

Biologie historique et Évolutionnisme

M. Armand DE RICQLÈS, professeur

ENSEIGNEMENTS

1/ Au titre du Collège de France

1/a Cours :

La conquête du milieu aérien par le monde animal

Les vendredis 8, 15, 22 et 29 janvier, 5 et 19 février 1999 (12 heures).

(NB : Seule l'introduction du cours sera explicitée dans le présent document)

Le milieu aérien offre des caractéristiques physiques très différentes de celles du milieu aquatique où la vie se serait d'abord développée sur notre planète, où elle présente encore la plus grande biodiversité et qui constitue donc probablement la condition écologique plésiomorphe. Entre ces deux fluides que sont l'air et l'eau, les différences de densité (1/1025), de viscosité (1/95), de disponibilité en oxygène (120/6 ml/l), de vitesse de diffusion de l'oxygène (350 000/1), etc. sont telles que le passage direct d'un milieu à l'autre pour les êtres vivants ne paraît pas aisé.

De même, les milieux terrestres (surface du sol et milieux assimilés...) offrent des conditions physiques sans communes mesures avec le milieu aérien et la transition entre organismes terrestres et aériens semble présenter, elle aussi, une formidable difficulté. *Comment se sustenter dans l'air ?* la « conquête » du milieu aérien implique le *vol animal* et pour l'évolutionniste le problème des *origines* de ce mode de locomotion.

Les lois physiques constituent le cadre rigide auquel tout système volant, qu'il s'agisse d'un animal ou d'une machine volante artificielle, est soumis. Tout organisme volant devra donc assurer les trois fonctions élémentaires nécessaires au vol : *sustentation*, *propulsion* et *régulation* (ou *équilibration*) au moyen d'organes appropriés. Seules, quelques rares lignées d'organismes se sont révélées capables de relever pleinement ce défi en trois milliards cinq cents millions d'années d'évolution.

En effet, je n'ai pas considéré ici comme « organismes volants » les innombrables êtres microscopiques (bactéries, spores, pollens...) dont la masse et la taille sont si minimes (de $0,01\ \mu\text{m}$: virus... à $100\ \mu\text{m}$: pollens...) qu'ils sont passivement entraînés dans le milieu aérien et peuvent s'y maintenir, en parcourant des distances parfois considérables grâce aux vents. On n'envisagera donc comme véritables « organismes volants » que des animaux d'une certaine masse et dimension (sup. à 1 mm) et capables de réaliser, au moins de façon marginale, les trois fonctions élémentaires dont la combinaison permet une véritable locomotion aérienne, plus ou moins active et volontaire.

Ce cours se voudrait un très modeste hommage à l'œuvre de trois Professeurs du Collège de France qui ont joué tour à tour un rôle éminent dans les études pionnières concernant la locomotion animale en général et le vol animal en particulier. D'abord, il s'agit de l'illustre *Étienne-Jules Marey* qui occupa dans cette Maison une Chaire intitulée « *Histoire naturelle des corps organisés* » de 1869 à 1904. Marey fut un pionnier de l'analyse cinématique, en particulier celle des mouvements locomoteurs, grâce à l'invention de son célèbre « fusil chronographique » (il était grand chasseur !) et à de nombreux autres dispositifs expérimentaux. Il fut ainsi l'un des premiers à réaliser une analyse précise du vol battu chez divers oiseaux et son souvenir reste attaché aux débuts du cinéma scientifique et de l'analyse aérodynamique, dans le contexte historique des balbutiements de l'aéronautique et des premiers envols de « plus lourds que l'air ».

Ensuite *Antoine Magnan*, titulaire de 1929 à 1938 d'une Chaire de « *Mécanique animale appliquée à l'aviation* », une tentative d'expansion d'une partie du programme de Marey. Pour des raisons qui se dévoileront dans la suite du cours, l'intitulé de cette Chaire résonnait déjà étrangement dans la période de l'entre-deux-guerres : de fait il aurait été beaucoup plus approprié à la fin du XIX^e siècle, à l'époque de Marey. Quoi qu'il en soit, ceci n'enlève rien à l'intérêt des travaux de Magnan qui réalisa au cours des années trente de superbes films analysant le vol de divers insectes, par exemple de Zygoptères (Odonates) : Magnan et Bull 1934.

Enfin *Étienne Oemichen* titulaire au Collège de France d'une Chaire « *d'Aérolocomotion mécanique et biologique* » de 1939 à 1955. Ici encore, l'intitulé de la Chaire peut apparaître comme curieusement déphasé dans le temps car à l'époque de la seconde guerre mondiale, et surtout après celle-ci, il y avait déjà bien longtemps qu'une divergence complète était intervenue, sur des bases aussi bien théoriques que pratiques et institutionnelles, entre les réalisations aéronautiques d'une part et l'étude du vol animal, d'autre part. Cependant ces rapprochements peuvent se comprendre, s'agissant d'Oemichen. Celui-ci a été en effet un des pères des « voilures tournantes » (hélicoptères, etc.) avec lesquels certains aspects du vol animal montrent des analogies. Oemichen a beaucoup étudié expérimentalement ce type de machines et les conditions de leur stabilité. A Valentigney, il expérimenta dans l'entre-deux-guerres une série d'engins à rotor : les « hélicostats ». Allégés par un ballon, ils permettaient d'étudier précisément les para-

mètres de portance et de stabilité d'une « voilure tournante » dans d'assez bonnes conditions de sécurité.

A la suite de ce rappel, j'ai cru devoir faire part de quelques réflexions d'ordre institutionnel. Il est intéressant de constater que le Collège de France a consacré trois Chaires presque successives à divers aspects de la biomécanique locomotrice animale, et notamment au vol animal, mais il est clair que cette orientation n'a pratiquement pas été suivie dans nos Universités. Actuellement, les recherches fondamentales et comparatives en locomotion animale sont pratiquement réduites, dans notre pays, à un nombre minime de modestes équipes sans grands moyens expérimentaux, alors qu'elles ont pris un développement considérable dans certaines Universités des grands pays scientifiques : Allemagne, Japon, Grande-Bretagne, États-Unis... C'est que dans ces pays, l'institution universitaire ne s'est jamais dessaisie de disciplines comme la mécanique, l'ingénierie, l'aérodynamique et s'est dotée des moyens lourds indispensables aux études théoriques et expérimentales ainsi qu'à l'enseignement dans tous ces domaines : l'étude de la biomécanique locomotrice animale a pu en bénéficier largement.

Dans notre pays, l'organisation de la recherche dans ces disciplines s'est structurée selon la procédure toute différente qui nous est traditionnelle. Dès qu'elles ont été perçues comme constituant des « enjeux stratégiques » — en termes de puissance — par les Pouvoirs publics, l'Université en a été pratiquement dessaisie, au profit de Grandes Écoles et d'autres Institutions techniques spécialisées et plus ou moins directement liées au monde industriel. Si le résultat pratique du « système à la française » n'a pas été mauvais, avec des Établissements très performants et prestigieux (École Nationale Supérieure d'Aéronautique, ONERA, etc.), un de ses effets pervers est que certains aspects moins directement applicables des recherches sont tombés — ou restés — en friches, faute d'un support universitaire adéquat : c'est le cas du vol animal et de la locomotion animale en général, envisagée dans ses aspects comparatifs et évolutifs.

La situation a été aggravée du fait que la biomécanique locomotrice est une science intégrée — et à forte vocation intégrative — qui traite de l'organisme entier, de préférence en situation naturelle, avec des interfaces multiples vers tous les aspects écophysiologicals, écoéthologiques, morphofonctionnels et évolutifs globaux. Il s'agit donc d'orientations volontiers transdisciplinaires et en apparence peu compatibles avec une certaine vision fondamentalement réductionniste traditionnelle de la biologie française, d'où leur quasi absence dans les programmes et cursus universitaires.

Ce n'est que tout récemment qu'un certain regain d'intérêt vers ces domaines se manifeste : la réalisation — d'actualité — de « drones » d'observation sans pilote et les problèmes connexes du vol à faible nombre de Reynolds (machines lentes de petite taille) mettent en avant l'intérêt de la « bionique », approche qui extrapole et transpose au domaine technologique les réalisations biologiques naturelles.

Sans insister davantage sur ces aspects d'histoire et de sociologie de la recherche (sciences dominantes et dominées...), j'ai voulu au moins suggérer qu'il y aurait toute une étude historique et critique à mener pour mieux comprendre la situation désormais relativement dérisoire, dans notre pays, de disciplines intéressantes, nées largement dans cette Maison il y a plus d'un siècle autour de Jules Marey — et si possible d'y remédier.

A priori, deux grandes solutions au problème du vol sont possibles : le « plus léger que l'air » et le « plus lourd que l'air », toutes deux explorées par les technologies humaines. La première solution, aérostatique, est celle des ballons utilisant la poussée d'Archimède. Cette solution est « gratuite » en termes énergétiques, de même qu'un navire n'a pas à dépenser d'énergie pour flotter. La seconde solution, aérodynamique, utilise le mouvement d'une surface portante relativement à l'air ambiant pour créer une résultante maintenant l'organisme (ou la machine) dans l'air : en dernière analyse, il y a toujours accélération d'un flux d'air au prix d'une dépense d'énergie.

Bien que de nombreux animaux volants possèdent des dispositifs auxiliaires réalisant un allègement structural, voire même un modeste allègement aérostatique (du fait de la différence de densité entre l'air chaud contenu dans des cavités corporelles internes et l'air extérieur plus froid), il est patent que la solution aérostatique n'a pas été retenue dans la nature : on ne connaît pas d'animal suspendu en l'air sous quelque organe rempli d'hélium ou d'hydrogène !

C'est donc la solution apparemment la plus « onéreuse » en termes énergétiques, celle du « plus lourd que l'air » qui s'est développée — assez parcimonieusement — dans le monde animal. En effet, à quelques exceptions marginales près dont il sera question, seuls deux grands phyla, les insectes et les vertébrés, sont parvenus à une maîtrise complète du milieu aérien. Ces deux groupes d'organismes sont d'ailleurs souvent considérés comme les représentants les plus évolués de deux grands rameaux divergents du monde des métazoaires : respectivement les Protostomiens et les Deutérostomiens.

Dans un cas comme dans l'autre, les contraintes du milieu aérien ont exigé la différenciation, au cours de l'évolution, d'organes très spécialisés dont les plus évidents sont les ailes battantes. Si l'on compare insectes et oiseaux, leurs ailes, en tant que structures spécialisées adaptées au vol, ont pu passer pour l'exemple type de ce que l'on appelle des organes *analogues*. Il est clair, en effet, que si dans les deux cas l'aile remplit les mêmes fonctions, sa structure, son organisation anatomique et son origine embryologique sont tout à fait différentes dans l'un et l'autre groupe : ailes d'insectes et d'oiseaux ne sont *pas* des organes *homologues*.

Cette opposition classique — et qui demeure bien fondée aux niveaux anatomique et tissulaire — a été toutefois tempérée récemment par les découvertes surprenantes de la génétique moléculaire du développement. On a en effet montré que ce sont des gènes homologues qui contrôlent la mise en place des axes antéro-postérieurs et dorso-ventraux aussi bien dans les appendices des insectes

que dans les membres des vertébrés. Ceci ne change rien au fait que, d'un point de vue morphologique, ailes des insectes et des oiseaux ne soient que des organes analogues (mêmes fonctions) et non homologues (structures différentes), mais ces découvertes, et d'autres du même ordre, jettent une lumière inattendue sur les homologies profondes et jusque-là insoupçonnées existant au niveau moléculaire entre les génomes des proto- et des deutérostomiens.

Mais comment les organes du vol ont-ils bien pu se différencier au cours de l'évolution ? Intuitivement, l'aptitude d'un animal au vol semble se manifester comme « un tout ou rien » et il n'est pas facile, à considérer les structures très efficaces et hautement spécialisées qui permettent aujourd'hui aux oiseaux, aux chauves-souris ou aux insectes leurs magnifiques performances aériennes d'imaginer comment ces organismes ne sont que le résultat du hasard et de la sélection, et pourtant...

Deux ordres de considérations aident à éluder cette difficulté apparente.

