in living vertebrates. Evolutionary hypotheses, recent results, and challenges for the near future. 6th Int. Conf. Tooth Morphogenesis and Differentiation, Goteborg, Suède, juin. (poster).

### *Autres Colloques et Congrès*

### 1996

**A. de Ricqlès.** — Réunion annuelle de la Society of Vertebrates Paleontologists. American Museum of Natural History, New York, 9-14 octobre.

\* **A. de Ricqlès.** — Assises du développement durable. Ministère de l'Environnement. UNESCO, Paris, 16-17 décembre.

## 1997

**A. de Ricqlès.** — Molécules et Morphologie. Colloque international. Carré des Sciences. Ministère de la Recherche, Paris, 24-28 mars (Membre du Comité d'organisation).

*Commentaires d'ouvrages*

## 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*, 20 : 108.

**Meunier F.J.** 1996 — « Endemic freshwaterfishes of the Northern Mediterranean Region ». Crivelli et Maitland eds (1995), in : *Biological conservation*, 72 : 121-337 Elsevier. In : *Cybium*, 20 : 184.

**Meunier F.J.** 1996 — « La vie dans les abysses ». Collection Sciences d'Avenir. In : *Cybium*, 20 : 96.

**Meunier F.J.** 1996 — « Les carpes. Biologie et élevage ». Collection « Hydrobiologie et Aquaculture INRA. In : *Cybium*, 20 : 318.

**Meunier F.J.** 1996 — « Atlas des poissons d'eau douce de Guyane ». Collection Patrimoine Naturel, n° 22. In : *Cybium*, 20 : 78.

**Meunier F.J.** 1996 — « Historical portrait of the progress of Ichthyology, from its origins to our own time — Georges Cuvier ». The Johns Hopkins Univ. Press (1995). In : *Cybium*, 20 : 394.

**Meunier F.J.** 1996 — « Fishes, Crayfishes, and Crabs — Louis Renards's Naural History of the Rarest Curiosities of the Seas of the Indies ». The Johns Hopkins Univ. Press. In : *Cybium*, 20 : 412.

**Meunier F.J.** 1996 — « The skin of some Ethiopian Ungulates ». Evol. Animal Morphol. Ecol. Moscou. In : *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 121 (4) : 402-403.

*Diffusion et valorisation des connaissances*

## 1996

Fretey J. & **M. Girondot.** 1996 — Première observation en France métropolitaine d'une tortue Luth, *Dermochelys coriacea* bagueée en Guyane. *Ann. Soc. Sci. Nat. Char.-Mar.*, 8 : 515-518.

**Meunier F.J.** 1996 — Pouvoir de régénération des « anguilles » électriques. Visioconférence, Sommet G7, du 13 au 17 mai 1996.

**Meunier F.J.** 1996 — Variété et particularités des poissons d'eau douce de Guyane. *Les Amis du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 188 : 49-52.

**Meunier F.J.** 1996 — Embranchement des Vertébrés : 15-18 ; Classe des Cyclostomes : 19-24 ; Classes des Chondrichthyens et des Ostéichthyens : 25-65. *Zoologie — Vertébrés*, Série « Abrégés », Masson (Grassé & Doumenc, 3<sup>e</sup> éd. Révision et mise à jour).

**Ricqlès A. de.** 1996 — Travaux de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme. *Annuaire du Collège de France (95-96)* : 597-612.

### 1997 & Sous presse

**Buffrénil V. de.** — L'exploitation des varans africains. *Nature & Faune* (FAO).

**Ricqlès A. de.** 1997 — La parenté Arthropodes-Vertébrés. *Encyclopédie AXIS*. Hachette.

**Ricqlès A. de.** 1997 — Les « Fossiles vivants » n'existent pas : 78-83. *In : l'Évolution* (H. Le Guyader, Dir.). Pour la Science (janvier — n<sup>o</sup> HS).

**Ricqlès A. de.** 1997 — L'organisation du vivant. Série télévisée TV5. Diffusion du 28 avril au 2 mai 97 (personnalité invitée).

### Rapports d'expertise

#### 1996

**Buffrénil V. de.** 1996 — Exploitation of and trade in monitor lizards in Nigeria. Rapport au Secrétariat de la CITES, Genève : 29 p.

