

## Biologie historique et évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

### ENSEIGNEMENTS

*I/ Au titre du Collège de France*

1/a **Cours** : L'apparition de la tétrapodie chez les Vertébrés : la « sortie des eaux » revisitée (suite et fin). Les vendredis 9, 16, 23 et 30 janvier, 6 et 13 février 1998 (12 heures).

1/b **Séminaire** : l'Apparition de la Tétrapodie : Histoire et Mécanismes (10 heures).

I/ vendredi 27 février 1998 : Découvertes récentes sur les Sarcoptérygiens et analyse de la structure phylogénétique du groupe. Avec le Dr **Philippe Janvier**, Directeur de recherches au CNRS, Directeur du La. 12 (Institut de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris).

II/ vendredi 6 mars 1998 : Phylogénie et changements morphologiques au niveau de la transition « poisson/tétrapode ». Avec le Dr **Per Erik Ahlberg**, Department of Paleontology, National History Museum, London, UK.

III/ vendredi 13 mars 1998 : Écologie de la transition « poisson/tétrapode » et analyse fonctionnelle : ce que nous apprennent les analogues actuels. Avec le Professeur **Jean-Pierre Gasc**, Professeur au Laboratoire d'Anatomie comparée du MNHN, Paris, Directeur de l'URA 1137 CNRS (Adaptations et Évolution des systèmes ostéo-musculaires).

IV/ vendredi 20 mars 1998 : Quand les « chaînons manquants » ne manquent plus : *Acanthostega* et les tétrapodes du Dévonien terminal. Avec le Dr **Jennifer Clack**, Senior Curator, University Museum of Zoology, Cambridge University, Cambridge, UK.

V/ vendredi 27 mars 1998 : La transition « poisson/tétrapode » à la lumière de la génétique moléculaire du développement. Avec le Professeur **Denis Duboule**, Professeur à l'Université de Genève.

Achevant le cycle de cours débuté l'année dernière et consacré à « la sortie des eaux » j'ai fait porter le Séminaire de cette année sur le thème même du cours, contrairement à l'organisation retenue l'année dernière. J'ai souhaité par ce moyen que le public du cours soit mis à même de suivre sans difficultés un séminaire de recherche spécialisé, et que la synthèse et les conclusions de tout ce cycle d'enseignements soient ainsi modulées et relativisées *in fine* par les interrogations de la recherche en train de se faire.

Aussi, dans le présent exposé, il n'y aura pas lieu de distinguer particulièrement entre les apports des leçons et du séminaire, qui seront résumés globalement.

Avec l'accord unanime des participants au séminaire, nous avons dédié les enseignements de cette année à la Mémoire de deux collègues disparus au début de 1998 : le Paléontologue **Erik Jarvik** et le Biologiste du développement et théoricien de l'Évolution **Pere Alberch**. Leurs travaux, bien que de nature très différente, ont eu une grande influence sur le problème de l'origine des tétrapodes.

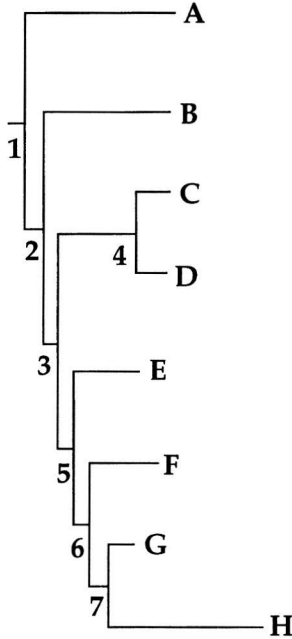
Nous avons d'abord replacé les Tétrapodes (= vertébrés terrestres fondamentalement munis de pattes marcheuses) au sein des Sarcoptérygiens, groupe naturel caractérisé par une apomorphie : l'endosquelette des membres pairs ne s'articulant à la ceinture endosquelettique que par un seul os.

L'analyse phylogénétique des Sarcoptérygiens montre qu'il s'agit d'une vaste unité naturelle (phylum ou clade), dont le « groupe frère » au sein des poissons osseux (Ostéichthyens) est représenté par les Actinoptérygiens (fig. 1). A cet égard, Philippe Janvier a signalé, au cours du séminaire, la découverte toute récente de fossiles du Dévonien basal de Chine qui paraissent posséder à la fois des caractères de Sarco- et d'Actinoptérygiens, mais aussi de Placodermes. Ces formes très anciennes et « synthétiques » permettront peut-être de mieux comprendre l'histoire des dichotomies basales au sein des poissons osseux, événements remontant au Silurien.

Les Sarcoptérygiens de grade ichthyen sont particulièrement nombreux et divers au Dévonien. L'analyse de ce phylum dans son ensemble est loin d'être achevée. Ainsi, la position des Actinistiens (= Coelacanthes), ou des Onychodontiformes (= Struniiformes), comme groupe le plus basal du phylum n'est pas définitivement acquise. De même, la position des Porolépiformes comme « groupe frère » des Dipneustes (clade Dipnomorpha) n'est pas acceptée par tous les spécialistes. Plus dérivés (clade Tetrapodomorpha), mais encore en situation relativement basale sur le cladogramme, les Rhizodontiformes ont été des prédateurs parfois de très grande taille, dont la structure des nageoires paires, connue depuis longtemps chez *Sauripterus*, continue de poser problème, relativement à la différenciation du membre chiridien (= membre « marcheur » des tétrapodes), ainsi que nous le verrons.

Au sein des Tetrapodomorpha, il n'est pas sûr désormais que le groupe « traditionnel » des Ostéolépiformes corresponde à une réalité naturelle. La découverte récente de formes très variées et divergentes d'Ostéolépiformes, dont

Figure 1 : Cladogramme des Sarcoptérygiens (simplifié d'après Janvier 1996)



1 - 7 : nœuds définissant les groupes monophylétiques successifs ; A - H : groupes terminaux.

1 : Sarcopterygia, 2 : (clade non nommé), 3 : Rhipidistia, 4 : Dipnomorpha, 5 : Tetrapodomorpha, 6 : Choanata, 7 : (clade non nommé).

A : Onychodontiformes, B : Actinistia, C : Dipnoi, D : Porolépiformes, E : Rhizodontiformes, F : Ostéolépiformes, G : Panderichthyida (= Elpistostegalia), H : Tetrapoda.

certains très primitifs, dans le Dévonien de Chine, d'Australie et de l'Antarctique, tels les Canowindridae, *Kenichthys*, et d'autres formes en cours d'étude discutées par Per Eric Ahlberg lors du séminaire, laisse présager des bouleversements dans cette partie du cladogramme.

Il a été possible, compte tenu des progrès tout récents dans ce domaine, de présenter de façon approfondie le groupe d'organismes qui, au sein des Sarcoptérygiens de grade ichthyen, constitue le « groupe frère » des tétrapodes : il s'agit des Pandérichthyidés (= Elpistostégides) du Dévonien supérieur (Frasnien-Famennien). Tandis qu'*Elpistostege* du Québec n'est connu que par quelques toits crâniens, le Genre *Panderichthys* du Dévonien balte est représenté par un matériel beaucoup plus important et complet dont nous avons détaillé la découverte et l'interprétation progressive. Ne signalons ici qu'une autapomorphie du groupe : les « sourcils » osseux en relief, et une synapomorphie avec les tétrapodes : le crâne aplati et triangulaire possédant une série de 4 paires d'os dermiques axiaux successifs (nasaux, frontaux, pariétaux, post-pariétaux). La

structure de l'endosquelette du membre pectoral est surprenante, avec seulement deux éléments préaxiaux et une plaque distale qui pourrait être d'origine composite. On ne retrouve clairement que les éléments de « l'archéopodium » (= stylo-pode : bras et zeugopode : avant bras), mais non du « néopodium » (= autopode : carpe, main) du membre chiridien classique. L'habitus général de ces organismes, à la tête et au corps allongé mais aplati, sans nageoires dorsales ni anale, aux nageoires pectorales beaucoup plus développées que les pelviennes, était très spécial, ce qui pose le problème de leur mode de vie et de leur écologie.