1 / Le vol animal n'est pas un « tout ou rien »

La nature actuelle (synchronie) nous offre encore de multiples exemples d'une aptitude au vol plus ou moins incomplète et limitée, et ceci chez des animaux assez divers. La comparaison de ces différents cas permet d'imaginer de façon plausible comment, à partir d'une aptitude marginale au vol, celui-ci a pu se développer et se perfectionner de façon progressive, jusqu'au vol très performant dont sont capables les oiseaux et chauves-souris, par exemple. Si l'on replace ces comparaisons statiques entre organismes volants actuels dans un contexte historique, évolutionniste, (diachronie) on peut alors élaborer des « scénarios évolutifs » dans lesquels les divers « cas » concrets observés sont mis à la suite les uns des autres pour illustrer une dynamique de transformation progressive. Le « moteur » de ces transformations évolutives est la sélection naturelle, suscitant et contrôlant à la fois chacune des étapes du processus évolutif dans un contexte environnemental précis. De tels « scénarios » fonctionnels à vocation explicative sont évidemment fort utiles pour essayer d'imaginer, ou de reconstituer, ce qui a pu se passer, mais ils sont difficilement testables.

Pour illustrer ceci j'ai d'abord rappelé quelques modalités du vol animal. On distingue trois grandes catégories de situations : *vol parachutal*, *vol plané* et *vol battu*. Les deux premières modalités sont dites « passives ». Pour voler, l'animal se laisse tomber à partir d'un support élevé (arbres par exemple) et la hauteur de chute va fournir l'énergie potentielle utilisée pour voler. Du fait de la pesanteur, l'énergie potentielle (altitude de départ) est transformée en énergie cinétique (vitesse de chute). A son tour, cette vitesse va permettre la création de forces aérodynamiques (portance et traînée) équilibrant le poids de l'animal et permettant la sustentation.

Dans le vol parachutal, la surface portante crée surtout de la traînée : la chute est freinée. En l'absence de tout courant atmosphérique (vents), la chute est

subverticale et la distance verticale parcourue est supérieure ou au moins égale à la distance horizontale susceptible d'être parcourue pendant la chute (distance au sol depuis le support). Comme exemples de vol parachutal, j'ai cité les « grenouilles volantes » (Genre *Racophorus* du Sud-est asiatique) dont la palmure hypertrophiée entre les doigts et les orteils constitue une surface portante. Des mêmes régions, les « serpents volants » (Genre *Chrysopelea* et *Dendrophis*) aplatissent leurs corps au point de constituer une surface portante freinant leur chute. Un peu plus « performants » les « lézards volants » (Genre *Draco*), toujours du Sud-est asiatique, différencient un « parachute » repliable formé par quelques côtes spécialisées tendant une membrane cutanée sur les flancs. Il est remarquable et significatif que ces diverses adaptations aient évolué de façon itérative dans ces lignées indépendantes d'organismes arboricoles.

Dans le vol plané, la vitesse de déplacement par rapport à l'air (indispensable pour créer de la portance) est encore acquise, comme dans le vol parachutal, par une perte d'altitude (transformation d'énergie potentielle en énergie cinétique) mais la surface portante est généralement beaucoup plus complexe (on peut véritablement parler d'ailes) et va permettre la création d'une portance supérieure à la traînée. Dans ces conditions, l'animal peut parcourir en planant une distance horizontale beaucoup plus grande que son altitude de départ. Le rapport portance/traînée détermine ce que l'on appelle la **finesse** du planeur, qui est une mesure de son efficacité aérodynamique. Les meilleurs oiseaux voiliers (grands oiseaux marins tels que les albatros) ont une finesse de 24 ce qui signifie qu'en plané ils parcourent horizontalement 24 mètres pour une perte d'altitude d'un mètre (les planeurs de performance modernes sont aérodynamiquement encore beaucoup plus efficaces, avec des finesse avoisinant 50).

Une conséquence de l'efficacité aérodynamique des planeurs est leur aptitude à utiliser l'énergie atmosphérique (vents, ascendances...) pour maintenir indéfiniment leur vol et parcourir économiquement des distances considérables. Cette circonstance est particulièrement favorable pour les très grands oiseaux qui, du simple fait de leur taille disposent de moins de « carburant embarqué » (métabolites) et de puissance, relativement à leur poids, que les organismes de plus petite taille. Le vol plané est donc pour eux un appoint considérable. Les animaux pratiquant diverses modalités de vol plané sont très nombreux : grands insectes (papillons, libellules), très nombreux oiseaux, chauve souris, « écureuils volants », phalangers (marsupiaux volants). Tandis que ces derniers, pourvus d'un simple repli cutané (ou patagium) entre membres antérieurs et postérieurs ne sont que d'assez médiocres planeurs, à la limite du vol parachutal, d'autres (oiseaux marins en particulier) ont développé d'excellentes aptitudes au plané. On note que ces différences de performances sont corrélées à la morphologie de la surface portante. Toutes choses égales par ailleurs, on démontre en effet que les ailes dites à grand allongement des oiseaux bons voiliers (ailes très allongées en envergure mais étroites) sont aérodynamiquement plus efficaces que des ailes courtes mais pro-

fondes (à faible allongement). Toutefois, la sélection naturelle ne favorise pas la solution « à grand allongement » dans tous les cas. Pour chaque type de milieu et de mode de vie, il existe en effet un « compromis opportuniste » entre exigences contradictoires : ainsi l'aile à grand allongement sera relativement plus lourde, plus encombrante et génératrice de moins de maniabilité. Il est donc clair qu'elle sera mieux adaptée aux environnements océaniques ouverts qu'à la vie en sous-bois, par exemple.

Le vol battu, enfin, permet d'utiliser la surface portante non seulement pour créer la sustentation mais aussi pour assurer la propulsion. Le vol complet, autonome, est alors possible : c'est l'équivalent du vol motorisé des avions. L'animal est capable d'accélérer et de créer ainsi une portance alaire (fonction de la vitesse) sans perte d'altitude, et de prendre de l'altitude sans rien devoir aux ascendances atmosphériques. Les mouvements cycliques de l'aile lors du vol battu accélèrent un flux d'air vers l'arrière, assurant par réaction la progression horizontale. L'analogie mécanique de l'aile battante animale n'est pas l'aile fixe de l'avion mais bien le rotor de l'hélicoptère qui combine comme elle les fonctions de sustentation et de propulsion. Le vol battu nécessite évidemment une dépense énergétique importante. Si le « moteur » disponible demeure la fibre musculaire contractile, celle-ci doit être associée, chez les animaux pratiquant le vol battu intensif, à toute une série d'adaptations touchant aux systèmes de transport, de distribution et d'utilisation optimale du « carburant » (glucides) et du comburant (O_2). C'est ainsi que l'on note, chez les oiseaux par exemple, toute une série de spécialisations touchant au métabolisme, à l'anatomie et à la physiologie des appareils respiratoire et circulatoire qui semblent associées au vol battu. Toutefois, que ces spécialisations constituent une « adaptation » à ce type de vol, comme on le pense intuitivement, ou que leur signification réelle soit très différente est une toute autre question, qui sera abordée l'année prochaine. Finalement, peu de lignées animales ont réalisé le vol battu : les insectes, et chez les vertébrés les oiseaux et parmi les mammifères les seules chauves-souris (Chiroptères). Parmi les formes de vertébrés entièrement fossiles, il faut aussi compter les ptérosaures du mésozoïque. Toutefois, l'immensité du nombre des espèces appartenant à ces groupes d'organismes volants (les insectes ailés (ptérygotes) représentent à eux seuls plus de biodiversité spécifique que le reste du monde animal) témoigne sans aucun doute de l'efficacité du vol en tant que moyen de locomotion et de dispersion, ouvrant aux organismes volants des « niches écologiques » aussi diverses qu'innombrables.

Ce tour d'horizon suffit à démontrer qu'il existe des modalités multiples d'adaptations au milieu aérien qui autorisent l'existence d'aptitudes très marginales au vol, à côté d'autres cas où la maîtrise du vol est beaucoup plus complète. Pour l'évolutionniste, l'existence, encore dans la nature actuelle, de cette série de « solutions » plus ou moins partielles tempère l'apparente difficulté à comprendre la « conquête de l'air » par le monde animal au cours des temps géologiques.

2 / *Le facteur taille et l'effet d'échelle*

Les grands oiseaux volants actuels (pélicans, cygnes) et plus encore certains grands ptérosaures du Mésozoïque sont des organismes étonnants, sans doute proches des limites supérieures de taille possibles pour des animaux volants. Compte tenu des caractéristiques communes aux « matériaux biologiques » disponibles (performances des fibres musculaires, résistance des os, tendons et ligaments...) et des contraintes biomécaniques, physiologiques et métaboliques diverses, on a estimé que les limites supérieures pour un vertébré capable de vol battu étaient proches de 20 kg. Cygnes et pélicans atteignent déjà 12 kg. Si l'on tente de réfléchir à l'apparition du vol animal par référence à des organismes de cette masse, le problème paraît insoluble. Toutefois, les conditions et possibilités changent entièrement quand on considère des organismes de beaucoup plus petite taille.

D'abord, on démontre que, toutes choses égales par ailleurs, un très petit organisme dispose de beaucoup plus de puissance musculaire, relativement à son poids, qu'un organisme plus gros. Ainsi, les insectes et les petits oiseaux disposent d'une excellente « motorisation », autrement dit d'un rapport poids/puissance très favorable. C'est ce qui explique que seuls, parmi les oiseaux, les minuscules colibris soient capables de pratiquer couramment un véritable vol stationnaire, qui est le plus coûteux énergétiquement. Il est d'ailleurs remarquable de constater à quel point leurs « stratégies » convergent avec celles des papillons sphingides (endothermie cyclique, vol rapide permettant une exploitation intensive des ressources de l'environnement, forte consommation énergétique, ravitaillement en vol stationnaire à partir du nectar floral, ...). Dès que la masse augmente, la diminution relative de la puissance va limiter les performances : le pigeon est encore capable de décoller d'un bond et d'accélérer en montant sous une forte pente mais il ne peut maintenir le vol stationnaire. Quant au cygne, il doit procéder à un laborieux décollage, en accélérant progressivement à l'horizontale à la surface de l'eau, jusqu'à ce que sa vitesse soit suffisante pour produire assez de portance...

Il est donc clair que, d'un point de vue énergétique, la transition évolutive vers le vol battu est beaucoup plus facile à concevoir pour un très petit organisme, l'évolution vers les grandes tailles ne pouvant intervenir qu'ultérieurement.

Ensuite, les conditions aérodynamiques du vol sont beaucoup plus faciles à réaliser pour un très petit organisme. Ceci découle des lois de similitudes qui régissent la dynamique des fluides (nombre de Reynolds, ...) où la taille de l'objet en déplacement dans un fluide intervient comme un paramètre important dans les équations.

En bref, on peut dire qu'aux faibles vitesses et pour les tailles des grands oiseaux les conditions aérodynamiques de vol sont dominées par l'inertie, tandis que pour les tailles des petits insectes, elles le sont par la viscosité. Du fait de sa seule taille, un très petit animal volant dans l'air se trouve donc dans une situation

très favorable, mais difficile à se représenter à notre échelle. Il en découle aussi que pour un très petit organisme volant l'état de surface et le profilage aérodynamique n'ont pratiquement aucune importance alors que cette importance est déjà considérable pour un oiseau de taille moyenne.

Pour toutes ces raisons et d'autres, la transition évolutive vers le milieu aérien ne représente pas, pour des organismes assez petits, la difficulté en apparence insurmontable qu'elle oppose aux organismes de plus grande taille. Il paraît donc logique de considérer que les étapes évolutives de transition vers le vol correspondent à des organismes de taille modeste.

(Plan de la suite du cours) :

Première partie : généralités et organismes actuels.

1/ Les caractéristiques des surfaces portantes (définitions et rappels) : envergure, profondeur, profil, bord d'attaque, bord de fuite, extrados, intrados, allongement, effilement, charge alaire...

2/ Ce qui se passe sur le profil (notions) : dépression et surpression statiques, couche limite, décollement, tourbillon de bord de fuite, tourbillon marginal, traînée induite, circulation.

3/ Conditions d'équilibre du plané (notions) : portance, traînée, finesse, angle de plané. Rôle de l'angle d'incidence et de ses variations, décrochage, diagramme polaire, facteur de charge et décrochage dynamique.

4/ Adaptations morphologiques aux conditions de vol ; de quelques analogies entre organismes volants et machines... et leurs limites de validité...

Rôle de l'allongement, géométries variables, hypersustentateurs, fentes multiples, aérofreins...