**Buffrénil V. de.** 1996 — Mise en œuvre et résultats préliminaires des missions de terrain menées au Mali et au Tchad en 96. Rapport intermédiaire sur l'avancement des travaux. Food Agriculture Organization (FAO), Rome : 37 p.

### ANNEXES

#### 1/ Liste des visiteurs français et étrangers dans le cadre du GEPS

#### 1996

ARNTZEN J.W. — Université d'Amsterdam (Pays Bas). Séjours temporaires. Étude sur la biologie des populations anglaises de tritons créés à l'aide de la squelettechronologie.

LOREAU Pascal. — Gendarmerie nationale. Séjour de 2 semaines. Stage d'initiation à l'histologie osseuse.

STERNBERG Myriam. — Lattes 34, UMR CNRS 154. Archéioichtyologue. Croissance cyclique des anguilles par l'observation des cernes sur les vertèbres (1 jour/semaine).

TOME Stasa. — Doctorante. Université Lubiana (Slovénie). Séjour d'un mois. Application de la méthode squelettochronologique chez *Podarcis monticola*.

VAN DER HEYDEN Christine. — Doctorante. Université de Gand (Belgique). Séjour d'une semaine. Méthode d'études des tissus squelettiques (application aux mâchoires et dents de *Danio*).

## 2/ Collaborations avec des chercheurs français et étrangers (et leurs visites au laboratoire) hors action GEPS

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

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

Drs BONNAVENTURE J. et COHEN-SOLAL L. — Hôpital Necker Enfants-Malades, CNRS URA 584. Paris : Cultures d'écaillés de poissons téléostéens. Analyses biochimiques des collagènes.

Pr. BRUCE R. — Highlands Biological Station, Western Carolina University (USA). Biologie et écologie des salamandres Desmognathines (Urodèles, Plethodontidae).

Pr. CASINOS A. — Université de Barcelone (Espagne). Biomécanique des tissus squelettiques.

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

Dr ESTEBAN M. — Muséum d'Histoire naturelle de Madrid (Espagne). Biologie des populations d'Anoures actuels et fossiles.

Dr GAUDANT J. — Université P. et M. Curie, Paris, CNRS URA 1761. Paléohistologie des hyperostoses chez les Ostéichthyens.

Pr. GAUTHIER J. — Dept. of Biology, Yale University, (USA) : Paléohistologie, signification des ostéodermes dans la phylogénie des Amniotes.

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

Pr. GLIMCHER M.J. — The Children's Hospital, Harvard University, Boston, (USA) : Processus de fossilisation, paléobiochimie.

GROUPE des paléioichtyologistes du groupe CNRS URA 12. MNHN de Paris (Drs D. GOUJET, P. JANVIER, H. LELIEVRE, C. POPLIN, S. WENZ) : Paléohistologie, évolution vertébrés « inférieurs ».

Pr. HORNER J. — Museum of the Rockies, University of Montana, Bozeman, (USA) : Paléohistologie, série de croissance de dinosaures.

Pr. HUYSSSEUNE A. — Université de Gand (Belgique) : Développement des dents et du squelette crânien des poissons.

Dr LE GUELLEC D. — IBCP Lyon. CNRS UPR 412 : Identification de collagènes de Poissons par hybridation *in situ*.

Dr MAZIN J.M. — Laboratoire de Paléontologie des vertébrés et Paléontologie humaine, Université P. et M. Curie, Paris : Histologie osseuse des reptiles marins mésozoïques.

Pr. NANJI A. — Faculté de Médecine Dentaire, Université de Montréal (Canada) : Recherche des amélogénines dans le squelette dermique des Ostéichtyens par immunocytochimie.

Pr. PADIAN K. — Museum of Paleontology, Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley (USA) : Paléohistologie Ptérosaures et Archosauriens triassiques.

Dr PIEAU C. — CNRS, Institut J. Monod, Université Paris VII-Denis Diderot, Paris.

Dr VERNET R. — Université P. et M. Curie, Paris. CNRS URA 251 : Ecophysiologie des lézards du genre *Gallotia* des îles Canaries.