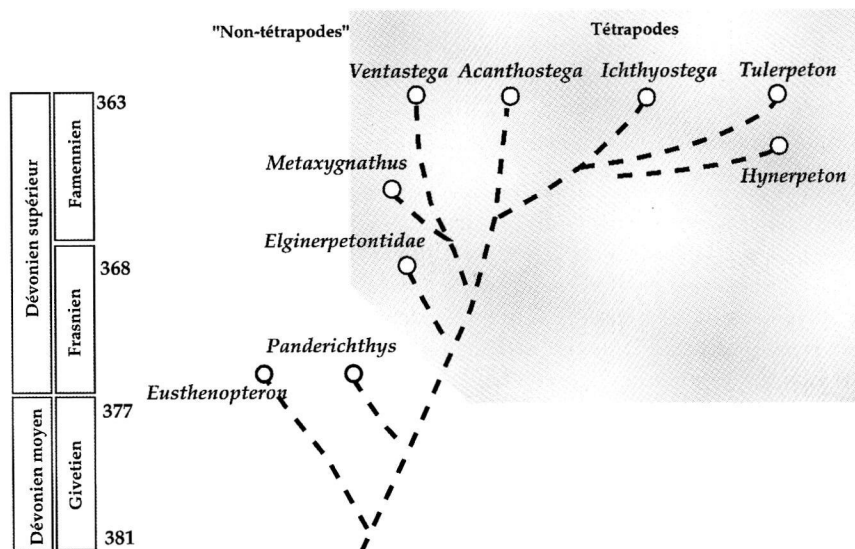
Nous avons abordé ensuite l'étude détaillée d'une série de fossiles d'âge dévonien qui se révèlent extrêmement importants puisque ce sont les restes des tout premiers tétrapodes, mais qui constituent aussi un « supplice de Tantale » compte tenu de leur caractère très fragmentaire. Cela a été l'occasion d'insister, pour des raisons méthodologiques, sur l'analyse anatomique très détaillée de certains caractères, afin de bien faire saisir la nature des informations paléoanatomiques disponibles, ainsi que la finesse et la précision de l'analyse des caractères morphologiques, discutés aussi par Per Eric Ahlberg lors du séminaire.

Ces matériels comprennent plusieurs taxons, tels *Metaxygnathus* du Famennien inférieur d'Australie, *Elginerpeton* de Scat Craig (Frasnien d'Écosse) et *Obruchevichthys* (Frasnien des Pays Baltes), surtout représentés par des fragments de mandibules (fig. 2). Des synapomorphies discrètes mais incontestables permettent d'attribuer ce matériel à des tétrapodes (par comparaison avec des tétrapodes bien connus du Dévonien terminal et du Carbonifère) et de les distinguer des mandibules de Sarcoptérygiens de grade ichthyen contemporains (Ostéolépiformes, par ex.). En outre, ces matériels présentent des autapomorphies qui permettent de suggérer qu'une première radiation de tétrapodes, les Elginerpétontides, au niveau très allongé, s'est différenciée dès le Frasnien. Ces organismes avaient-ils déjà des membres marcheurs adaptés à la locomotion terrestre ? L'unique tibia attribuable à *Elginerpeton* suggère une réponse négative.

Nous avons ensuite abordé l'étude du premier tétrapode d'âge dévonien découvert en Amérique du nord : *Hynerpeton* (1994). Ce taxon n'est connu que par une ceinture scapulaire provenant du Famennien moyen ou supérieur de la formation Catskill de Pennsylvanie. Il a été cependant possible, par une analyse détaillée, de tirer de ce matériel fragmentaire des conclusions d'ordre phylogénétique et fonctionnel assez précises. Au plan fonctionnel, divers détails indiquent que la différenciation de la musculature mobilisant le membre antérieur était plus poussée que chez d'autres tétrapodes du Dévonien terminal, et que la respiration ne pouvait se faire par des branchies internes. Au plan phylogénétique, divers apomorphies rapprochent *Hynerpeton* de *Tulerpeton* (voir ci-dessous) tandis que des autapomorphies soulignent l'originalité de ce taxon parmi les tétrapodes dévoniens.

En intermède, nous nous sommes tournés vers d'autres sources d'information concernant l'existence de premiers tétrapodes au Dévonien : celles apportées par l'étude des traces et pistes fossiles ou ichnologie. Dès 1935 Willard avait signalé

Figure 2 : Théorie des relations entre Tétrapodes dévoniens  
(modifié d'après Carroll 1995)



Le clade Tetrapoda peut être diagnostiqué par un grand nombre de caractères. Les synapomorphies justifiant l'apparement relatif proposé entre tétrapodes dévoniens sont partiellement explicitées dans le texte.

de telles traces du Dévonien de Pennsylvanie et des découvertes comparables avaient été publiées par Martjanov (1960) dans le Dévonien russe. Il a fallu cependant attendre les travaux de Warren et Wakefield (1972) dans le Frasnien supérieur de la Province de Victoria (Australie) pour disposer de documents détaillés. Les pistes ont pu être tracées par des tétrapodes de 55 à 90 cm de long, possédant au moins trois doigts et cinq orteils déjetés latéralement. La trace laissée par le corps était ondulante et les enjambées très courtes relativement à la largeur de la piste. Des traces comparables ont été ensuite signalées du Dévonien du Parana (Brésil) et d'Écosse. Les empreintes, généralement laissées sur des grès fins à « ripplemarks », sont intéressantes à considérer dans des perspectives paléoécologiques. L'étude des sédiments a suggéré qu'elles ont été tracées dans des environnements de chenaux ou de bras morts peu profonds soumis à des émergences temporaires en milieu (péri) fluvial. Des pistes beaucoup plus anciennes, datées du Dévonien inférieur (Victoria Range des Grampian montains, Province de Victoria) ont été décrites par Warren et coll. en 1986. Probablement déposées sous très faible tranche d'eau, elles ne montrent pas de traces du corps, mais seulement des extrémités des membres pairs qui s'appuyaient sur le fond, sans que des traces de doigts soient visibles. A tout le moins, ces indices suggèrent

la très grande ancienneté du mode de locomotion « diagonal » caractéristique des membres des tétrapodes actuels à mode de vie terrestre. En fait le type de patron neuromoteur correspondant, conservé par les tétrapodes, devait exister déjà chez les Sarcoptérygiens primitifs, puisqu'on le retrouve chez *Latimeria* et les Dipneustes actuels. Les études expérimentales en cours sur des Actinoptérygiens (et même des Chondrichthyens) relatées par Jean-Pierre Gasc lors du Séminaire semblent d'ailleurs indiquer que ce type de patron neuromoteur pourrait être beaucoup plus généralisé (plésiomorphe) pour les vertébrés gnathostomes en général qu'on ne le soupçonnait jusqu'ici.

Revenant ensuite au matériel paléoanatomique, nous avons décrit en détail ce que l'on sait actuellement des tétrapodes du Dévonien terminal. *Ventastega curonica*, du Famennien supérieur de Lettonie est un grand tétrapode qui n'a été décrit en détail qu'en 1994, notamment à partir de la réinterprétation de fossiles fragmentaires découverts dès les années trente. Associé à une faune ichthyenne très riche typique du Dévonien supérieur, ce taxon, encore incomplètement connu, présente de nombreuses apomorphies de tétrapodes dans la structure de la mandibule, des prémaxillaires, du toit dermique et de la joue, de la structure des sillons sensoriels, de la ceinture scapulaire... Il conserve cependant de nombreuses plésiomorphies (par ex. maintien de crocs coronoïdiens) qui évoquent le matériel de Scat Craig (*Elginerpeton*). Des indices suggèrent l'existence d'un deuxième taxon de tétrapode dans les mêmes gisements du Dévonien balte. Les membres de *Ventastega* sont inconnus (comme c'était déjà le cas pour *Metaxygnathus*, *Hynerpeton* et *Elginerpeton*), comment et pourquoi alors affirmer que ces taxons sont des tétrapodes ? En fait, l'appartenance au clade des tétrapodes peut être diagnostiquée à partir d'un grand nombre d'apomorphies (une cinquantaine) qui ne concernent pas que la présence de membres marcheurs munis de doigts.

Nous avons traité ensuite le cas de *Tulerpeton*, un tétrapode du Famennien de la région de Tula (Russie), possédant six doigts et six orteils. La forme du corps et les doigts allongés évoquent une analogie avec les otaries. Signalé dès 1984, *Tulerpeton* n'a été connu en détail qu'à partir de 1995 au plan anatomique. Entre temps, le contexte taphonomique et paléoécologique du gisement avait pu être décrit en grand détail (Lebedev 1992) : il présente un intérêt évident pour le problème des conditions écologiques de l'apparition du membre marcheur. Il s'agit d'un milieu franchement et complètement aquatique. De nombreux arguments le situent, sous climat équatorial, comme un milieu laguno-marin, à la fois en communication avec la mer libre et avec des eaux douces. Des apports temporaires d'eaux douces continentales devaient modifier la salinité. La tolérance de nombreux vertébrés à ces variations expliquerait leur grande diversité, en revanche celle des végétaux et des invertébrés était faible. Des assèchements temporaires entraînant une mort en masse expliqueraient la formation du gisement. La faune et la flore du gisement sont autochtones et la chaîne trophique locale a donc pu être reconstituée. *Tulerpeton* n'était pas un superprédateur au même titre que les Ostéolépiformes *Eusthenodon* et *Chrysolepis* présents dans l'écosystème,

mais devait plutôt occuper une position de généraliste, un peu marginal au sein de la chaîne trophique. Ceci serait en relation avec le fait que les tétrapodes constituent alors un nouvel élément écologique qui s'introduit dans les chaînes trophiques au Dévonien supérieur, peut-être après l'extinction des petits arthrodiens prédateurs.