5/ Les types de vol et leur réalisation chez les organismes actuels : vol parachutal et vol plané. Pour le vol parachutal, j'ai développé et illustré, entre autres exemples, le cas du Gekko *Ptychozoon* de Malaisie en suggérant que sa surface portante pourrait dériver d'expansions tégumentaires telles que connues chez *Uroplatus* de Madagascar, où elles jouent un rôle de camouflage par suppression de l'ombre portée. Ce « scénario » correspond à la notion d'*exaptation* (glissement de fonction d'une structure préexistante). Diverses « réalisations » naturelles spectaculaires par les structures et les performances (Céphalopodes : *Symplectoteuthis* ; Téléostéens : au moins 5 lignées distinctes de « poissons volants », dont *Pantodon* avec vessie gazeuse fonctionnant comme un poumon et os pneumatés ; Mammifères : outre les chiroptères, au moins 4 lignées distinctes réalisant le vol parachutal ou plané ; Oiseaux : stratégies de plané opposées chez vautours et albatros, etc.) ont été illustrées et discutées.

6/ Le vol battu, la théorie des vortex, la courbe de puissance, le rapport poids/puissance et ses variations. Conséquences écophysiologiques chez les Oiseaux et les Chiroptères.

En conclusion de cette première partie, j'ai présenté de façon assez détaillée les travaux de l'écophysiologiste B. Mc Nab sur les vampires, chauves-souris sanguivores du Brésil, permettant d'évaluer quantitativement les différents postes du « budget énergétique » d'un organisme volant en situation dans son environnement, en particulier le « coût de la locomotion ».

Deuxième partie : Aspects phylogénétiques et évolutifs ; les organismes volants fossiles.

Afin de ne pas limiter complètement les exposés aux vertébrés, j'ai d'abord donné quelques « clés » simples permettant de « circuler » facilement au sein de la vaste classification des insectes pterygotes, tout en montrant en quoi cette approche n'était pas phylogénétique.

De même, pour « fixer les idées », j'ai abordé ensuite la structure systématique du groupe des Amniotes telle qu'elle était traditionnellement envisagée dans le cadre de la « Nouvelle systématique » évolutionniste. Ceci permettra, par contraste, de présenter fructueusement ensuite l'analyse phylogénétique du groupe, telle qu'elle est actuellement comprise, et d'y situer les divers phyla ayant développé des adaptations au vol (Ptérosaures ; Dinosaures et problème de l'origine des oiseaux, etc.).

Cette approche sera poursuivie l'année prochaine.

1/b **Séminaire :** (10 heures). *Le problème des Conodontes et l'origine des Vertébrés*

Il Vendredi 26 février 1999 : *Introduction — Qu'est-ce que les Conodontes ? Théories d'origine et découvertes récentes sur les premiers vertébrés et formes apparentées* avec le Dr. **Philippe Janvier**, Directeur de recherches au CNRS, Directeur de l'UMR CNRS 8569 (Muséum National d'Histoire Naturelle).

Cette première séance visait à introduire la problématique du Séminaire et à situer historiquement le débat sur les Conodontes. Ces microfossiles mystérieux ont fait depuis 150 ans l'objet d'interprétations aussi diverses que spéculatives quant à leur signification biologique et à leur situation systématique, ce qui n'a pas empêché de les utiliser comme d'excellents indicateurs stratigraphiques pour le Paléozoïque. Leur réinterprétation récente (voir ci-dessous) modifie largement les conceptions et débats traditionnels sur l'origine des vertébrés et de leurs tissus squelettiques caractéristiques.

On a présenté les vertébrés actuels considérés comme les plus plésiomorphes (Lamproies et Myxines, traditionnellement réunis en « Cyclostomes ») ainsi que les rares données paléontologiques concernant ces groupes, témoignant de leur remarquable stabilité, depuis le Carbonifère au moins. Par opposition à ces « Agnathes » actuels, les plus anciens vertébrés indubitables étaient des organismes du Paléozoïque inférieur très variés, également sans mâchoires mobiles, mais possédant en général un squelette dermique très développé (d'où le terme collectif d'« Ostracodermes »). On a présenté de façon critique et discuté l'histoire

des interprétations anatomiques successives de ces premiers vertébrés et surtout celle des multiples conceptions phylogénétiques successivement proposées.

II/ Vendredi 6 mars 1999 : *Événements critiques, caractères discutables et affinités des Conodontes* avec le Dr. **Philip Donoghue**, Department of Geology, University of Leicester, UK. Depuis une vingtaine d'années, la situation a été entièrement renouvelée par la découverte de « l'animal (porteur de) conodonte(s) », dont les caractères imposent d'en faire un chordé, peut-être même un véritable vertébré. A cet égard, les études morphologiques et histologiques récentes ont entraîné désormais un certain consensus en faveur de cette dernière interprétation. Il n'en demeure pas moins que la position précise des Conodontes sur le cladogramme demeure largement indécise, compte tenu du petit nombre d'état de caractères pouvant être utilisés avec rigueur et de l'incertitude portant sur beaucoup d'autres. Quoi qu'il en soit, les techniques d'études modernes (reconstructions informatiques tridimensionnelles, etc.) ont permis un extraordinaire bond en avant dans la connaissance anatomique et la compréhension fonctionnelle de « l'appareil prédateur » minéralisé localisé dans la région oralo-pharyngienne de « l'animal conodonte ».

III/ Vendredi 12 mars 1999 : *Les cinquante premiers millions d'années des « poissons »* avec le Dr. **Ivan Sansom**, Department of Earth Sciences, University of Birmingham, UK. Les travaux récents entrepris dans les gisements classiques des « Grès de Harding » près de Canyon City (Colorado) et leurs équivalents ont été présentés en détail. Une première analyse des microrestes nouveaux de vertébrés révèle que dès l'Ordovicien moyen, outre de nombreux Conodontes et « Agnathes » variés, divers groupes de Gnathostomes (vertébrés pourvus de mâchoires mobiles) s'étaient déjà différenciés. Une certaine homogénéité morphologique superficielle de microrestes en forme de denticules peut masquer une grande diversité histologique témoignant de l'existence probable, dès l'Ordovicien moyen, de groupes de Gnathostomes tels qu'Acanthodiens, Chondrichthyens ou Placodermes. Une première radiation de vertébrés à mâchoires est donc suggérée dès l'Ordovicien, les premiers vertébrés pouvant eux-même s'être différenciés dès le Cambrien supérieur. Toutefois, certains microrestes phosphatiques du Cambrien parfois attribués à des Vertébrés n'en proviennent certainement pas.

IV/ Vendredi 19 mars 1999 : *La diversité squelettique à l'origine des Vertébrés : problèmes posés et dogmes remis en cause* avec le Professeur **Moya M. Smith**, King's College, London and Dental Institute, Guy's Hospital, Londres, UK.

Une synthèse des informations nouvelles concernant les tissus minéralisés des premiers vertébrés (où l'on inclut ici les Conodontes) suggère une remise en cause des données classiques qui postulent une préséance géologique et morphogénétique du dermosquelette extra oral, par rapport aux autres constituants squelettiques (dents orales, endosquelette).

Les dents « vraies » sont limitées à la région bucco-branchiale des vertébrés. Elles sont généralement localisées dans la partie antérieure de la région occupée par l'arc mandibulaire mais peuvent se différencier plus postérieurement, jusque sur les derniers arcs branchiaux. Les tissus minéralisés des Conodontes reflètent, comme dans les dents vraies, des interactions entre l'épithélium et une papille dermique qui pourrait dériver des crêtes neurales. Chez les premiers vertébrés, les cellules des crêtes neurales (source des cellules mésenchymateuses à potentiel odontogénique) avaient soit des voies de migrations bien délimitées (comme on le sait chez les mammifères et oiseaux actuels), soit un potentiel limitant leur réponse aux signaux de différenciation dentaire dans la peau et certaines régions branchiales. Les mécanismes de ces patrons de développement ont pu conduire soit à la différenciation de dents vraies associées aux arcs branchiaux dans la région oralo-pharyngienne, soit à des denticules dans la peau, ces derniers pouvant être externes (cutanés) ou oraux (Thélodontes) et se développer entre les ectodermes et endodermes embryonnaires. Il n'y a pas de preuves que l'appareil « dentaire » des Conodontes ait été associé à des arcs branchiaux. En revanche cet appareil semble topographiquement homologue de l'appareil lingual des Myxines. S'il en est ainsi, les éléments minéralisés des Conodontes seraient bien homologues de denticules dermiques et de dents vraies du point de vue des mécanismes de développement alors que l'appareil prédateur dans son ensemble serait anatomiquement homologue de l'appareil lingual des Myxines et, contrairement aux dents vraies, les éléments minéralisés des Conodontes ne seraient pas associés aux arcs branchiaux.

V/ Vendredi 26 mars 1998 : *Conclusions, Quelle origine pour les Vertébrés ?*

Saccabambaspis, le plus ancien vertébré complet connu, avec le Dr. **Pierre-Yves Gagnier** (MNHN — Grande Galerie de l'Évolution).

La transition « Chordés-Vertébrés » à la lumière de la génétique moléculaire du développement, avec **Jean Deutsch**, Professeur à l'Université Paris 6 et le Dr. **Sylvie Bazan** UMR 7622, CNRS/Université Paris 11/Orsay.

Discussion générale avec les Dr. **Ph. Janvier**, Directeur de recherches (UMR 8569 CNRS / MNHN), **Louise Zylberberg**, Directeur de recherches et **Marc Girondot**, Maître de conférence, UMR 8570 CNRS/Université Paris 7/MNHN.

Les études en cours sur la génétique moléculaire du développement commencent, sur quelques modèles géniques, à baliser la « transition » Hémichordés, Urochordés, Céphalochordés, Craniates (incl. Vertébrés). Des phénomènes de duplication de complexes géniques entiers (HOX) accompagnent ces changements, mais pas selon un schéma simple. Parmi les Craniates l'opposition « Agnathes » (Lamproies et Myxines) / Gnathostomes et, parmi ces derniers, « Chondrichthyens » / Osteichthyens semble également se retrouver. En particulier l'évolution de certains gènes de développement serait compatible avec le regroupement traditionnel des Lamproies et Myxines en « Cyclostomes » plutôt qu'avec

un clade « Myopterygia » (Lamproies plus Gnathostomes) mais on ne peut encore conclure sur ce point.

Pour conclure, dans un cadre phylogénétique encore mal assuré, aussi bien à partir des données morphologiques que moléculaires, on commence à découvrir une immense phase initiale (Cambrien — Ordovicien) de la différenciation des éléments squelettiques des vertébrés, où ceux-ci ont manifesté une considérable, voire « explosive » diversité « exploratoire », aux niveaux tissulaires et morphologiques, sans doute une fois acquis les mécanismes morphogénétiques fondamentaux, mais éminemment modulables, de la squelettogenèse chez l'ancêtre commun des Craniates (incl. Conodontes).

1/c Professeur invité du Collège de France au titre de la Chaire de Biologie historique et Evolutionnisme : Professor **Dennis R. Carter** (Stanford University, Californie, USA).

Dans ses leçons et séminaires au Collège de France, le Professeur Dennis Carter a présenté une série de travaux concernant le rôle des facteurs biomécaniques dans la différenciation, la croissance, le maintien, la restauration et la sénescence du squelette des vertébrés. Ces présentations se situaient dans des contextes disciplinaires variés, notamment le contexte évolutif permettant d'interpréter la signification des différences squelettiques entre taxons. Elles se plaçaient aussi dans le cadre des pratiques orthopédiques actuelles relativement à des problèmes tels que la réparation des fractures, les ostéoarthrites ou les ostéoporoses. Le but de ces enseignements était de proposer une vision élargie de la biologie du squelette, vision qui transcenderait les frontières traditionnelles entre disciplines. Ils ont été répartis en quatre leçons en octobre 1998 et quatre séminaires en novembre 1998.

La première leçon, intitulée « *Mechanobiology of skeletal tissue differentiation and regeneration* » (21 octobre 1998) a été consacrée à l'exposé des processus par lesquels les forces mécaniques régulent la différenciation de cellules mésenchymateuses pluripotentiellles. A l'aide de plusieurs exemples, il a été montré comment l'environnement mécanique peut avoir une influence directe sur les structures squelettiques produites au cours du développement. Cet effet peut être observé au cours du développement précoce où des contraintes mécaniques peuvent provoquer le développement direct de cartilages. Il a été également question de nombreuses applications orthopédiques, telles que réparation de fractures ou pose d'implants, dans lesquelles les conditions mécaniques contrôlent si de l'os, du cartilage ou des tissus conjonctifs fibreux se différencient.