Pr TAQUET P. — MNHN, Paris. CNRS URA 12. Paléontologie : Amniotes du Paléozoïque et du Mésozoïque.

Pr. TRAUB W. — Weizmann Institute of Science, Rehovot (Israël) : Analyse des rapports trame organique et dépôt minéral dans les formations squelettiques.

Pr. WAKE D. — Museum of Zoology, University of California, Berkeley (USA) : Squelettechronologie, mécanismes hétérochroniques.

Pr. WAKE M. — Chairperson of the Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley (USA) : Étude des écailles des amphibiens gymnophiones.

### 3/ Contrats et financements

— 1996. Contrat avec la Direction de la Nature et des Paysages (Ministère de l'Environnement). Dotation 20 kF. « Rédaction d'un rapport semestriel pour l'observatoire des Tortues Marines » (Resp. Scient., M. Girondot).

— 1996. Contrat avec le Conseil Supérieur de la Pêche (CSP). Dotation 10 kF. « Étude du dimorphisme sexuel de la croissance chez l'anguille du Rhin » (Resp. Scient., F. Meunier).

— 1996. Accord CNRS-DRI/Medical Research Council du Canada. Dotation de 7 kF (Resp. Scient., J.Y. Sire, en collaboration avec le Loeb Institute of Medical research).

— 1996-1997. ACCSV7. Les tissus du dermosquelette des vertébrés : organisation, évolution, phylogénèse et signification de leur diversité en systématique. Dotation de 200 kF (Resp. Scient., J.Y. Sire).

— 1996-97. Contrat FAO « Appui à l'inventaire et à la gestion des populations de reptiles d'intérêt économique (Varanidae) » Dotation Mali : 210 kF ; Tchad : 175 kF (Resp. Scient., V. de Buffrenil).

— 1996-1997. Contrat « Aide de la FARL à l'étude des Reptiles menacés et exploités ». Dotation 60 kF (Resp. Scient., V. de Buffrenil).

— 1997. PICS CNRS N° 483 (Coopération franco-belge) « Développement et évolution des éléments dermosquelettiques et dentaires des Vertébrés » (J. Y. Sire).

— 1996 (-2001). Programme COST Européen, Cost B8 « Odontogenesis ». Management committee et co-responsable du working group « Evolution ». 3 KF (J.Y. Sire)

#### 4/ Missions

##### 1996

**A. de Ricqlès.** — USA/ 29 septembre au 15 octobre 1996. University of California, Berkeley, Department of Integrative Biology (Professeurs D. et M. Wake) et Museum of Paleontology (Professeur K. Padian) New-York. American Museum of Natural history (Dept. of Paleontology).

**J.Y. Sire.** — 1996. Mission de 2 semaines au Loeb Medical Research Institute, Ottawa, Canada, dans l'équipe du Dr M.A. Akimenko. Financement : DRI (CNRS) et MRC (Canada).

**Quilhac A.** — 1996. Stage de 3 mois. Loeb Medical Research Institute, Ottawa, Canada, dans l'Équipe du Dr M.A. Akimenko ; Financement DRI (CNRS) et MRC (Canada).

##### 1997

**Quilhac A.** — 1997. Mission de 2 semaines. Loeb Medical Research Institute, Ottawa, Canada, dans l'Équipe du Dr M.A. Akimenko ; Financement PICS (CNRS).

#### 5/ Directions de thèses

— **QUILHAC Alexandra.** (Bourse MRT). Étude des interactions épidermo-dermiques au cours de la régénération des écailles de téléostéen. Direction J.Y. Sire (1994-1997).

— KACEM Adnane. (Boursier du Gouvernement tunisien). Étude des transformations morphologiques du squelette du saumon (*Salmo salar*) au cours de son cycle vital. Direction F. Meunier (1995-1998).

#### **6/ Liste des étudiants en stage de formation initiale**

##### **DEUG :**

1996 : LEURIDAN Aurélie ; PINTO-LOPES Sylvie.

##### **Maîtrise :**

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

1997 : GUSTAFFSON Suzanne.

1997 : **Mémoire de DEA** : M. SVENSON (Maîtres de stage : J. Castanet et L. Zylberberg).