Les données nouvelles sur *Ichthyostega* proviennent en partie de la redescription détaillée donnée par Jarvik (1996), mais aussi des nouvelles sources d'informations fournies par les découvertes des expéditions Anglo-Danoises au Groenland oriental (des années soixante-dix jusqu'à actuellement). A l'heure actuelle, le squelette est entièrement connu à l'exception de quelques régions : la main, la région cervicale et la région sacrée. Sans qu'il soit envisageable d'évoquer ici l'ensemble des caractères anatomiques présentés et discutés lors du cours et des séminaires, rappelons seulement quelques caractères remarquables. L'humérus est très particulier, bien ossifié, très complexe, avec une série de fortes crêtes osseuses en relief. Ces structures tout à fait particulières sont inconnues chez tout autre tétrapode et constituent donc des autapomorphies. Elles sont certainement liées à des adaptations locomotrices spécialisées chez *Ichthyostega*. Le radius et l'ulna sont courts, massifs, avec un olécrane extrêmement développé. Il semble que l'avant-bras ait été en position fléchie permanente. En revanche, le membre postérieur se présente comme une palette aplatie, pourvue de sept orteils, sans articulation nette au genou et à la cheville.

Parmi les résultats les plus spectaculaires des nouvelles expéditions au Groenland oriental (présentées par le Dr Jenny Clack lors du séminaire) figure la découverte d'un abondant matériel d'*Acanthostega*. Ce genre n'était préalablement connu que par un toit crânien partiel décrit par Jarvik. Il est à présent le tétrapode dévonien le plus complètement connu grâce à une dizaine de publications de J. Clack et M. Coates, parues de 1988 à 1998. Il n'est pas possible d'évoquer ici l'ensemble des caractères anatomiques présentés et discutés lors du cours et des séminaires. Rappelons seulement que la confrontation d'une cinquantaine de caractères diagnostiques des tétrapodes basaux avec la situation anatomique observée chez *Acanthostega* conduirait à faire de celui-ci un « deux tiers de tétrapode », si l'on envisageait les choses d'un point de vue uniquement quantitatif. Avec ses branchies internes et sa nageoire caudale développée *Acanthostega* est encore ichthyen, mais il possède des pattes à huit doigts bien développés, alors que le coude et le poignet ne paraissent pas encore dotés d'articulations fonctionnelles. En fait, les comparaisons détaillées entre *Panderichthys* et *Acanthostega* proposées lors du cours et des séminaires révèlent à l'évidence que les « chaînons manquants » ne manquent plus, désormais, entre poissons et tétrapodes.

Nous nous sommes ensuite intéressé au problème de l'environnement et du mode de vie des premiers tétrapodes. A cet effet, nous avons examiné les données issues de la paléogéographie du « Continent des vieux grès rouges » au Dévonien supérieur, ainsi que les données paléoclimatologiques, sédimentologiques et ta-

phonomiques. Il est désormais possible d'assez bien connaître certaines des « communautés biologiques » présentes dans les couches à tétrapodes du Dévonien supérieur et de reconstituer certains aspects des écosystèmes. Dans la plupart des cas, les vertébrés étaient bien représentés au sein de faunes dominées par des Sarcoptérygiens possédant branchies et poumons, comprenant des Dipneustes, Porolépiformes et Ostéolépiformes. On y observe aussi des Chondrichthyens, des Arthrodires et relativement peu d'Actinoptérygiens. Nous ne résumerons ici que les conclusions tirées de l'étude des gisements du Groenland oriental. Les grès rouge à grain fin où se rencontre *Ichthyostega* ne contiennent que des restes rares et très fragmentaires d'*Acanthostega*. En revanche, les sédiments où *Acanthostega* se trouve en abondance et dans un bon état de conservation anatomique ne contiennent jamais d'*Ichthyostega*. Ces différences taphonomiques suggèrent fortement que ces deux taxons contemporains exploitaient des milieux écologiquement distincts.

Une des interprétations les plus plausibles verrait dans *Ichthyostega* un animal marin côtier, déjà très spécialisé au point de vue de sa biomécanique locomotrice. Coates et Clack (1995) argumentent à cet égard une comparaison fonctionnelle avec les Pinnipèdes actuels (phoques, éléphants de mer...), en s'appuyant sur les particularités des membres antérieurs, des côtes, du bassin et des pattes postérieures d'*Ichthyostega*.

En revanche, *Acanthostega* semble avoir été un organisme entièrement aquatique, exploitant surtout les bras d'eau courantes permanentes, au sein de systèmes fluviaux à méandres soumis à des alternances brutales de débit sous un climat de mousson.

Si l'on compare les données propres aux trois taxons de tétrapodes dévoniens les mieux connus : *Acanthostega*, *Ichthyostega* et *Tulerpeton*, ils se rangent dans cet ordre quant à leurs aptitudes croissantes à la locomotion terrestre, en ne tenant compte que des données anatomiques. On est alors confronté à un paradoxe, à en juger par la taphonomie et la sédimentologie. En effet, leurs aptitudes locomotrices au sol paraissent inversement proportionnelles à leurs situations écologiques. *Acanthostega*, qui est clairement le moins adapté à la vie terrestre paraît avoir été un animal continental, bien qu'exclusivement inféodé à des milieux d'eaux douces courantes. *Ichthyostega* qui possède une aptitude assez marginale à une locomotion très spécialisée en milieu terrestre aurait été un animal marin côtier. Enfin *Tulerpeton* qui a des membres marcheurs déjà très proches de ceux de tétrapodes du Carbonifère (considérés généralement comme des organismes continentaux à vie amphibie ou partiellement terrestre) se trouve en milieu marin.

Les données suggèrent donc pour ces trois taxons (en fait pour tous les tétrapodes Dévoniens) des environnements différents mais tous *aquatiques*, marin pour *Tulerpeton*, côtier pour *Ichthyostega* et fluvatile pour *Acanthostega*. Ceci peut nourrir les spéculations quant à l'ultime habitat originel des premiers tétrapodes mais, quel qu'il ait été celui-ci, les données fournies par les tétrapodes



dévonien plaident unanimement en faveur de l'idée que les pattes des tétrapodes se sont originellement différenciées en tant qu'appareil locomoteur aquatique, comme l'avait proposé Gunter en 1956, et non pas comme une adaptation à la « conquête » des milieux terrestres. Les données fonctionnelles issues de l'étude comparative et expérimentale d'analogues actuels plaident également dans ce sens, ainsi que l'a montré J.P. Gasc lors du séminaire.

Il nous paraît donc clair, désormais, que les aspects anatomiques et écologiques de la transition, si fortement liés dans maints « scénarios » adaptationnistes concernant l'origine des tétrapodes doivent être complètement découplés, ainsi que l'avait suggéré Romer depuis longtemps. L'apparition de la tétrapodie n'est en rien la « terrestrisation » des vertébrés, la « sortie des eaux » ne coïncide pas avec la différenciation de la patte ou du poumon.

En outre, la probabilité que la plupart des Sarcoptérygiens étaient des organismes anadromes et euryhalins, fortement argumentée par K.S. Thomson (1980), suggère que les tétrapodes ont pu trouver leur origine dans des milieux marins côtiers, des lagunes ou des deltas saumâtres, plutôt que dans les eaux douces continentales, comme le suggère toujours la comparaison implicite avec les amphibiens actuels.

La dernière partie des enseignements a porté sur des aspects plus mécanistiques, sur les « process » impliqués dans la transition entre sarcoptérygiens de grade ichthyen et tétrapodes. Compte tenu des découvertes récentes portant sur la structure de l'endocrâne chez *Acanthostega* (1994) et *Panderichthys* (1996), nous avons discuté les processus impliqués lors de la transition. Ceux-ci combinent des « hétérochronies dissociées » au sens de Mc Kinney et Mc Namara (1991) et des phénomènes d'évolution en mosaïque, impliquant des taux d'évolution variés de diverses régions du crâne. A cet égard, la région otique d'*Acanthostega* apparaît très plésiomorphe, relativement à celle de *Panderichthys*, évoquant plutôt celle des Ostéichthyens « basaux ». Cette réversion pourrait s'expliquer par une pédomorphose : la région otique d'*Acanthostega* adulte serait comparable à celle d'un Ostéolépiforme juvénile, celle-ci conservant encore, à ce stade ontogénique, une disposition généralisée (plésiomorphe) pour les Ostéichthyens. Les transformations principales intéressant le neurocrâne se seraient déroulées entre l'étape représentée par *Panderichthys* et les tétrapodes du Dévonien supérieur. Il est remarquable que beaucoup de ces transformations du neurocrâne soient absolument convergentes avec celles qui avaient déjà intéressé celui des dipneustes dès le Dévonien inférieur. Compte tenu des données stratigraphiques, ces transformations ont été très rapides dans la lignée aboutissant aux tétrapodes, les structures fondamentales du neurocrâne paraissant beaucoup plus stables dans le temps, en deçà chez les Osteichthyens Siluro-dévonien, au-delà chez les tétrapodes du Permocarbone.