La seconde leçon, intitulée « *Mechanical effects on bone architecture and remodeling* » (23 octobre 1998) a traité du rôle important qu'ont l'activité physique et les contraintes résultantes dans les tissus pour contrôler et guider le développement de l'architecture osseuse dans le squelette en croissance. Ces principes généraux qui contrôlent la différenciation de l'architecture osseuse sont aussi mis en œuvre dans le squelette adulte quand il y a modification de l'activité

physique. Dans les applications orthopédiques, la pose de prothèses métalliques modifie également la répartition des contraintes ce qui entraîne des changements de l'architecture osseuse.

La troisième leçon, intitulée « *Scaling of vertebrate skeletons* » (28 octobre 1998) a principalement traité des problèmes mécaniques associés à l'évolution d'organismes de très grande taille. Les calculs d'ingénierie démontrent en effet les problèmes particuliers associés à la résistance mécanique des squelettes de très grands vertébrés terrestres. Il a été montré comment ces squelettes s'adaptent aux exigences biomécaniques à la fois par des changements structuraux de l'architecture fonctionnelle de l'os et par des changements posturaux tels que les contraintes s'appliquant au cours de la locomotion sont minimisées.

La quatrième leçon, intitulée « *Overview : mechanobiology in skeletal development and evolution* » (30 octobre 1998) a proposé une synthèse générale sur les aspects mécaniques de la biologie du squelette. Le professeur Carter souhaite promouvoir une nette distinction conceptuelle entre une « *mécanobiologie* » — étude du rôle « épigénétique » des contraintes mécaniques dans la différenciation du squelette dès un stade précoce de l'ontogenèse — et une *biomécanique* proprement dite. Cette dernière s'intéresse surtout à l'analyse *a posteriori*, sur le squelette fonctionnel adulte, des contraintes mécaniques et de l'adaptation du squelette à celles-ci, adaptation généralement jugée d'ailleurs comme « optimale ». Il ne faut pas s'en étonner puisque le squelette achevé chez l'adulte n'est pas autre chose que le résultat fonctionnel d'une interaction entre facteurs génétiques et mécaniques débutée très précocement au cours du développement. Mis en perspectives comparatives-évolutionnistes, ces principes rendent compte de ressemblances ou de différences entre squelettes de taxons différents.

Les séminaires du Professeur Carter, plus orientés vers des perspectives appliquées que les leçons, se sont déroulés à la suite de celles-ci.

Le premier, intitulé « *Bone mechanics and fractures* » (18 novembre 1998) a discuté des caractéristiques structurales et mécaniques de l'os et présenté diverses approches expérimentales mettant en évidence comment l'os se fracture et comment se créent divers dommages dans sa structure *in vivo*. Ces résultats expérimentaux ont été interprétés en fonction des contraintes mécaniques spécifiques et des réponses biologiques particulières à chaque situation expérimentale, et intégrés dans le cadre mécanobiologique général déjà évoqué.

Le second, intitulé « *Skeletal adaptations near orthopedic implants* » (20 novembre 1998) a été l'occasion de discuter en détail des conséquences de la pose d'implants métalliques dans divers contextes de fractures, et de déduire ces conséquences compte tenu de la perspective mécanobiologique. Celle-ci permet de comprendre le succès ou l'échec de cette pratique dans divers cas cliniques.

Le troisième séminaire a porté sur « *Mechanical regulation of joint development and Osteoarthritis* » (25 novembre 1998). La discussion a été principalement orientée sur les problèmes rencontrés chez les sujets âgés. Il a été montré que les

facteurs qui guident et contrôlent l'ossification au cours du développement précoce et pendant la croissance sont les mêmes que ceux qui conduisent finalement à diverses pathologies squelettiques du grand âge. Ainsi, bien des problèmes liés au vieillissement squelettique et les symptômes évolutifs associés sont véritablement liés aux processus fondamentaux par lesquels les contraintes mécaniques contrôlent les tissus squelettiques.

Enfin, le dernier séminaire a été consacré à « *Mechanical adaptation of soft skeletal connective tissues* » (27 novembre 1998). Le Professeur Carter y a développé une analyse de l'effet des contraintes mécaniques sur la biosynthèse des matrices de cartilages et de tendons. Le rôle fondamental des pressions hydrostatiques cycliques dans la métaplasie tendino-cartilagineuse et dans le maintien des surfaces articulaires cartilagineuses a été spécialement analysé.

Les cours et les séminaires du Professeur Carter ont été l'occasion de fructueux échanges. La question des interactions entre déterminismes génétiques et facteurs « épigénétiques » (mécaniques, en particulier) au sein d'une « mécanobiologie » mise en jeu dès les étapes précoces de la différenciation squelettique a été particulièrement discutée.

1/d Conférencier invité du Collège de France au titre de la Chaire de Biologie historique et Evolutionnisme : Professor **Richard Hinchliffe** Université du Pays de Galles, Aberystwyth (26 novembre 1998).

Dans sa conférence, consacrée au développement des membres, en particulier chez les amphibiens Urodèles, le Professeur Hinchliffe a montré qu'il était nécessaire d'envisager la question sous ses diverses facettes : (comportementales, écologiques, embryologiques et évolutives) pour parvenir à une interprétation satisfaisante des données. En effet, les études classiques sur l'embryogenèse des membres des Urodèles avaient autrefois soutenu l'hypothèse d'un diphylétisme originel des tétrapodes, tant le patron de développement paraissait différent de celui des Anoures et des Amniotes. En fait, l'examen du développement chez des Urodèles primitifs (Hynobiidés) montre qu'il n'en est rien, car il est beaucoup plus conforme au modèle tétrapode général que celui observé chez des Urodèles évolués (Salamandridés, axolotl...) d'abord pris comme « modèles ». De même, les données éco-éthologiques permettent de comprendre l'avantage que présente le développement relativement précoce des doigts 1 et 2 (et non pas 3 et 4) chez ces organismes. Enfin, parmi les Hynobiidés, la comparaison du développement entre larves réophiles (*Ranodon*, *Onychodactylus*) et d'eau dormante (*Salmandrella*) fait ressortir que les adaptations particulières des membres à ces conditions écologiques très différentes sont sous-tendues par des hétérochronies de développement.

1/e Conférence au Collège de France : Origine de l'Homme : Réalité, mythes, modes.

J'ai été invité par le professeur **Y. Coppens** à participer au cycle de conférences organisé par lui dans le cadre de l'inauguration des nouvelles salles d'enseigne-

ment (4 décembre 1998). J'y ai traité de l'enracinement des caractères de l'être humain dans le cadre général de l'évolution du monde vivant. (Concept hennigien d'hétérobathmie des caractères et illustration de celui-ci).

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

2/a Dans le cadre de l'École doctorale « Logique du vivant » :

— DEA Biodiversité : génétique, histoire et mécanisme de l'Évolution (DEA commun aux Universités Paris 6, Paris 7, Paris 11 au MNHN et à l'INA-PG).

Avec le Professeur **R. Hinchliffe** : Biologie du développement et hétérochronies : problématique, intérêt évolutif (19 novembre 1998, trois heures).

— DEA Biologie moléculaire et cellulaire du développement. Séminaire sur l'origine du membre chirodien : Introduction, historique, aspects anatomiques et paléontologiques (27 novembre 1998, 1 h 30).

2/b divers

— Morphologie et Phylogénie (ACC SV 7 — 20 et 21 janvier 1999). Piloté par l'Action coordonnée Sciences de la Vie n° 7 : Biosystématique, cet atelier de deux jours réunissant une centaine de participants s'est tenu au Collège de France (ancienne salle 1). Il a permis de faire le point sur les modalités d'utilisation et les avantages et inconvénients des caractères morphologiques (relativement aux caractères moléculaires) pour la reconstruction phylogénétique. (Exposé introductif).

— Histoire naturelle et Biologie : un malentendu français ? Conférence prononcée le 8 février 1999 dans le cadre du Séminaire « Biologie et Société » organisé à l'EHESS par **H. Atlan** et **Cl. Cohen**.

— « Archosaur bone histology : new insights and problems ». Séminaire le 16 février 1999 au Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.

— Paléontologie et Évolutionnisme en France, 1800-1947.

Séminaire co-organisé au Collège de France par **A. de Ricqlès** (Chaire de Biologie historique et Évolutionnisme), le Dr. **Claudine Cohen** (EHESS) et le Professeur **Jean Gayon** (Université Paris 7/REHSEIS/CNRS) en mai-juin 1999 (douze séances de deux heures). Les organisateurs remercient la Fondation Hugot du Collège de France et la DGRCSST du Ministère des Affaires étrangères, ainsi que leurs organismes de tutelle respectifs, de leur soutien à ce Séminaire.

I/— Mercredi 5 mai : *Introduction au séminaire* par **Armand de Ricqlès**.

Histoire de la Terre et « espèces perdues » à l'époque révolutionnaire par **Gabriel Gohau** (COFRHIGEO, Paris).

- II— Vendredi 7 mai : *Origines et significations du fixisme de Cuvier* :
 I/ *Aspects scientifiques et personnels* par **Philippe Taquet** (MNHN).
 II/ *L'Espèce dans les Règnes de la Nature (minéralogie, cristallographie et zoologie) au temps de Cuvier* par **Pietro Corsi** (Institut Culturel Italien, Paris).
- III/ Mercredi 12 mai : *Cuvier et Buckland : débats franco-britanniques sur les extinctions catastrophiques (Conférence en anglais)* par **Martin Rudwick** (Université de Californie, San Diego, USA).
- IV/ Mercredi 19 mai : *Geoffroy Saint-Hilaire et « l'affaire des crocodiles », ou les vertébrés fossiles à l'appui du transformisme* par **Hervé Le Guyader** (Université Paris Sud-Orsay).
- VI/ Vendredi 21 mai : *L'influence de Cuvier dans la paléontologie française au XIX^e siècle ou le fixisme au pouvoir* par **Goulven Laurent** (COFRHIGEO, Brest).
- VI/ Mercredi 26 mai : *La Paléontologie « néo-lamarckienne » de la Troisième République, 1870-1914 : les « lois de l'Évolution »* par **Claudine Cohen** (EHESS).
- VII/ Vendredi 28 mai : *Paléontologie humaine, anthropologie physique et évolutionnisme en France, 1860-1900* par **Claude Blanckaert** (CNRS, Paris).
- VIII/ Lundi 31 mai : « *La Crise du transformisme* » : *la paléontologie et les philosophes français (1900-1950)* par **Jean Gayon** (Université Paris 7/ REHSEIS. CNRS).
- IX/ Lundi 7 juin : *Darwinisme et paléontologie en France après 1860. Darwin, Gaudry, Depéret : une pseudo-lignée phylétique ?* par **Pascal Tassy** (MNHN).
- XI/ Vendredi 11 juin : *Paléontologie et Évolution aux États-Unis et en Europe à l'aube du XX^e siècle* par **Stephen Jay Gould** (Université Harvard, Cambridge, Mass. USA).
- XI/ Mercredi 16 juin : *Vers des temps nouveaux : le colloque de 1947* par **Louis de Bonis** (Université de Poitiers).
- XIII/ Vendredi 18 juin : *Discussion générale et conclusions*, avec **Claudine Cohen, Jean Gayon** et **Armand de Ricqlès** (modérateurs) et les autres intervenants.

De nombreux travaux ont été déjà consacrés aux singularités de la situation de la France, relativement aux pays anglo-saxons, concernant le décours historique des rapports entre Évolutionnisme et Biologie, d'une part, Évolutionnisme et Sciences de la Terre, d'autre part.

Dans ce contexte général, la situation de la *Paléontologie française* dans ses rapports avec l'*Évolutionnisme* constitue un sous-domaine particulier qui apparaît comme encore incomplètement exploré par la critique historique.

Le but du séminaire était donc d'approfondir cette problématique dans le contexte spécifique de la science française, mais sans se fermer aux indispensables et éclairantes comparaisons fournies par l'étude de la situation à l'étranger.

Pour y parvenir, nous avons tenté d'utiliser deux approches complémentaires.

D'une part, en suivant sensiblement le cadre chronologique, nous avons cherché à mettre en évidence les tendances lourdes imposées par les progrès des connaissances qui, sur la longue durée, modifient de façon décisive et irréversible le paysage intellectuel, au fil du renouvellement des générations. C'est là une histoire des concepts, des doctrines, des méthodes, des contenus.

D'autre part, nous avons tenté de dégager quelques « contraintes de construction » qui ont pu constituer les conditions d'existence (ou d'inexistence) de tels ou tels développements scientifiques à un moment donné. Parmi ces contraintes, souvent contingentes, certaines étaient d'ordre externe : situation idéologico-politique, sociale, religieuse de la société française... D'autres étaient d'ordre interne à la discipline : structures professionnelles, poids d'une personnalité exceptionnelle...

Enfin, nous avons voulu que ce Séminaire soit un lieu d'interaction entre deux communautés : d'une part des paléontologues professionnels particulièrement intéressés par l'histoire de leur discipline, d'autre part des historiens des sciences professionnels, intéressés par l'histoire de la paléontologie et de l'évolutionnisme, notamment dans leurs dimensions épistémologiques.

Les limites temporelles fixées pour ce séminaire (qui ont été quelque peu dépassées en pratique) se justifient aisément. En plaçant son début à l'aube du XIX^e siècle on incluait les incontournables « pères fondateurs » concernant les « invertébrés » (Lamarck) et les vertébrés (Cuvier) et certains de leurs prédécesseurs et inspirateurs immédiats. On pouvait donc envisager, au plan théorique, méthodologique, social... les origines des grandes « contradictions fondatrices » : continuisme et transformisme des uns, discontinuisme, catastrophisme (et créationnisme) des autres... qui vont traverser la discipline... peut-être à certains égards jusqu'à l'époque actuelle.

La fin de la période analysée est marquée par le colloque du CNRS « Paléontologie, Génétique et Transformisme » organisé à Paris par Jean Piveteau en avril 1947 et publié en 1950. Cette réunion clos véritablement une époque car elle a permis, après la coupure due aux hostilités, de renouer le dialogue entre spécialistes des diverses Sciences de l'Évolution, dont la Paléontologie et la Génétique, et de confronter les tendances intellectuelles des diverses Écoles nationales. Pour les Continentaux, trop longtemps séparés du monde anglophone, cela a été le choc de la découverte de la conception synthétique, puissamment exposée par Simpson. C'était bien le début d'une nouvelle époque qui s'annonçait en Paléontologie : celle de la professionnalisation ; le débat philosophique allait bientôt devenir implicite et l'argument du « progrès » perdre toute prégnance scientifique...

— les jeudis du Muséum : 6 mai 1999 (Causerie avec le Professeur **J.-P. Gasc**, Directeur de l'UMR 8570) : Qu'est-ce que l'Anatomie comparée aujourd'hui ? l'exemple du squelette. Nous avons montré en quoi *la méthode compa-*

native pouvait s'appliquer fructueusement, dans des perspectives aussi bien fonctionnelles qu'évolutives, à tous les niveaux d'organisation du vivant, de la morphologie intégrée jusqu'aux niveaux tissulaire ou moléculaire.

RECHERCHE

1 : Généralités, statuts et situation institutionnelle (juin 1999)

La décision du CNRS datant de 1997 de contractualiser notre Formation sous forme d'une UMR ne nous a été officiellement transmise par le MNHN qu'au cours de l'été 1998. Sous la direction générale du Professeur Jean-Pierre Gasc (Laboratoire d'Anatomie comparée, MNHN), l'UMR 8570 reprend donc l'organisation et les thèmes de recherche de l'ancienne l'URA 11 37, avec une organisation en deux équipes : « Locomotion », dirigée par J.-P. Gasc et « Formations squelettiques » dirigée par A. de Ricqlès. Nous avons donné dans *l'Annuaire du Collège de France* 1995-96 (pp. 605-606) un bref panorama synthétique de la problématique de recherche de l'équipe « Formations squelettiques », auquel on pourra se reporter. Pour l'exposé des travaux récents et en cours, le plan analytique déjà utilisé dans *l'Annuaire* 1996-97 (pp. 564-571) et 1997-98 (pp. 569-582) est repris ci-dessous, avec quelques modifications tenant compte de l'évolution des thématiques de recherche.

Au cours de cette année, Madame Jacky Bourguignon (Ingénieur de recherche au CNRS) nous a quittés (retraite). En revanche nous avons bénéficié du recrutement de trois nouveaux personnels statutaires : Alexandra Quilhac (Maître de conférence à l'Université Paris 6), Laure Bonnaud (Maître de conférence à l'Université Paris 7) et Michel Laurin (Chargé de recherches au CNRS). En outre, Mr. Sidney Delgado a bénéficié d'un poste de Préparateur temporaire au Collège de France.

2 : Activités de recherche 1998-99 et travaux en cours

Généralité : Phylogénèse, évolution et développement

La compréhension de l'évolution de caractères morphologiques ou moléculaires ne peut se faire qu'au travers de la phylogénie. En effet, la phylogénie (*patterns* évolutifs) doit constituer le canevas sur lequel l'évolution des *process* évolutifs (en particulier développementaux) doit être analysée et interprétée chez les vertébrés. Bien entendu, le canevas phylogénétique n'est pas acquis *a priori* mais se construit progressivement à partir des données de toutes natures (moléculaires, morphologiques, comportementales...) rationnellement interprétées dans le cadre du paradigme évolutionniste. C'est dans cette optique que nous utilisons les techniques comparatives et phylogénétiques pour étudier l'évolution du squelette et des tissus minéralisés des vertébrés. En outre, nous avons aussi utilisé ces

mêmes techniques pour étudier l'évolution d'autres caractéristiques morphologiques ou liées à la reproduction chez les vertébrés.

1 — Influence des contraintes physiques sur les tissus osseux (J. Castanet, V. de Buffrénil, L. Zylberberg, avec la participation de Jorge Cubo (chercheur en stage post doctoral) et d'A. Abourachid, (Équipe « locomotion » de l'UMR 8570). 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 ». Il a pu bénéficier cette année de l'expérience du Professeur Dennis Carter (voir ci-dessus). Actuellement, les travaux sur ce thème portent principalement sur des modèles aviens (J. Cubo, J. Castanet). Des analyses de résistance mécanique d'os de canards expérimentaux sont en cours. L'objectif est de caractériser et de suivre quantitativement l'évolution de cette résistance en fonction des variations d'épaisseur et de structure des corticales périostiques au cours de la morphogenèse (mécanomorphose).

On peut également rattacher à ce thème les travaux en cours sur les os hyperdenses de certains Cétacés (Zylberberg *et al.*, 1998). L'étude des tissus hyperminéralisés porte sur l'analyse de l'organisation ultrastucturale du tissu osseux en fonction du degré de minéralisation. Dans l'os hyperdense on constate un accroissement de la charge minérale au détriment de la trame collagénique. Ce travail est actuellement effectué sur des bulles tympaniques de cétacés depuis le stade fœtus jusqu'à l'animal adulte. (Travail en collaboration avec Vivian de Buffrénil et l'Équipe du Pr. Steve Weiner, Weizmann Institute of Science, Israel).

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)

Cette étude a été entreprise depuis plusieurs années dans le but d'établir un catalogue aussi large que possible de la diversité tissulaire du squelette dermique et de dégager un schéma général de son développement et de son évolution chez les vertébrés.

Nous avons donc poursuivi cette année l'étude comparée du développement et de la structure de différents éléments du squelette dermique (dents, écailles, plaques dermiques).

L'étude structurale et développementale des odontodes, éléments homologues aux dents mais qui se forment à l'extérieur de la cavité buccale, a été conduite chez un petit clupéiforme, *Denticeps* (Sire *et al.*, 1998), puis s'est étendue à un autre téléostéen, l'athériniforme *Atherion* (Sire & Allizard, en prép.). Ces odontodes n'existent que chez 4 groupes de téléostéens. Nos résultats montrent que ces organes sont histologiquement des dents. Ces dents se seraient formées, chez un ancêtre de chacun des 4 groupes, dans des positions ectopiques, probablement

à la suite d'un « accident » développemental, puis ces odontodes auraient été sélectionnés au cours de l'évolution, peut-être en fonction d'un rôle hydrodynamique (Sire *et al.*, 1998, 1999).

D'autres petits éléments du squelette dermique assurant une fonction hydrodynamique peut-être équivalente sont les épines cténales qui se trouvent au bord postérieur des écailles cténoïdes et qui ont une morphologie (taille, forme, orientation) semblable à celle des odontodes. En revanche, l'étude structurale et développementale a révélé que ces éléments n'avaient pas la même structure ni les mêmes processus de développement que les dents extra orales (voir ci-dessous) : il s'agirait donc d'un exemple de convergence (Sire & Arnulf, en prép.).

Notre expérience de la biologie des écailles nous a permis de proposer une méthode originale de marquage de poissons de petite taille à l'aide de la régénération des écailles (Sire *et al.*, soumis).

Nos études comparatives entre dents et écailles portant sur leur développement et leur remplacement se poursuivent en collaboration avec l'équipe du Prof. Huysseune à Gand (Belgique) et notamment chez le poisson zèbre, *Danio rerio* (Huysseune, Van der Eyden & Sire, 1998 ; Van der Eyden, Huysseune & Sire, soumis).

Les observations du squelette dermique postcrânien de nouveaux groupes d'ostéichthyens et de tétrapodes confirment les données antérieures concernant la présence d'une partie superficielle très minéralisée distincte de la partie basale moins minéralisée (L. Zylberberg et Fr. Meunier).

L'étude ultrastructurale des ornémentations de surface des écailles élasmoïdes comme les cteni et les structures épineuses apparentées dont la nature et l'organisation n'avaient pas fait l'objet de telles observations jusqu'à présent montre la présence de fines fibrilles de collagène orientées selon l'axe d'allongement de l'épine. Ces fibrilles de collagène sont le support du dépôt minéral.

Diverses études histologiques comparatives concernant les écailles et diverses structures dérivées chez les Téléostéens « évolués » (notamment chez les Paracanthoptérygiens, les Percomorphes et les Pleuronectiformes) sont toujours en cours. Dans des perspectives systématiques-phylogénétiques, une attention particulière est actuellement portée aux formations épineuses variées qui ornent le champ postérieur des écailles dans ces différents groupes (L. Zylberberg et Fr. Meunier).

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

Dans le but de quantifier les relations entre la 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).

a/ Les résultats expérimentaux déjà obtenus sur un échantillon de canards colverts relativement âgés (*Anas platyrhynchos*) ont été complétés par des données obtenues chez de très jeunes individus (J. Castanet, J. Cubo). Cette étude comparative, qualitative et quantitative, entre la plupart des os longs des membres et pendant toute la période de croissance active (depuis l'éclosion jusqu'aux adultes chez lesquels l'ostéogenèse est arrêtée), fournit désormais un référentiel de résultats probants concernant les relations quantifiées entre typologie osseuse et vitesse d'ostéogenèse au cours de la morphogenèse locale et globale des os longs. La signification des structures histologiques observées confirme leur très large dépendance vis-à-vis de contraintes ontogénétiques et morpho-fonctionnelles.

La dynamique de croissance de chacun des os longs des membres de cette espèce nidifuge illustre bien le concept d'**allochronie** de croissance. Il ressort désormais clairement que tous les os d'un même organisme n'ont pas la même structure parce que leur croissance radiaire ne s'effectue pas nécessairement à la même vitesse, mais surtout ils ne grandissent pas toujours de façon synchrone, ni pendant la même durée. Il en résulte des décalages chronologiques du développement intra-individuel (allochronies) expliquant entre autres les différences de taille relatives et absolues des éléments squelettiques et leur expressions sous forme d'allométries. Il s'en suit également que, renforcé par les phénomènes de remaniement et de maturation osseuse, l'âge biologique (tissulaire) des corticales diaphysaires de différents os n'est pas identique pour un âge individuel donné. Un tel résultat n'est pas sans conséquences lors d'analyses chimiques de la matrice osseuse, à l'occasion de recherches en biogéochimie isotopique par exemple.

La possibilité existe de transposer ces résultats sur du matériel fossile et de reconstituer *a posteriori* avec rigueur certains traits d'histoire de vie individuels (notamment, vitesse de croissance, longévité, âge à la maturité sexuelle) au sein de paléopopulations (premiers résultats spectaculaires chez *Apatosaurus* par Kristy Curry, soumis.)

Des données comparatives supplémentaires sont également en cours d'acquisition chez des Autruches, chez des Émeus et chez un petit passereau nidicole (merle).

b/ Dans le domaine de la squelettochronologie divers travaux ont été conduits en 1998-99. A l'occasion d'études de squelettochronologie appliquées à établir la structure d'âge de populations d'amphibiens, deux résultats nouveaux ont été obtenus quant aux possibilités offertes par la méthode.