En ce qui concerne le toit dermique, de nombreuses dispositions typiques des tétrapodes sont déjà réalisées, on l'a vu, chez *Panderichthys*. En outre certains

traits morphologiques du toit dermique des tétrapodes sont probablement eux aussi l'expression d'une pédomorphose. Nous avons montré à cet égard comment la trajectoire ontogénique connue chez les ostéolépiformes (cf. *Eusthenopteron* : Long 1990) pouvait être éclairante. Cette trajectoire implique en effet des allométries de croissance connues en grandeur et en direction. Si l'on applique ces allométries à un crâne d'*Acanthostega* adulte, mais supposé représenter une condition pédomorphique, on obtient une nouvelle morphologie « péramorphe », relativement à celle d'*Acanthostega*. Or il est troublant de constater combien cette nouvelle morphologie, obtenue par des moyens purement géométriques, est proche de celle de *Panderichthys* ! Ceci constitue une présomption indirecte mais très suggestive en faveur d'une évolution par pédomorphose du toit dermique et de la joue (Coates et Clack 1995).

Les transformations du neurocrâne (principalement de la région otique) paraissent synchrones, pour l'essentiel, à celles du bassin et des membres qui perdent les rayons dermiques et différencient des doigts à partir des radiaux distaux (dactylie). Cette dernière innovation pourrait être interprétée comme une péramorphose. Quoi qu'il en soit, la simultanéité (et la rapidité) de ces co-transformations suggère un changement dans les modes de vie (et les pressions sélectives) mais aussi, sans doute, des liaisons de facteurs (effets de pléiotropie) au niveau des déterminants génétiques des structures impliquées, ainsi que des effets de « canalisation » du développement.

En ce qui concerne l'origine des membres « marcheurs » eux-mêmes (chiridium), nous avons montré comment la découverte de la polydactylie des premiers tétrapodes, à partir des années 1990, récusait les théories classiques faisant de la pentadactylie la disposition « canonique », et dans quelle mesure les faits paléontologiques pouvaient s'accorder avec les données nouvelles de l'embryologie (Schubin et Alberch 1986, Hinchliffe 1989) et de la génétique moléculaire du développement, ainsi que l'a précisé le Professeur Duboule lors du séminaire. Des expériences sur le complexe génique HOX D conduites par le Professeur Duboule et son équipe, on pourrait déduire, en simplifiant à l'extrême, les considérations suivantes :

D'abord les patrons d'expression géniques favorisent un système où l'on obtiendrait soit le développement de rayons dermiques, soit celui de doigts, mais pas des deux à la fois. Ceci est en accord avec certaines théories (Eaton 1951, Gunter 1956) qui voyaient dans la disparition des rayons dermiques « l'avantage adaptatif clé » permettant la différenciation du membre marcheur.

Ensuite, et pour les mêmes raisons, on ne pourrait avoir de véritables homologues des éléments méta et acropodiens (métapodes et phalanges) dans l'endosquelette de la palette natatoire des Sarcoptérygiens de grade ichthyen. Ceci conforte la théorie de Gregory et Raven (1941) faisant du « néopodium » une innovation évolutive lors de la transition.

Enfin, les premiers tétrapodes devraient avoir des doigts nombreux mais courts.

Nous avons souligné combien les propositions de la génétique moléculaire du développement étaient largement en accord, dans l'ensemble, avec les données paléontologiques. Ces propositions sont en outre susceptibles d'être « testées » par des découvertes nouvelles. Aussi avons-nous insisté, à cet égard, sur l'intérêt de la découverte par Daeschler et Schubin (1997) d'une palette pectorale très bien conservée, appartenant sans doute à un Rhizodontide assez proche de *Sauripterus*. Cette structure associée à des rayons dermiques nombreux un endosquelette distal beaucoup plus développé que chez *Panderichthys*, avec huit radiaux (doigts) prolongés par des rayons (phalanges) segmentés et aplatis. Superficiellement, au moins, la structure évoque bien un endosquelette complet (« néopodium » compris) d'une patte de tétrapode. La position de *Sauripterus* (et du nouveau fossile) sur le cladogramme est imprécise. Comme P. Ahlberg l'a montré lors du séminaire, situer *Sauripterus* au sein des Rhizodontides (sa position traditionnelle) perturbe la structure phylogénétique de ce groupe. Quoi qu'il en soit, le nouveau fossile démontre la compatibilité d'un endosquelette distal très développé et de rayons dermiques. Que cet endosquelette distal soit comparable à l'autopode des tétrapodes ne démontre pas toutefois que les deux structures soient homologues : elles ont pu apparaître par évolution parallèle dans la lignée tétrapodienne, d'une part, et dans celle des Rhizodontides (?) proches de *Sauripterus*, d'autre part. A tout le moins, l'existence dans ce fossile de nageoire contenant des structures comparables à des doigts montre que ceux-ci ont dû se différencier en milieu aquatique, en rapport avec d'autres fonctions que le soutien du poids du corps en locomotion terrestre.

En conclusion générale du cours et du séminaire, on peut proposer actuellement un certain nombre de considérations. Si les limites imparties au présent résumé forcent à les présenter ici de manière quelque peu dogmatique, il est clair qu'elles ont été longuement débattues et argumentées de façon critique tant dans le cours que dans le séminaire.

1/ Les tétrapodes sont très probablement monophylétiques, constituant donc un groupe naturel ou clade (*contra* Jarvik).

2/ Ils se différencient au plus tard au Dévonien terminal (Famennien), mais avec sans doute une première radiation au Frasnien, et peut-être bien plus tôt.

3/ L'acquisition de caractères essentiels diagnostiques des tétrapodes et permettant la réalisation d'un mode de vie terrestre (respiration pulmonaire, membres marcheurs...) s'est faite en milieu aquatique, préalablement à la colonisation des écosystèmes terrestres.

4/ Ces caractères nouveaux ne constituent donc pas des adaptations (au milieu terrestre) mais des *exaptations*, au sens de Gould et Vrba (1982). (On entend par exaptations l'existence de caractéristiques structurales assurant une fonction principale dans un contexte écologique donné mais accessoirement susceptible d'y assurer aussi des fonctions secondaires nouvelles. En cas de glissement du

contexte écologique, une fonction d'abord secondaire peut prendre une plus grande importance : en somme la structure initialement présente est « cooptée » dans une nouvelle fonction. La notion d'exaptation est proche, on le voit, de celle de « préadaptation » autrefois proposée par Lucien Cuénot, mais exempte de toute téléologie. Du niveau moléculaire (fonctions géniques et enzymatiques) à celui de l'organisme intégré (fonctions des organes), le concept d'exaptation est actuellement utilisé de façon très pertinente dans de nombreux domaines de la mécanique évolutive).

5/ Les tétrapodes dévoniens demeurent fondamentalement aquatiques et peut-être marins pour certains d'entre eux. Il y a complète dissociation entre l'apparition de la tétrapodie (phénomène anatomique) et la « conquête » des milieux terrestres (phénomène écologique). Toutefois le contexte écologique précis de la transition morphologique aboutissant aux tétrapodes est encore très mal connu dans les détails, avec des arguments contradictoires en faveur des milieux marins, lagunocôtiers, deltaïques-saumâtres ou d'eaux douces continentales.

6/ Les tétrapodes du Famennien actuellement bien connus ne constituent pas des « étapes » successives dans une évolution linéaire et progressive des Panderichthyides du Frasnien aux tétrapodes du Carbonifère. Au contraire, *Ichthyostega*, *Acanthostega* et *Tulerpeton* représentent déjà des rameaux divergents, chacun avec des adaptations particulières (autapomorphies) et un « mélange » spécifique d'états apo- et plésiomorphes de nombreux caractères. Ils représentent sans doute les résultats divergents d'une première radiation plus ancienne des tétrapodes (cf. Elginerpetontides du Frasnien).

7/ Toutefois *Tulerpeton* paraît nettement plus proche que les deux autres genres de la condition anatomique des tétrapodes d'âge carbonifère. Il pourrait même déjà partager des apomorphies avec la lignée « reptiliomorphe », ce qui demeure toutefois contestable. S'il en était ainsi la divergence initiale entre ancêtres des amniotes et des « amphibiens » *sensu lato* se situerait dès le Dévonien.

8/ Lors de la transition, il y a eu de fortes différences dans le déroulement temporel des transformations morphologiques des diverses parties de l'organisme. Autrement dit, il y a eu des variations importantes des taux d'évolution des différentes régions du corps les unes par rapport aux autres, et donc des phénomènes extensifs d'évolution en mosaïque *sensu* de Beer.

9/ De même, lors de la transition il y eut de probables implications de phénomènes hétérochroniques touchant à la forme de la tête, à la « juvénilisation » de la région otique (correspondant à un retour à une condition plésiomorphe) associées à des pérarmorphoses (innovatrices), par exemple au niveau des doigts.

10/ Les mécanismes moléculaires désormais connus pour contrôler la différenciation des nageoires et des membres pairs rendent assez bien compte des observations paléontologiques, avec, toutefois, quelques contradictions.

1/c **Conférenciers invités** par la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme :

Professor **Dennis R. Carter** (Stanford University)

Conférence le 1<sup>er</sup> octobre 1997 au Collège de France : « Mechanical factors in bone development, remodeling and osteoporosis ».

Conférence le 2 octobre 1997 : « Influence of environmental factors on bone biology », dans le cadre des séminaires d'Écologie et d'Évolution, IFR d'Écologie, Université Paris VI, Campus Jussieu.

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

2/a DEA Biodiversité : génétique, histoire et mécanisme de l'Évolution (DEA commun aux Universités Paris VI, Paris VII, Paris XI, au MNHN et à l'INA-PG)

— Les hétérochronies : problématique, intérêt évolutif (24 novembre 1997) : trois heures.

2/b Divers

— Origine et évolution de la Biodiversité (Conférences d'initiation pour les étudiants de DEUG de Paris VI) les 26 février, 5 mars, 19 mars et 26 mars 1998 (4 heures en tout)

— Visite commentée de la Galerie de Paléontologie du MNHN pour les étudiants de DEUG de Paris VI, 14 mai 1998, matin (2 heures).

— Visite commentée de la Galerie de Paléontologie du MNHN pour les étudiants de Maîtrise de Paris VII, 14 mai 1998, après midi (2 heures 30).

## **RECHERCHE**

### **1 : Généralités, statuts et situation institutionnelle (juin 1998)**

Notre contrat d'URA ayant été renouvelé (session d'automne 1996), nous avons demandé, compte tenu de la structure multipartite de notre Unité de recherche, à passer sous le régime d'UMR, demande qui a reçu un avis favorable du CNRS lors de la session d'automne 1997 du Comité National. Toutefois, le retard pris dans la campagne de contractualisation des Établissements, et notamment celle de notre Établissement de tutelle principal le MNHN, n'a pas encore permis de normaliser notre situation. Il en est résulté, depuis maintenant trois ans, des difficultés de gestion considérables et des complications administratives qui ont contribué à rendre plus difficile notre activité de recherche.

### **2 : Activités de recherche 1997-1998 et travaux en cours**

Nous avons donné dans *l'Annuaire du Collège de France* 1995-96 (pp. 605-606) un panorama très général et synthétique de la problématique de recherche

de notre équipe, auquel on pourra se reporter. Nous reprenons ci-dessous, pour l'exposé des travaux récents et en cours, le plan analytique plus détaillé utilisé dans *l'Annuaire* 1996-97 (pp. 564-571).

Cette année a été dominée par des circonstances particulières, telles que la tenue de plusieurs Congrès internationaux spécialement importants pour nos thématiques de recherche et qui nous ont mobilisés. Ainsi du 5<sup>e</sup> Congrès International de Morphologie des Vertébrés qui s'est tenu à Bristol (UK) en juillet 1997. Notre Unité de recherche, il convient de le souligner, a constitué par sa délégation et ses contributions la quasi-totalité de la participation française à cette importante réunion internationale. Par ailleurs, nous avons consacré au cours de cette année une partie importante de notre temps à achever la rédaction et l'illustration collectives de quelques contributions de synthèse pour des ouvrages de référence.

### ***1 — Influence des contraintes physiques sur les tissus osseux***

(J. Castanet, V. de Buffrénil, avec la participation d'A. Abourachid, Équipe « locomotion » de l'URA 11 37).

Ce thème de recherche (largement explicité dans *l'Annuaire* 1996-97, pp. 564-566) rapproche les deux composantes de notre Unité de recherche, à savoir l'Équipe « Locomotion » et l'Équipe « Formations squelettiques ». L'étude des « mécanomorphoses » agissant sur le système squelettique a été poursuivie, en particulier sur le modèle constitué par le membre pelvien des oiseaux, réalisant un type particulier de bipédie. Un nouveau projet de recherche a été défini dans ce domaine, faisant appel cette fois à des lézards quadrupèdes. L'histologie osseuse relativement très simple dans ce modèle devrait faciliter l'exploitation de certaines approches expérimentales (J. Castanet, A. Abourachid). Nous nous proposons d'approfondir ce thème de recherche en profitant de la venue à Paris du Professeur Dennis Carter, Professeur invité au Collège de France à l'automne 1998, et spécialiste de ces questions.

On peut rapprocher de cette thématique les travaux en cours sur les tissus osseux hyperdenses observés chez divers tétrapodes aquatiques (V. de Buffrénil), en particulier chez certains Cétacés (Zylberberg *et al.* 1998, voir ci-dessous), ainsi que l'analyse histologique des hyperostoses régulièrement observées chez certains téléostéens (Meunier *et al.* 1997). Dans les deux cas, des spécialisations histologiques très particulières se limitent précisément à certaines régions de l'appareil squelettique, ce qui rend peu plausible des explications uniquement fondées sur des considérations systémiques générales (de Buffrénil *et al.*, soumis).

L'analyse ultrastructurale de tissus osseux hyperdenses comme celui du rostre d'un mammifère aquatique, le cétacé *Mesoplodon densirostris*, a permis de mettre en évidence une régression spectaculaire de la trame collagénique représentée par de très fines fibrilles formant un réseau lâche à mailles en forme de nids d'abeille dans lesquels se logent des cristaux d'hydroxyapatite de taille et de forme

très différentes de celles de l'os normal (Zylberberg *et al.* 1998). Ce premier travail sera complété par l'étude ultrastructurale d'autres éléments squelettiques qui comportent un tissu osseux très dense mais dont l'organisation est encore inconnue.

## 2 — *Histologie osseuse comparée*

2-1. *Évolution du dermosquelette* (F. Allizard, J. Bourguignon, S. Delgado, M. Girondot, H. Francillon-Vieillot, F.J. Meunier, J.Y. Sire et L. Zylberberg)

Nous avons poursuivi l'étude comparée du développement et de la structure de différents éléments du dermosquelette dans le but de continuer à établir un état aussi exhaustif et précis que possible de sa diversité tissulaire et de dégager un schéma général de son développement et de son évolution. Cette enquête concerne aussi bien le dermosquelette des vertébrés aquatiques (par ex. poissons osseux : Meunier 97, Meunier et Francillon-Vieillot 97, etc.) que des tétrapodes (Girondot *et al.* 1998).

Les analyses comparatives ont été par exemple étendues au développement et à la structure des odontodes (éléments homologues aux dents) qui se développent à la surface du crâne d'un petit clupéiforme, *Denticeps* (Sire *et al.*, sous presse) et des dents de deux espèces de siluriformes cuirassés (Sire et Huysseune 1997). Les odontodes se développent comme de vraies dents, se fixent sur les scutes à l'aide d'os d'attache et sont périodiquement remplacés.

Dans une étude du développement et de la structure des écailles de *Danio rerio* (le poisson zèbre, modèle utilisé en biologie et en génétique du développement), nous avons montré d'une manière très convaincante la possibilité d'une participation épidermique à la construction de la couche limitante (Sire *et al.* 1997a). L'existence d'une telle participation épidermique pourrait confirmer les liens de parenté entre la ganoïne (un émail) qui recouvrait les écailles « ancestrales » et la couche limitante des écailles élasmoïdes des téléostéens, poissons osseux « de type moderne » et donc très « dérivés ».

Un article de synthèse a été publié concernant cette thématique de recherche : « évolution de la structure et des processus de développement des dents et des tissus dentaires chez les vertébrés non mammaliens » (Huysseune et Sire 1998).

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

Dans le but de quantifier les relations entre typologie de l'os primaire d'apposition et la vitesse de croissance, des expériences à long terme de marquage multiple du squelette par des fluoromarqueurs ont été poursuivies, en particulier chez des Ratites (autruches, émeus). Compte tenu des impératifs expérimentaux propres à ce genre de recherches et à la lourdeur des techniques, nous n'avons que peu publié de nouveaux résultats expérimentaux dans ce domaine (Castanet

*et al.* 1997). En revanche, de nombreux travaux, souvent en collaboration internationale, ont été réalisés dans le domaine de la squelettochronologie, portant sur des Osteichthyens (Meunier *et al.* 1997), des Urodèles (Bruce *et al.* 1997), des Anoures (Marquez *et al.* 1997, Esteban *et al.* 1998) et des Squamates (El Mouden *et al.* 1997). Dans la plupart des cas, les travaux visent à établir les caractéristiques écodémographiques de populations, soit dans des perspectives fondamentalistes (microévolution, par ex. Sanchez-Herraiz *et al.* 1997) soit pour des problèmes appliqués (conservation, par ex. de Buffrénil et Castanet 1997).