1) Utilisation d'os actuels ou fossiles provenant des pelotes de régurgitations de rapaces. Malgré une certaine fragilisation, notamment à cause d'une dénaturation partielle du collagène en périphérie des corticales osseuses soumises aux enzymes digestives dans l'estomac des rapaces, les marques de croissances osseuses restent utilisables pour estimer l'âge individuel. De tels résultats ont été obtenus sur une population actuelle de *D. galganoi* et une autre fossile de *Discoglossus sp.* provenant des Baléares. Ils apportent simultanément des infor-

mations sur les traits d'histoire de vie de la proie, et sur le préférendum alimentaire du prédateur.

2) Une question souvent posée en écologie évolutive des amphibiens est de savoir s'il existe une sélection taille-dépendante dans le recrutement des juvéniles destinés à constituer les populations d'adultes. En d'autres termes, les adultes proviennent-ils des juvéniles les plus grands ou au contraire, les plus petits ont-ils autant de chances de devenir adultes ? Le diamètre des marques de croissances étant généralement bien corrélé avec la taille individuelle chez les amphibiens, une simple comparaison statistique du diamètre de la ligne d'arrêt de croissance de première année chez des adultes et chez des individus d'un an, permet aisément de répondre à cette question. Une étude réalisée chez deux grenouilles, *Rana saharica* et *R. perezii*, montre clairement que chez ces deux espèces il existe bien une sélection taille-dépendante dans le recrutement des juvéniles.

3) Chez les Osteichthyens signalons les résultats de travaux expérimentaux à long terme (Fr. Meunier, H. Francillon-Vieillot) montrant la persistance du marquage vital sur les otolithes d'Anguille du Rhin après 9 ans avec suivi *in situ* de leur croissance et de l'apparition de la maturation génitale.

Cette année, des études de squelettochronologie appliquées ont également été réalisées en collaboration (J. Castanet, H. Francillon-Vieillot), à la demande de collègues français et étrangers. Ces travaux sont l'occasion de stages de laboratoires pour des étudiants de Licence et Maîtrise, et également pour une étudiante espagnole (Anna Murillo), boursière Érasmus de janvier à juin 1999.

2—3. *Paléohistologie* (V. de Buffrénil, M. Girondot, M. Laurin, Fr. Meunier et A. de Ricqlès)

1/ Vertébrés aquatiques. Une analyse phylogénétique associée aux données histologiques indique que la régression du dermosquelette chez les Ostéostracés (un groupe de vertébrés « agnathes » s'étant éteint au Dévonien) a probablement influencé notre perception de l'évolution de la diversité de ce groupe (M. Laurin, en collaboration avec M. Otto). L'étude en cours suggère que cette régression du dermosquelette s'est faite de façon convergente dans au moins trois groupes d'Ostéostracés.

Les données paléohistologiques apportent une confirmation de la présence de Polypteridae en Amérique du Sud à la fin du Crétacé et début du Tertiaire avec mise en évidence d'une importante diversité de cette famille à la même époque en Afrique (Fr. Meunier, en collaboration avec M. Gayet).

2/ Tétrapodes. L'étude sur la relation entre microstructure des os longs des stégocéphales et la conquête de l'environnement terrestre est en cours (M. Laurin, M. Girondot, A. de Ricqlès, en collaboration avec J.-S. Steyer).

Nous recueillons actuellement des données quantitatives sur la compacité des os longs de nombreux stégocéphales dans le but d'optimiser ces données sur une ou des phylogénies, ce qui devrait nous permettre de retracer la ou les conquêtes

de l'environnement terrestre et les retours à l'environnement aquatique dans ce groupe.

L'application de méthodes phylogénétiques (M. Laurin) a fourni de nouvelles données sur l'origine des amniotes et sur les premiers stades de l'évolution de l'oreille moyenne (particulièrement, celle des osselets de l'oreille moyenne) chez les synapsides (le taxon qui inclut les mammifères et les groupes éteints apparentés) ainsi que sur l'évolution du membre chez les tétrapodes. Les mêmes méthodes ont été utilisées pour étudier l'évolution de stratégies de reproduction chez les amniotes voir ci-dessous : 4.

Un travail de synthèse sur la paléohistologie des Ptérosaures est sous presse (Francillon-Vieillot, Ricqlès *et al.*) et plusieurs études sur des séries de croissance de dinosaures sont très avancées (Ricqlès *et al.*, avec K. Padian et J. Horner). Nous avons abordé l'étude histologique d'embryons de Théropodes (dinosaures carnivores bipèdes) du Jurassique supérieur du Portugal.

3 — Matrices extracellulaires et interactions épidermo-dermiques

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

L'étude des matrices extracellulaire et des interactions épidermo-dermiques a été poursuivie sur divers modèles de vertébrés « inférieurs », en particulier celles intervenant au cours de la régénération des écailles de Téléostéens (A. Quilhac, Jean-Yves Sire) avec un article publié sur le sujet (Quilhac et Sire, 1999) concernant la prolifération et la différenciation de l'épiderme après blessure chez le Cichlidé *Hemichromis bimaculatus*.

L'étude du rôle inducteur de l'épiderme lors du développement et de la régénération des écailles continue d'être analysée à l'aide d'expérimentations *in vivo* (Quilhac et Sire, 1998 ; 1999). Ces travaux ont porté sur les modalités de migration des cellules épithéliales, sur les processus de restauration du derme dans les régions ayant subi un fort choc osmotique et sur les interactions épidermo-dermiques précédant la différenciation d'une écaille. Ces travaux, mettant en œuvre notamment la régénération, montrent que les écailles sont un bon modèle pour aborder l'étude du contrôle génétique des interactions épidermo-dermiques, sans doute comparables à celles, mieux connues, qui interviennent dans le développement des dents de mammifères. L'étude de l'expression de divers gènes impliqués dans ce type d'interaction a montré tout l'intérêt d'utiliser le modèle écaille chez le poisson zèbre (Sire *et al.*, 1999).

Dans des perspectives comparatives, nous étendons cette étude au développement des dents de *Danio* en collaboration avec l'équipe du Prof. Huysseune à Gand (Van der Eyden, Huysseune & Sire, 1999).

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

Dans ce cadre se place une étude en cours portant sur la répercussion sur les tissus minéralisés de mutations de gènes de structure ou de gènes de régulation (maladie des exostoses multiples). Dans le cas étudié, les exostoses récidivantes sont dues à une mutation affectant les gènes de régulation Ext. Cette mutation a pour conséquence 1) une baisse du nombre de chondrocytes qui présentent une hyperexpression du gène de l'actine, 2) une matrice extracellulaire dont les composants collagéniques (collagène type X) et non-collagéniques (chondoïtines sulfates) diffèrent d'une matrice normale (L. Zylberberg, en collaboration avec Jacky Bonaventure *et al.*, Hôpital Necker, Paris).

3—3. *Évolution moléculaire et expression de gènes impliqués dans la squeletto-genèse* (L. Bonnaud, S. Delgado, M. Girondot, M. Laurin, A. Quilhac et J.-Y. Sire)

1/ Mise en évidence des protéines des tissus dentaires. Dans des travaux antérieurs sur le développement et la structure des écailles de deux téléostéens, *Hemichromis* et *Danio* (modèle très utilisé en biologie et en génétique du développement), nous avons montré la possibilité d'une participation épidermique à la construction de la couche la plus externe, la couche limitante (J.-Y. Sire). Cette probable participation épidermique pourrait confirmer des « liens de parenté » (homologie) entre la ganoïne (un émail) qui recouvrait les écailles « ancestrales » (disposition plésiomorphe courante chez les actinopterygiens anciens (Paléozoïque) et encore conservée chez les Polyptères) et la « couche limitante » des écailles élasmoïdes des téléostéens (actinopterygiens « avancés » actuels). La recherche de composants de l'émail (au travers de la *recherche du gène de l'amélogénine*, protéine principale de l'émail des dents de mammifères), entreprise dans plusieurs groupes de vertébrés non mammaliens (lézards, tortues, oiseau, poisson zèbre et polyptère) par des techniques de biologie moléculaire (Girondot et Sire, 1998), se poursuit donc chez deux modèles : chez le poisson zèbre, d'une part et chez un squamate possédant des ostéodermes, *Chalcides*, d'autre part.

Grâce à des méthodes phylogénétiques, nous avons démontré que la séquence de l'amélogénine (protéine majeure de l'émail en formation) qui avait été trouvée chez une myxine était en réalité un contaminant issu de rongeur. La présence d'un gène de l'amélogénine fonctionnel chez la myxine était pour le moins surprenante car il n'y a pas d'émail chez ce crâniote et, à en juger d'après les fossiles disponibles, même les myxines du Carbonifère (vieilles de plus de 300 Ma) étaient dépourvues d'émail. Or un gène inactif est rapidement perdu par accumulation de mutations et, de plus, les phylogénies récentes suggèrent que les ancêtres des myxines n'ont jamais possédé d'émail. Nous avons aussi montré l'absence probable d'un gène de l'amélogénine chez les oiseaux et les tortues,

groupes ayant perdu l'émail il y a respectivement 60 et 150 Ma. Nous avons cloné une partie de ce gène chez un squamate et la séquence sera utilisée pour étudier le développement des dents et des ostéodermes chez cette espèce. Nous sommes aussi en train de tenter de cloner ce gène chez différents autres groupes afin d'en étudier l'expression dans des structures dont l'homologie avec l'émail est discutée.

Nous avons mis aussi en évidence que les modalités d'évolution des gènes de l'amélogénine humaine portés sur les chromosomes X et Y étaient très différentes. En particulier, une accélération de l'évolution non-neutre (c'est-à-dire changeant les acides aminés) est notée sur le gène porté sur le chromosome Y. Ce modèle d'évolution pourrait être simplement la conséquence d'une taille efficace différente pour les chromosomes X et Y : celle-ci étant plus faible pour les chromosomes Y, un plus grand nombre de mutations légèrement délétères peuvent envahir la population sous l'effet de la dérive génétique. Cet effet peut facilement être confondu avec une « évolution darwinienne positive » dans laquelle il existe une pression de sélection pour produire une divergence rapide entre deux gènes.

Enfin, nous avons montré que le premier exon de l'amélogénine et celui d'une protéine ubiquitaire liant le collagène (SPARC) était commun mais que cette acquisition s'était produite sur ces deux gènes spécifiquement sur la lignée deutérostomienne, un peu avant l'explosion cambrienne (550 Ma). Cette observation est en accord avec l'idée que l'explosion cambrienne soit en fait une apparition quasi-concomitante dans le monde vivant des systèmes de minéralisation.

2/ Par ailleurs, L. Zylberberg et L. Bonnaud élaborent un projet d'analyse des collagènes fibrillaires de téléostéens dans une perspective phylogénétique. Les gènes codant pour les collagènes fibrillaires de type I et V présents dans les tissus minéralisés sont situés sur les chromosomes porteurs des gènes Hox chez les Mammifères. Ces relations entre les gènes Hox et ceux codant pour les collagènes fibrillaires incitent à entreprendre un travail sur l'évolution de ces derniers. En effet, les résultats obtenus sur les duplications subies par les gènes Hox au cours de l'évolution suggèrent que celles-ci pourraient avoir affecté de la même manière les gènes des collagènes fibrillaires.

3—4. *Contrôle cellulaire et moléculaire de l'ostéogénèse*

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

Les ostéoblastes, cellules responsables du dépôt de la matrice osseuse, font probablement l'objet de modifications cellulaires et moléculaires au cours de l'ostéogénèse. Nous avons entrepris une étude comparative sur les os longs d'amphibiens urodèles et d'oiseau afin de caractériser d'un point de vue structural et ultrastructural ainsi que moléculaire, les ostéoblastes selon leur activité (quiescence, activité intense ou ralentie) : le but est de mieux comprendre les mécanismes présidant aux modulations de vitesse de l'ostéogénèse périostique dont

dépendent la vitesse de croissance radiaire et corrélativement la typologie de l'os primaire, ainsi que le caractère cyclique ou continu de son dépôt.

2/ Étude de la formation des sutures crâniennes chez le poulet. Stage post-doctoral d'A. Quilhac (de janvier 1998 à juin 1999) au laboratoire d'Embryologie Cellulaire et Moléculaire du Collège de France (Nogent-sur-Marne) dirigé par le Professeur Nicole Le Douarin, en collaboration avec le Docteur Anne-Hélène Monsoro-Burq.