### 2-3. *Paléohistologie* (V. de Buffrénil, F.J. Meunier, A. de Ricqlès et M. Laurin)

Les travaux dans ce domaine ont continué à porter sur l'histologie des Ostéichthyens fossiles (Gayet et Meunier 1998, etc.), des Ptérosaures (un mémoire soumis) et sur l'analyse de séries de croissance chez des dinosaures ornithopodes (de Ricqlès, Padian et Horner 1997, etc.). Avec M. Laurin, nous avons commencé à définir un programme de travail pluriannuel sur la paléohistologie des premiers tétrapodes afin de tester, par référence à une analyse phylogénétique indépendante (Laurin 1998), dans quelle mesure l'histologie osseuse pourrait être utilisée comme indicateur des modes de vie plus ou moins aquatiques ou terrestres des tétrapodes paléozoïques, et à démêler ainsi les éventuelles composantes « phylogénétiques » et « écologiques » dans le « signal » fourni par l'histologie osseuse.

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

### 3-1. *Interactions épidermo-dermiques* (F. Allizard, J. Bourguignon, J.Y. Sire, A. Quilhac et L. Bonnaud)

Nous avons étudié le rôle inducteur de l'épiderme lors du développement et la régénération des écailles à l'aide d'expérimentations *in vivo* (Sire *et al.* 1997 ; Quilhac et Sire, sous presse ; Quilhac 1997, thèse de doctorat). Ces travaux ont apporté de nombreux résultats sur les modalités de la migration des cellules épithéliales (dynamique de la ré-épithélialisation), sur les processus de restauration du derme dans les régions ayant subi un fort choc osmotique et nous avons mis en évidence des interactions existant entre les cellules basales de l'épiderme cicatriciel et les cellules, situées dans le mésenchyme, qui vont donner naissance à une écaille. L'étude de la régénération des écailles représente une bonne façon d'aborder les problèmes des interactions épidermo-dermiques qui en contrôlent la morphogenèse au même titre que celles, mieux connues, qui interviennent dans le développement des dents de mammifère.

Pour les aspects comparatifs, nous avons également étudié, en collaboration avec l'équipe du Pr Huyseune à Gand (Belgique), le développement des dents de première génération chez un cichlidé (Huyseune et Sire 1997b) et chez le *Danio rerio* (Huyseune *et al.*, sous presse).



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)

Un des thèmes de recherche développé dans l'Équipe par L. Zylberberg concerne les facteurs intervenant dans la mise en place de la trame collagénique dans les écailles des Ostéichthyens et notamment dans les écailles élasmoïdes des Téléostéens. Dans ces dernières, les cellules produisant la matrice extracellulaire sont autour de l'écaille où se distinguent des fibrilles de collagène de calibres différents contenant des collagènes fibrillaires de type I et de type V identifiés par des analyses biochimiques. Les techniques d'immunocytochimie ultrastructurale n'ont pas permis de mettre en évidence ces deux types de collagène *in situ* en raison de la densité de la trame collagénique (Nicolas *et al.* 1996). Nous avons mis en œuvre une solution alternative, l'hybridation *in situ* que nous avons pu mener à bien en collaboration avec D. Le Guellec (IBCP, LYON) en raison du peu d'évolution de la structure des molécules de collagènes fibrillaires qui nous a permis d'utiliser des sondes humaines codant pour les chaînes  $\alpha 1$  de type I et  $\alpha 1$  du type V, et de la localisation distincte des cellules produisant les collagènes de calibres différents. Nous avons mis en évidence le rôle régulateur du collagène de type V pour le calibrage des fibrilles de collagène dans les écailles.

Une autre particularité des écailles élasmoïdes consiste en l'organisation d'un « contre-plaqué biologique » des fibrilles de collagène de la plaque basale synthétisées par les cellules situées à la base de l'écaille. Ces dernières sont des éléments dont la polarisation est liée aux conditions microenvironnementales, ainsi que le montre l'étude de cultures de cellules isolées à partir d'écailles en régénération puis placées dans des gels de collagène et observées en microscopie confocale (en collaboration avec G. Géraud, Service d'Imagerie de l'Institut J. Monod du campus Jussieu). Le maintien de la polarisation des cellules qui est tributaire de l'environnement cellulaire (contacts cellule-cellule et cellule-matrice extracellulaire) semble un facteur indispensable pour la mise en place d'une trame collagénique spatialement ordonnée. Le modèle constitué par les cellules formatrices des écailles élasmoïdes paraît à cet égard différent du modèle « cornée ».

3-3. *Évolution moléculaire et expression de gènes impliqués dans la squeletogenèse* (M. Girondot, A. Quilhac, S. Delgado et L. Bonnaud)

La recherche de composants de l'émail (au travers de celle du gène de l'amélogénine, protéine principale de l'émail des dents de mammifères) a été entreprise dans plusieurs groupes de vertébrés non mammaliens (lézard, tortue, poulet, poisson zèbre et polyptère) par des techniques de biologie moléculaire (Girondot et Sire 1998). Les résultats négatifs obtenus chez le poulet et les tortues (qui ne possèdent plus de dents) suggèrent que cette protéine est spécifique de l'émail dentaire. En revanche le gène de l'amélogénine existe chez les autres espèces testées et sa caractérisation est en cours chez un lézard (DEA de S. Delgado).

Dans le cadre de sa thèse, A. Quilhac a étudié l'expression de certains gènes connus pour être impliqués dans le contrôle de la morphogenèse et de la différenciation de nombreux organes, dont les dents et les rayons de nageoires. L'expression spatio-temporelle précise des gènes *msxB*, *msxC*, *msxD*, *Bmp4*, *shh* et *ptcl* au cours de la régénération expérimentale des écailles chez le *Danio* a été mise en évidence par la technique d'hybridation *in situ* sur des volets de peau. Les résultats obtenus suggèrent l'implication spécifique de ces gènes dans la prolifération et /ou la différenciation des cellules épidermiques et mésenchymateuses, ainsi que dans la mise en place du « pattern » de l'écaille. De plus les produits de ces gènes paraissent impliqués dans les interactions épidermo-dermiques qui interviennent lors de l'organogenèse de l'écaille.

### *Publications scientifiques*

#### 1997 (suite)

Gayet M., **Meunier F.J.** et Werner C. 1997. Strange polypteriformes from the upper cretaceous of In Becetem, Niger. *Geobios*, MS. n° 20 : 249-255.

Huyseune A. et **Sire J.Y.** 1997. Structure and development of first-generation teeth in the cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Teleostei, Cichlidae). *Tissue Cell*, 29 (6) : 679-697.

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

**Meunier F.J.** 1997. Structure et minéralisation des écailles de quelques Characiformes de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, (1994) 27 (4) : 407-422.

**Meunier F.J.**, Rojas-Beltran R., Boujard T. et Lecomte F. 1997. Rythmes saisonniers de la croissance chez quelques Téléostéens de Guyane française. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, (1994) 27 (4) : 423-440.

El Mouden, **Francillon-Vieillot H.**, **Castanet J.** et Znari M. 1997. Age individuel, maturité sexuelle et longévité chez l'Agamidé nord-africain *Agama impalearis* évalués à l'aide de la squeletteochronologie. *Ann. Sc. Nat.*, Paris 18 : 63-70.

**Zylberberg L.**, **Sire J.Y.** et Nanci A. 1997. Immunodetection of amelogenin-like proteins in the ganoine of experimentally regenerating scales of *Calamoichthys calabaricus*, a primitive actinopterygian fish. *Anat. Rec.*, 249 : 86-95.

#### 1998 & sous presse

Castanet J. 1998. Reproduction par une très vieille vipère à cornes, *Cerastes cerastes* (L.) (Reptilia Viperidae) en captivité. *Bull. Soc. herp. Fr.* (sous presse).

Esteban M., **Castanet J.** et Sanchiz B. 1998. Age and growth inferences on fossil and recent predated remains : a test case using skeletochronology *Can. J. zool.* (sous presse).

Gayet M. et **Meunier F.J.** 1998. Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia : addition and comments. *Ichthyol. explor. Freshwaters* (sous presse).

**Girondot M.** et **Sire J.Y.** 1998. Evolution of the amelogenin gene in toothed and tooth-less vertebrates. *Europ. J. Oral Sci.* 106 (suppl. 1) : 501-508.

Huyseune A. et **Sire J.Y.** 1998. Evolution of patterns and processes in teeth and tooth-related tissues in non-mammalian vertebrates. *Europ. J. Oral Sci.* 106 (suppl.1) : 437-481.

**Kacem A., Meunier F.J.** et Baglinière J.L. 1998. Quantitative study of morphological and histological changes in the skeleton of *Salmo salar* L. (Teleostei : Salmonidae) during its anadromous migration. Preliminary results. *J. Fish Biol.*, (accepté avec corrections).

**Laurin M.** 1998. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I — systematics, middle ear evolution, and jaw suspension. *Ann. Sci. Nat. Zool.* Paris 19 (1) : 1-42.

**Laurin M.** 1998. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part II — vertebral centrum, costal ventilation, and pedomorphosis. *Ann. Sci. Nat. Zool.* Paris (sous presse).

**Laurin M.** 1998. New data on the cranial anatomy of *Lycaenops* (Synapsida, Gorgonopsidae), and reflection on the possible presence of streptostyly in Gorgonopsians. *Journ. Vert. Paleont.* (sous presse).

**Laurin M.** 1998. A reevaluation of the origin of pentadactyly. *Evolution* (sous presse).

**Meunier F.J.** et Gayet M. 1998. Rectification of the nomenclature of the Genus name *Pollia* Meunier et Gayet 1996 (Osteichthyes, Cladistia, Polypteriformes) in *Latinopollia* **nom. nov.** *Cybium* 22 (2) : (sous presse).

**Meunier F.J.,** Keith P. et Le Bail P.-Y. 1998. Conserver les spécificités de l'Ichtyofaune guyanaise. JATBA. (sous presse).

**Quilhac A.** et **Sire J.Y.** 1998. Epidermal-dermal interactions during the restoration of the subepidermal tissues after large superficial wound in the cichlid fish *Hemichromis bimaculatus*. *J. Exp. Zool.* (sous presse).

**Zylberberg L.,** Traub W., **Buffrénil V. de,** **Allizard F.,** Arad S. et Weiner S. 1998. The rostrum of a toothed whale : An ultrastructural study of a very dense bone. *Bone*, (sous presse).

*Articles de synthèse (Livres)*

1997 (suite)

Boujard T., Pascal M., **Meunier J.F.** et Le Bail P.Y. 1997. *Poissons de Guyane. Guide écologique de l'Approuague et de la réserve des Nourages*. INRA éd. Hydrobiologie et Aquaculture, 219 p.

**Meunier F.J.** et Hureau J.C. 1997. L'œuvre ichtyologique de Théodore Monod. in R. Billard et I. Jarry (eds), *Hommage à Théodore Monod, naturaliste d'exception* : pp. 123-136. *Archives Museum national d'Histoire naturelle*, Paris.

Huang Y.S., Rousseau K., Adam G., Vidal B., Le Belle N., Mayer I., **Meunier F.**, Elie P., Marchelidon J. et Dufour S. 1997. Growth and puberty in fish : Investigation on neuroendocrine interactions between somatotropic and gonadotropic axes in the european eel, *Anguilla anguilla*. *Proceed. Intern. Symp.*, « *The reproductive endocrinology and growth physiology of Fish* ». 54-58. National Taiwan Ocean University, Keelung (ed.).

## 1998 &amp; Sous Presse

**Castanet J.**, **Francillon-Vieillot H.**, **Ricqlès A. de** et **Zylberberg L.** The skeletal histology of the Amphibia in *Amphibian Biology* (H. Heatwole Ed.), Vol 6, Suerry Beatty and Sons, Chipping norton, NSW, Australie. (Sous presse).

**Laurin M.** Seymouriamorphs in *Amphibian Biology* (R.L. Carroll and H. Heatwole Edts.), Vol 4, Suerry Beatty and Sons, Chipping norton, NSW, Australie. (Sous presse).

*Articles dans des actes [proceedings] de Congrès*

1997 (suite)

**Ricqlès A. de** 1997. De la paléontologie évolutionniste à la paléontologie phylogénétique : avatars et permanence du Darwinisme, pp. 852-883, in *Pour Darwin* (P. Tort, Direct.) PUF, Paris 1095 p.

*Participations à des Congrès*

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

\* **sur invitation**

1997 (suite)

Bruce R., **Francillon-Vieillot H.** et **Castanet J.** 1997. Size, age and maturity of populations of three desmognathines species from two appalachian mountain

localities. Third World congress of Herpetology, Prague 2-10 août 1997 (poster). Résumé p. 30 in *Herpetology 97 — Abstracts of the third World Congress of Herpetology* (Z. Rocek and S. Hart. Edts.), Prague 252 p.

**Buffrénil V. de et Castanet J.** 1997. Size and age at sexual maturity in male *Varanus niloticus*. Third World congress of Herpetology, Prague 2-10 août 1997 (communication orale). Résumé p. 31 in *Herpetology 97 — Abstracts of the third World Congress of Herpetology* (Z. Rocek and S. Hart. Edts.), Prague 252 p.

**Castanet J., Ricqlès A. de et Abourachid A.** 1997. Expression of growth dynamic in the structures of periosteal bone in birds. Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol UK, 12-17 juillet 1997 (Poster). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 241.

Gayet M., **Meunier F.J.** et Werner Ch. 1997. Polypteriform fin spines from the Cretaceous and Paleocene of Africa and South America : a review. (communication orale) 9th Inter. Cong. European Ichthyologists (CEI9), 24-30 août, Trieste. (Résumé sous presse).

He S. et **Meunier F.J.** 1997. Comparative osteology and phylogeny of the Amphiliidae (Teleostei, Siluriformes) (Communication orale). 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa, 3-8 nov. 1997. (Résumé sous presse).

Horner J.R., Padian K. et **Ricqlès A. de** 1997. Histological analysis of a dinosaur skeleton : evidence of skeletal growth variation. Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol, UK, 12-17 juillet 1997 (Poster). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 266.

Huysseunne A., Van der Heyden C. et **Sire J.Y.** 1997. Development of first generation pharyngeal teeth in the zebrafish (Teleostei, Cyprinidae : *Danio rerio*). Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol, UK, 12-17 juillet 1997 (Poster). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 287.

**Laurin M.** 1997. A new hypothesis for the origin of tetrapods, lissamphibians and amniotes. Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol UK, 12-17 juillet 1997 (communication orale). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 284.

**Laurin M.** et Reisz R.R. 1997. Reevaluation of tetrapod phylogeny (communication orale). 57th annual meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Chicago, USA, 8-11 octobre. Résumé : *J. Vertebr. Paleont.* 17 (3 suppl.) : 57 a.

**Meunier F.J.**, Gayet M. et Fédrigo O. 1997. Comparative morphology of spiny rays sustaining the dorsal finlet in Polypteridae. Application to the determination of species (communication orale). 9th Inter. Cong. European Ichthyologists (CEI9), 24-30 août, Trieste. (Résumé sous presse).

**Meunier F.J.**, Béarez P. et **Francillon-Vieillot H.** 1997. Some morphological and histological aspects of hyperostoses in the Equatorial marine fish *Prionotus*

*stephanophrys* (Teleostei, Triglidae) (communication orale). 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa, 3-8 nov. 1997. (Résumé sous presse).

**Meunier F.J.** et **Francillon-Vieillot H.** 1997. Histological structure of the caudal spine of the Surgeon fish *Ctenochaetus striatus* (Teleostei, Acanthuridae) (communication orale). 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa, 3-8 nov. 1997. (Résumé sous presse).

**Meunier F.J.** et **Zylberberg L.** 1997. The structure of the external layer and of the odontodes of scales in *Latimeria chalumnae* (Sarcopterygii, Actinistia, Coelacanthidae) revisited using transmission electron microscopy (communication orale). 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa, 3-8 nov. 1997. (Résumé sous presse).

Padian K, **Ricqlès A. de** et Horner J.R. 1997. Pterosaur bone histology : growth rates and mechanics. Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol, UK, 12-17 juillet 1997 (communication orale). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 306.

**Quilhac A.** et **Sire J.Y.** Re-epithelialization of large superficial wounds of the skin in the cichlid fish *Hemichromis bimaculatus*. Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol, UK, 12-17 juillet 1997 (Poster). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 311.

**Ricqlès A. de**, Padian K, et Horner J.R. 1997. Comparative biology and the bone histology of extinct tetrapods : what does it tell us ? Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol, UK, 12-17 juillet 1997 (communication orale). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 246.

**Ricqlès A. de**, Horner J.R. et Padian K, 1997. Histological evidences of dinosaur growth patterns. Third World Congress of Herpetology, Prague, 2-10 août 1997 (communication orale). Résumé p. 172 in *Herpetology 97 — Abstracts of the third World Congress of Herpetology* (Z. Rocek and S. Hart. Edts.), Prague 252 p.

Sanchez-Herraiz M.J., Esteban M., **Castanet J.** et Marquez R. 1997. Age, size and advertisement calls in two spanish populations of *Pelodytes punctatus* (Anura). Third World congress of Herpetology, Prague, 2-10 août 1997 (poster). Résumé p. 182 in *Herpetology 97 — Abstracts of the third World Congress of Herpetology* (Z. Rocek and S. Hart. Edts.), Prague 252 p.

**Sire J.Y.** et Huysseune A. 1997. A comparison of the structure and development of teeth and odontodes in armoured catfish (Siluriformes, Callichthyidae). Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol, UK, 12-17 juillet 1997 (Poster). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 324.