On a entrepris d'étudier l'expression et la régulation des gènes *Msx* et *Bmp* au niveau céphalique lors de la formation des sutures dans le modèle de l'embryon d'oiseau. La présence de marqueurs précoces de l'os et du cartilage (respectivement ostéopontine et collagène de type II), est précédée par l'expression de *Msx1* en rapport avec une prolifération cellulaire importante dans les zones adjacentes des fronts d'ossification puis de l'expression de *Msx2* impliqué dans la régulation de la mort cellulaire programmée. Une expression de *Bmp 4* dans l'ectoderme est visible au-dessus des zones d'expression de *Msx1* et *Msx2* ce qui suggère l'existence d'une cascade génique de type *Msx-Bmp* au cours de l'ossification des sutures. Nous tentons actuellement de modifier cette cascade *in ovo* afin d'en analyser le rôle dans les phénomènes de prolifération, d'apoptose et de différenciation osseuse dans ce système.

4 — Autres aspects de la biologie évolutive des vertébrés

Évolution des stratégies de reproduction, structure et dynamique des populations, faunistique, conservation

4—1. *Évolution de la structure des œufs chez les amniotes* (M. Girondot, M. Laurin)

L'origine des amniotes remonte au moins au Carbonifère Supérieur, mais le plus ancien œuf amniotique connu ne date que du Trias. Cette grande lacune dans les documents fossiles a longtemps intrigué les paléontologistes. Nous avons proposé une solution à cette énigme ; la membrane externe des premiers œufs amniotiques n'était vraisemblablement pas minéralisée. Une forte minéralisation de cette membrane est une synapomorphie des archosaures et elle est apparue indépendamment à l'intérieur des chéloniens et des squamates. L'origine de ces groupes coïncide à peu près avec l'apparition des œufs amniotiques dans les strates fossilifères.

Des méthodes phylogénétiques nous ont permis de tester une suggestion récente selon laquelle l'origine des annexes extra-embryonnaires de l'œuf amniotique était liée à la rétention d'embryons plutôt qu'à la reproduction sur la terre ferme. Nous montrons qu'effectivement l'hypothèse de l'apparition de l'œuf amniotique concomitant d'une rétention plus importante des embryons dans les voies génitales femelles ne peut pas être écartée.

4—2. *Évolution du déterminisme du sexe chez les amniotes* (J. Chevalier, M. Girondot, M. Laurin, collaboration T. Tucker, University of Queensland et M. Godfrey, University of Toronto)

Deux catégories majeures du déterminisme du sexe existent chez les amniotes ; elle peut être génotypique (GSD pour Genotypic-Sex Determination) ou bien dépendante de la température d'incubation des œufs (TSD pour Temperature-Dependent Sex Determination). Nous avons proposé une nouvelle hypothèse pour expliquer la présence de TSD chez les sauropsidés ; le déterminisme des sexes sensible à la température devient quasi-neutre en comparaison d'un déterminisme génotypique lorsque la longévité des individus est grande, comme c'est le cas pour les chéloniens ou les crocodiliens. Par ailleurs une nouvelle méthode statistique a été mise au point pour décrire ce type de déterminisme du sexe. Cette méthode, appliquée à un grand nombre d'espèces, permet de mettre en évidence des différences significatives de réponse du déterminisme du sexe à la température entre différentes populations d'une même espèce. Ces paramètres évoluent très vite au sein des chéloniens et ils n'apportent pas d'informations phylogénétiques, sans doute à cause de leur caractère fortement adaptatif en réponse aux contraintes écologiques extemporanées. Enfin, les conséquences de ce type de déterminisme du sexe ont été étudiées chez la tortue luth (*Dermochelys coriacea*) en Guyane française et nous avons montré que le nombre de juvéniles femelles produit par année est une fonction dépendante de la densité de la population. Par contre cet effet n'est pas suffisant pour expliquer l'actuelle chute spectaculaire des effectifs (-600 % en 6 ans). D'autres facteurs qui pourraient provoquer cette diminution sont en cours d'étude.

4—3. *Faunistique*

Enfin, en marge des travaux sur la structure et la dynamique de populations de *Dermochelys* en Guyane française, signalons l'investissement de l'un d'entre nous (Fr. Meunier) dans des travaux sur la Biodiversité ichthyologique des eaux douces de Guyane et de diverses îles tropicales : Martinique, Réunion, en collaboration avec les travaux menés par l'IRD (Michel Jégu), l'INRA (Pierre-Yves Le Bail), le service du Patrimoine naturel du MNHN (Philippe Keith) sur la biodiversité des Poissons d'eau douce du Plateau des Guyanes et, plus précisément, de Guyane française.

Publications scientifiques

1998 (suite)

Cibert C., Fermon Y., Vallod D. et **Meunier F.J.** 1998. Morphological screening of carps, *Cyprinus carpio* ; relationship between morphology and fillet yield. *Aqua. Living Res.*, 12 (1) : 1-10.

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.* 76 : 1689-1695.

Gayet M. et **Meunier F.J.** 1998. Maastrichtian to Early Late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia : additions and comments. In « *Phylogeny and classification of neotropical fishes* », 85-110, Malabarba, L.R., R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena, & CAS. Lucana (eds), Porto Alegre (1997), Edipucrs, 603 p.

Girondot M., Delgado S. et **Laurin M.** 1998. Evolutionary analysis of « hag-fish amelogenin ». *The Anatomical Record* 252 (4) : 608-611.

Girondot M., Fouillet H. et Pieau C. 1998. Feminizing turtle embryos as a conservation tool. *Conservation Biology* 1 (2) : 353-362.

Huysseune A., Van der Eyden C. et **Sire J.-Y.** 1998. — Early development of the zebrafish (*Danio rerio*) pharyngeal dentition (Teleostei, Cyprinidae). *Anat. Embryol.*, 198 : 289-305.

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.*, 53 : 1096-1109.

Laurin M. 1998. The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. part II — vertebral centrum, costal ventilation, and paedomorphosis. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris* 19 (2) : 99-114.

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.* 18 (4) : 765-776.

Laurin M. 1998. A reevaluation of the origin of pentadactyly. *Evolution* 52 (5) : 1476-1482.

Le Guellec D. et **Zylberberg L.** 1998. Expression of type I and type V collagen mRNAs in the elasmoid scales of a teleost fish as revealed by in situ hybridization. *Connective Tissue Res.* 39 : 257-267.

Meunier F.J. et Gayet M. 1998. Rectification of the nomenclature of the genus name *Polllia* Meunier & Gayet, 1996 (Osteichthyes, Cladistia, Polypteriformes) in *Latinopolllia* nom. nov. *Cybiurn*, 22 (2) : 192.

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.* 281 (4) : 305-327.

Sire J.-Y., Marin S. et **Allizard F.** 1998. — A comparison of teeth and dermal denticles (odontodes) in the teleost *Denticeps clupeoides* (Clupeomorpha). *J. Morphol.*, 237 (3) : 237-256.

Zylberberg L., Traub W., **Buffrénil V. de**, **Allizard F.**, Arad T. et Weiner S. 1998. Rostrum of a toothed Whale : Ultrastructural study of a very dense bone. *Bone* 23 : 241-247.

1999 & sous presse

Alcobendas M. et **Castanet J.** 1999. Life history pattern and evolution inferences in *Salamandra salamandra* from the Iberian peninsula : studies on bone growth. *Herpetologica*. (sous presse).

Brito P.M. et **Meunier F.J.** 2000. The morphology and histology of the scales of Aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi) and their phylogenetical implications. *Geobios*, (sous presse).

Buffrénil V. de, **Castanet J.** et Rimblot F. 1999. Taille et âge des varans du Nil mâles (*Varanus niloticus*) à la maturité sexuelle. (*Canad. J. Zool.*). (sous presse).

Chevalier J., Godfrey M.H. et **Girondot M.** 1999. Significant difference of temperature-dependent sex determination between Atlantic and Pacific Leatherbacks (*Dermochelys coriacea*). *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*. (sous presse).

Chevalier J., Cazelles B. et **Girondot M.** 1999. Apport scientifique à la stratégie de conservation des tortues luth en Guyane française. *J. Agric. Trad. Bota Appl. Rev Ethnobiol.* 40 (1-2) (sous presse).

Esteban M., Garcia-Paris M., Buckley D. et **Castanet J.** 1999. Bone growth and age in *Rana saharica*, a water frog living in a desert environment *Ann. Zool. Fenn.* (sous presse).

Girondot M. et Pieau C. 1999. A fifth hypothesis for the evolution of temperature-dependent sex determination. *Trends in Ecology and Evolution*. (sous presse).

Girondot M. 1999 Statistical description of temperature-dependent sex determination using maximum likelihood. *Evolutionary Ecology Research* 1, 479-486.

Laurin M. et **Girondot M.**, 1999. Embryo retention in sarcopterygians, and the origin of the extra-embryonic membranes of the amniotic egg. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, Paris, 20 (sous presse).

Laurin M. et Reisz R.R. 1999. A new study of *Solenodonsaurus janenschii*, and a reconsideration of amniote origins and stegocephalian evolution. *Canadian Journal of Earth Sciences* 35 pages, 7 figures, 3 tables. (sous presse).

Laurin M., Reisz R.R. et **Girondot M.** 1999. Caecilian viviparity and amniote origins : a reply to Wilkinson and Nussbaum. *Journal of Natural History* 8 pages (sous presse).

Meunier F.J. 1999. Morphologie et structure des écailles du poisson-chirurgien *Ctenochaetus striatus* (Quoy et Gaimard, 1825) (Teleostei, Acanthuridae). *Bol. Museu Munic. Funchal*, (sous presse).

Meunier F.J., Keith P. et Le Bail P.-Y. 1999. Conserver les spécificités de l'Ichtyofaune guyanaise. *J. Agric. Trad. Bota Appl. Rev. Ethnobiol.* 40 (1-2) 239-259.

Otto M. et **Laurin M.** 1999. Osteostracan tesserae from the Baltic Middle Devonian : morphology and microanatomy. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 10 pages, 4 figures (sous presse).

Quilhac A. et **Sire J.-Y.** 1999. Spreading, proliferation and differentiation of the epidermis after wounding a cichlid fish *Hemichromis bimaculatus*. *Anat. Rec.* 254 (3), 435-451.

Ramzu M. et **Meunier F.J.** 1999. Descripteurs morphologiques de la zonation de la colonne vertébrale chez la truite arc-en-ciel (*Onchorhynchus mykiss* (Walbaum 1792), (Teleostei, salmoniformes) *Ann. Sci. Nat. (Zoologie)* 20 : 1-11.

Ricqlès A. de, Padian K., Horner J. et **Francillon-Vieillot H.** 1999. Paleohistology of the bones of Pterosaurs (Reptilia : Archosauria) : anatomy, ontogeny and biomechanical implications. *Zool. J. Linn Soc. London.* (sous presse).

Sire J.Y., **Girondot M.** et Babiar O. 1999. Marking zebrafish using scale regeneration *J. Exp. Zool.* (sous presse).

Chapitres d'ouvrages

Meunier F.J. et Boujard T. 1999. Checklist of fishes living in the Arataye River and their space-time organization. In « *Nouragues, Dynamics and Plant-Animal interactions in a neotropical rain forest* ». F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry eds. Kluwer Acad. Publ., Monographiae Biologicae series. (sous presse).

Participations à des Congrès

1998 (suite)

Chevalier J., Desbois X. et **Girondot M.** 1998. The reason of decline of Leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in French Guiana : an hypothesis. In : Miaud C., Guyétan R., 9th Ordinary General Meeting, *Societas Europaea Herpetologica*, 24-30 août 1998, Chambéry, France. (sous presse).

Delgado S., **Sire J.-Y.** et **Girondot M.** 1998. Evolutionary analysis of non-mammalian amelogenin genes. In Sixth International Conference on the Chemistry and Biology of mineralized tissues (Vittel, septembre 1998) (poster).

Girondot M. et Casane D. 1998. Détection d'une évolution darwinienne positive sur les gènes de l'amélogénine humaine. Première journée française sur les tissus minéralisés, Lyon, janvier 1998 (communication orale).

Girondot M. et Garcia J. 1998. Senescence and longevity in turtles : What telomeres tell us. In : Miaud C., Guyétan R., 9th Ordinary General Meeting, *Societas Europaea Herpetologica* 24-30 août Chambéry, France. 8 pages, 2 figures (sous presse).