**Sire J.Y.**, **Quilhac A.** et Akimenko M.A. 1997. Spatial and temporal expression of sonic hedgehog during scale development and regeneration in the zebrafish.

Fifth International Congress of Vertebrate Morphology Bristol, UK, 12-17 juillet 1997 (Poster). Résumé : *Journ of Morphol.* 232 (3) ICVM-5 Bristol 97 Abstracts p. 324.

Vernet K., **Castanet J.** et Baez M. 1997. Comparison of energetic budget and ecodemographical aspects among three populations of lizards (Genus *Gallotia*) from the Canary Islands. Third World congress of Herpetology, Prague, 2-10 août 1997 (poster). Résumé p. 219 in *Herpetology 97 — Abstracts of the third World Congress of Herpetology* (Z. Rocek and S. Hart. Edts.), Prague 252 p.

**Zylberberg L.**, Bonaventure J., Malet J.-F., Munich A. et Legeai-Malet L. 1997. Premature termination codon in the Ext1 gene is associated to inappropriate production of cartilagenous and bone tissues in the exostosis. (poster) 47th meeting of the american genetic society, Baltimore 28 octobre-1 novembre 1997. Résumé : *Am. J. human Genet.*, 61 : A353.

### *Autres Colloques et Congrès*

#### 1997 (suite)

**Castanet J.** 1997. La reproduction d'une très vieille vipère à cornes (*Cerastes cerastes*). 26<sup>e</sup> congrès Soc. Herpetol. Fr., Saint Poncey (Fr.) 3-6 juillet 1997 (communication orale).

Gayet M. et **Meunier F. J.** 1997. Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia : additions and comments. Intern. Symp. on Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (communication orale), 20-26 juillet 1997, Porto Alegre, Brésil.

Gayet M., **Meunier F. J.** et Werner Ch. 1997. Maastrichtian Polypteriformes of South America and their African affinities. 18th IAS Regional European meeting of Sedimentology, Heidelberg, September 2-4, 1997, « South Atlantic Mesozoic (regional meeting of IGCP project 381) ».

**Ricqlès A. de** 1997. « Pour Darwin », Congrès international, Romainville (Fr) 2-5 septembre 1997 (communication orale).

Sbaihi M., Marchelidon J., Huang Y.S., Vidal B., Quérat B., Mayer I., **Meunier F.**, Fouchereau-Péron M. et Dufour S. 1997. *Conger* and *Anguilla* : A comparative approach for the study of puberty. (poster) 3rd Intern. Symp., Research for Aquaculture : Fundamental and applied aspects., Barcelone, 24-27 août 1997.

### *Commentaires d'ouvrages*

#### 1997 (suite)

**Meunier F.J.** « *Interrelationships of Fish* » by M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti et G.D. Johnson, Acad. Press, USA, 1996, 246 p., in *Cybium*, 1997, 21 (2) : 134.

**Meunier F.J.** « *Fish Morphology. Horizon of new research* » by Datta Munshi J.S. et Dutta H.M., Science Publishers Inc., Lebanon, USA, 1996, 300 p., in *Cybium*, 1997, 21 (2) : 142.

**Meunier F.J.** et M. Gayet « *Interrelationships of Fish* » by M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti et G.D. Johnson, Acad. Press, USA, 1996, 246 p., in *Geobios*, 1997, 30 (3) : 446.

### 1998 & sous-presse

**Meunier F.J.** « *La vie dans les mers* » par P. Geistdoerfer, Collection « Que sais-je », PUF. éd., 1997, 128 p. in *Cybium*, 1998 22 (1) : 30.

**Meunier F.J.** « *The biology and culture of Catfishes. La biologie et l'élevage des Poisons-chats* » par M. Legendre et J-P. Proteau, in *Aquat. Liv. Resour.*, 1996, 9 hors série, 235 p., in *Cybium*, 1998 22 (1) : 48.

### *Diffusion et valorisation des connaissances*

#### 1997 (suite)

**Ricqlès A. de** 1997. La parenté Arthropodes-Vertébrés pp. 260-261 in *Encyclopédie AXIS*, Hachette, Paris.

**Ricqlès A. de** 1997. Travaux de la Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme. *Annuaire du Collège de France* (1996-97) : 555-581.

**Ricqlès A. de** 1997. Participation à « La leçon inaugurale de l'an 2000 » (Émission TV de Canal +, septembre 1997).

**Ricqlès A. de** 1997. « Le vol animal » (Émission radio de France Culture, 17 décembre 1997).

### 1998 & Sous-presse

**Meunier F.J.**, 1998. Ricardo Rojas-Beltran (1943-1997). *Cybium*, 22 : 3-4.

**Ricqlès A. de**, 1998. Conférence : « L'Évolution : crise de la Biodiversité et survie de l'Humanité » in *Où va la Science ? Cycle de conférences de Science-Po formation*, IEPP, Paris. (12 mars 1998).

**Ricqlès A. de**, 1998. L'origine des oiseaux : nouvelles découvertes (Interview pour Radio Québec, 25 mars 1998).

**Ricqlès A. de**, 1998. Les embryons de dinosaures du Portugal in *Universalis* 1998 p.

**Ricqlès A. de**, 1998. Participation à « Comment vivaient les dinosaures ? » (Émission de TV Planète/ Canal satellite, 6 mai 1998).



## ANNEXES

## 1) Visiteurs français et étrangers dans le cadre du GEPS

1998

**Eklo Margaret.** Université de Liverpool. Recherches sur l'écodémographie du lézard *G. gallotia*, lacertidé endémique de Ténériffe (Canaries).

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

1997

**Pr Kevin Padian** (Department of integrated Biology and Museum of Paleontology, Université de Californie à Berkeley), juillet 1997 (mise au point de communications).

**Pr Dennis Carter** (Dept. of biomechanical Engineering and Orthopaedics, Université de Stanford, Californie), septembre 1997 (exploration de sujets d'intérêt commun et 2 conférences).

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

**Dr Marie André Akimenko** (Université d'Ottawa, Canada). Expression des gènes *Msx* au cours du développement des dents et des écailles de *Danio*.

**Pr Antonio Nanci** (Université de Montréal, Canada), immunohistochimie des protéines de l'émail.

1998 (avant le 30 Juin)

**Pr Kevin Padian** (Department of integrated Biology and Museum of Paleontology, Université de Californie à Berkeley), mars 1998, histologie osseuse des ptérosaures.

## 3) Missions

1997 (suite)

**M. Laurin, A. Quilhac, A. de Ricqlès, J.Y. Sire.** Bristol (UK) Participation au 5<sup>e</sup> Congrès international de Morphologie des Vertébrés, 12-17 juillet.

**V. de Buffrénil, J. Castanet, M. Girondot, A. de Ricqlès.** Prague (Ck). participation au 3<sup>e</sup> Congrès Mondial d'Herpétologie, 2-10 août.

**Fr. Meunier.** Trieste (I). Participation au 9<sup>e</sup> Internatl. Congress European Ichthyologists (CEI9), 24-30 août.

**Fr. Meunier.** Nouméa (Nouvelle Calédonie). Participation à la 5<sup>e</sup> Indo-Pacific fish Conference, 3-8 novembre.

**J.Y. Sire.** Ottawa, Canada. Mission de 2 semaines au Loeb Research Institute, dans l'équipe du Dr M.A. Akimenko.

**J.Y. Sire.** Gand, Belgique. Deux missions d'une semaine dans l'équipe du Pr A. Huysseune.

#### 1998 (avant le 30 juin)

**J.Y. Sire.** Gand, Belgique. Deux missions d'une semaine dans l'équipe du Pr A. Huysseune.

#### 4) Directions de thèses

**Quilhac Alexandra.** (Bourse MRT). Étude des interactions épidermo-dermiques lors de la régénération des écailles. Direction **J.Y. Sire**. Soutenance décembre 1997. Mention très honorable, félicitations du jury.

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

#### 5) Liste des étudiants en stage de formation initiale

##### DEUG

1997 : **Leuridan Aurélie** (tuteur **J.Y. Sire**)

##### Licence et Maîtrise

1997 : **Tournillon Sophie** (tuteur **J. Castanet**, Coll. G. Naulleau et X. Bonnet). Licence Sc. nat. Paris VI. Étude des structures d'âge chez deux populations de serpents, *Elaphe longissima* et *Coluber viridiflavus* du Sud-ouest de la France.

**Turteflam Julie** (tuteur **J. Castanet**, Coll. A. Hash et R. Bruce). Licence Sc. nat. Paris VI. Traits d'histoire de vie chez *Plethodon jordani* (Urodèle, Plethodontidés) des montagnes Appalaches, USA.

##### Mémoire de DEA

1998 : **Delgado Sidney** (tuteur **M. Girondot**). DEA Biodiversité : génétique, histoire et mécanismes de l'Évolution. Caractérisation du gène de l'amélogénine chez deux espèces de lézards, aspects phylogénétiques et fonctionnels.