Girondot M. et Tucker A. 1998. Density-dependent hatchling sex-ratio in Leatherbacks (*Dermochelys coriacea*) on a French Guiana nesting beach. In Proceedings of the Sixteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, R. Byles and Y. Fernandez, eds. (Hilton Head, GA : US Dep. Commer. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-412), pp. 55-57.

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. (Abstract).

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. (Abstract).

Ricqlès A. de, Horner J.R. et Padian K. 1998. Growth dynamics of the Hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*. 58th Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontologists, Snowbird, Utah, September 1998. *Journ. Vertebrate Paleontol.* 18 (3, supplément) : 72 a (Abstract).

Sire J.-Y., Marin S. et **Allizard F.** 1998. Tooth and odontode (extra-oral tooth) structure in the teleost fish *Denticeps clupeioides*. 6th Int. Conf. on the Chemistry and Biology of Mineralized Tissues. Vittel, France, novembre (poster).

1999

Delgado S., **Sire J.-Y.**, et **Girondot M.** 1999. Apports phylogénétiques à l'analyse structurale et fonctionnelle des amélogénines. Deuxièmes journées françaises de Biologie des Tissus Minéralisés. Versailles, 8-9 mars 1999, p. 57 (poster, abstract).

Girondot M., **Delgado S.**, **Sire J.-Y.**, et **Laurin M.** 1999. Datation moléculaire de l'acquisition de matrices des tissus minéralisés chez les Vertébrés. Deuxièmes journées françaises de Biologie des Tissus Minéralisés. Versailles, 8-9 mars 1999, p. 85 (abstract).

Girondot, M. 1999. Évolution de la détermination du sexe chez les sauropsidés. Colloque « Comportement et traits d'histoire de vie : approche macroévolutive », 11 et 12 janvier 1999, Université Paris 6, Paris.

Laurin M. 1999. Travaux récents sur l'évolution et la paléocéologie des stégocéphales. Réunion Annuelle de la Société Herpétologique de France, Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, Poitiers, 1-5 juillet 1999 (abstract).

Laurin M. et Reisz R.R. 1999. A new study of *Solenodonsaurus janenschii*, and a reconsideration of amniote origins and stegocephalian evolution. in Major events in early vertebrate evolution : palaeontology, phylogeny and development. Joint meeting of The Natural History Museum and the Systematics Association. The Natural History Museum, London, 8-9 avril 1999, p. 47 (abstract).

Meunier F.J., Béarez P. et **Francillon-Vieillot H.** 1999. Some morphological and histological aspects of hyperostosis in the Equatorian marine fish *Prionotus stephanophrys* (Teleostei, Triglidae). *Proc. 5th Indo-Pacific. Fish Conf., Nouméa.* 1997 (Séret B. & J.-Y. Sire, eds), Paris : Soc. Fr. Ichtyol., pp. 125-133.

Meunier F.J. et Gayet M., 1999. Caractéristiques morpho-anatomiques des rayons épineux des pinnules dorsaux des Polypteridae actuels. Implications paléontologiques. Journées de la Société Zoologique de France, Lille (29 juin-2 juillet 1998) Rés. de poster. (sous presse).

Meunier F.J. et **Zylberberg L.** 1999. The structure of the external layer and of the odontodes of scales in *Latimeria chalumnae* (Sarcopterygii, Actinistia, Coelacanthidae) revisited using scanning and transmission electron microscopy. *Proc. 5th Indo-Pacific. Fish Conf., Nouméa.* 1997 (Séret B. & J.-Y. Sire, eds), Paris : Soc. Fr. Ichtyol. pp. 109-116.

Meunier F.J. et **Francillon-Vieillot H.** 1999. Histological structure of the caudal spine of the Surgeon fish *Ctenacanthus striatus* (Teleostei, Acanthuridae). *Proc. 5th Indo-Pacific. Fish Conf., Nouméa.* 1997 (Séret B. & J.-Y. Sire, eds), Paris : Soc. Fr. Ichtyol. pp. 117-124.

Ricqlès A. de. 1999. Données paléontologiques récentes sur l'origine de la tétrapodie (ou quand la « Sortie des eaux » n'est plus à l'origine des pattes). Réunion Annuelle de la Société Herpétologique de France, Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, Poitiers, 1-5 juillet 1999 (abstract).

Ricqlès A. de et **Laurin M.** 1999. The origin of tetrapods. In : Miaud C., Guyétan R., 9th Ordinary General Meeting, *Societas Europaea Herpetologica.* 24-30 août 1998, Chambéry, France, 16 pages, 2 figures. (sous presse).

Sire J.-Y., **Delgado S.** et **Bonnaud L.** 1999. L'évolution du squelette dermique des vertébrés. L'apport des études comparatives structurales et développementales à la reconnaissance d'homologies. 2^e Journées Françaises de la Biologie des Tissus Minéralisés. Versailles, France, mars 1999.

Sire J.-Y., **Quilhac A.** et Akimenko M.A. 1999. Sonic hedgehog expression during scale development and regeneration in zebrafish. 1st Europ. Meeting on zebrafish genetics and development, Tübingen, Allemagne, mars 1999 (poster).

Van der Eyden C., Huysseune A., **Sire J.-Y.** et Akimenko M.A. 1999. Expression of *msx*-genes in developing teeth of zebrafish. 1st Europ. Meeting on zebrafish genetics and development, Tübingen, Allemagne, mars 1999 (poster).

Sfeir C., Butler S., **Sire J.-Y.**, Lin E. et Veis A. 1999. Dentin phosphoproteins in zebrafish. International Association of Dental Research, Vancouver, Canada, mars 1999 (poster).

Sire J.-Y. 1999. Evolutionary origins of odontodes in living vertebrates. Major events in early vertebrate evolution — Paleontology, phylogeny and development, Londres, UK, avril 1999 (poster).

Autres Colloques et Congrès

1998 (suite)

Chevalier J. et **Girondot M.** 1998. Recent population trend for *Dermochelys coriacea* in French Guiana. In 18th International Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, A. B. Abreu and L. Sarti, eds. Mazatlan, Mexico, pp. 4 pages, 3 figures. (sous presse).

1999 et sous presse

Bro E., Chevalier J. et **Girondot M.** 1999. Capture-Marquage-Recapture models for *Dermochelys coriacea* using data of 10 years in French Guiana : a few results, some interpretations and a lot of problems. in Conservation of Guianas Shield marine Turtles (Mana, Guyane française) (sous presse).

Chevalier J., Talvy G., Lieutenant S., Lochon S. et **Girondot M.** 1999. Study of a bimodal nesting season for leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in French Guiana. In 19th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology, 2-6 mars 1999. T. Wibbels and H. Kalb, eds. South Padre Island, TX, 4 pages, 4 figures. (sous presse).

Chevalier J. et **Girondot M.** 1999. Marine turtles identification in French Guiana : Why, where and how ? In 19th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology, 2-6 mars 1999. T. Wibbels and H. Kalb, eds. (South Padre Island, TX, 4 pages, 3 figures. (sous presse).

Girondot M. 1999. Statistical description of temperature-dependent sex determination in marine turtles using maximum likelihood. In 19th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology, 2-6 mars 1999. T. Wibbels and H. Kalb, eds. South Padre Island, TX, 4 pages, 1 figure. (sous presse).

Girondot M. 1999. Introduction to the study of population dynamics of marine turtles. In Conservation of Guianas Shield marine Turtles (Mana, Guyane française) (sous presse).

Swinkels J. L., Van Nugteren P., Chevalier J., **Girondot M.** et van Tienen L. H. G. Sea turtle protection in the Guyana Shield : Optimization of collaboration and conservation. In 19th Annual Symposium on Sea Turtle Conservation and Biology, 2-6 mars 1999. T. Wibbels and H. Kalb, eds. South Padre Island, TX, 4 pages. (sous presse).

Commentaires d'ouvrages

1998 (suite)

Meunier F.J. 1998 analyse de : « *The Lancelets : A new look at some old beasts* » C. Gans, N. Kemp & S. Poss, in Israel J. Zool., 1996, 42 supplement, 446 p., in *Cybium*, 1998, 22 (3) : 244.

Meunier F.J. 1998 analyse de : « *Early vertebrates* » P. Janvier, Oxford Monographs on geology and Geophysics, 33, Oxford Science Publications, 1996, 393 p., in *Cybium*, 1998, 22 (3) : 284.

Meunier F.J. 1998 analyse de : « *The diversity of fishes* » G.S. Halfman, B. Collette & D.E. Facey, Blackwell Science ed., 528 p. in *Cybium*, 1998, 22 (4) : 308.

1999 et sous presse

Meunier F.J. 1999 analyse de : « *Premiers vertébrés et Vertébrés inférieurs* » H. Lelièvre, S. Wenz, A. Bliciek & R. Cloutier, 1995, Geobios, Mémoire spécial N° 19, 409 p. in *Cybium*, 1999, 23 (1) : 4.

Meunier F.J. 1999 analyse de : « *Méduses* » J. Goy & A. Toulemeont, 1997, Collection Abyse, N° 5, Musée Océanog. Monaco (éd.), 159 p. in *Cybium*, 1999, 23 (1) : 28.

Meunier F.J. 1999 analyse de : « *Les poissons de mangrove du lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie* » P. Thollot, ORSTOM (Éd.), 1996, 321 p. in *Cybium*, 1999, 23 (1) : 84.

Meunier F.J. 1999 analyse de : « *Aménagement piscicole des eaux douces* » J. Arrignon, Techn. & Doc., Lavoisier, 1998, 5^e éd. Paris, 589 p. in *Cybium*, 1999, 23 (1) : 84.

Diffusion et valorisation des connaissances

1998 (suite)

Chevalier J. et **Girondot M.** 1998. Dynamique de pontes des Tortues luths en Guyane française durant la saison 1997. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 85-86 : 5-19.

Deniel C. et **Meunier F.J.** 1998. Jacqueline Lahaye (1921-1998). *Cybium*, 22 (4) : 307.

Lim P., **Meunier F.J.**, Noël P.Y. et Pezold F. 1998. Atlas des poissons et des crustacés d'eau douce de la Martinique. INP-ENSA Toulouse, Document préparatoire, 98 pp.

Laurin M. La vie au Secondaire. *La Recherche*, Décembre 1998 : 82.

Ricqlès A. de. Les sciences du crâne *in* le Temps des Sciences. Émission de Radio France Culture : 8 décembre 1998.

1999 & Sous-presse

Castanet J. 1999. Reproduction par une très vieille vipère à cornes, *Cerastes cerastes* (L.) (Reptilia Viperidae) en captivité. *Bull. Soc. Herp. Fr.* n° 89, 47-54.

Chevalier J., Cazelles B. et **Girondot M.** 1999. Apports scientifiques à la conservation des Tortues luths en Guyane française. *J. Agric. Trad. Bota. Appl.* 40 (1-2). (sous presse).

Laurin M. Recent work on stegocephalian evolution. *Bulletin of the Canadian Association of Herpetologists*, 5 pages, 3 figures (sous presse).

Laurin M. Crâne. In Encyclopédie Encarta (CD-ROM pour Windows 95, Windows 98, ou Windows NT).

Laurin M. Oreille. In Encyclopédie Encarta (CD-ROM pour Windows 95, Windows 98, ou Windows NT).

Laurin M. *Ichthyostega* et autres stégocéphales du Dévonien. In Encyclopédie Encarta (CD-ROM pour Windows 95, Windows 98, ou Windows NT).

Meunier F.J. 1999. Des coelacanthes en Indonésie. « L'année scientifique », *Encyclopedia Universalis*, 291.

Ricqlès A. de. Les dents des poissons et des Amphibiens actuels et fossiles *in* Les dents de la vie — Émission de Radio Suisse Romande : 27 avril 1999.

Ricqlès A. de. Les animaux à la conquête du ciel. *La Recherche* n° 317, N° spécial : « les frontières du vivant » février 1999 pp. 118-123.

Ricqlès A. de. L'origine des Oiseaux. *In Encyclopédie Axis* Hachette, Paris, pp. 260-261.

ANNEXES

Collaborations avec des chercheurs français et étrangers (et leurs visites au laboratoire)

1998-1999 (avant le 30 juin)

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

Dr. **Ariane Burke** (University of Manitoba, Winnipeg, Canada). Reçue en tant que Professeuse invitée, Paris 6. Printemps 99. (Analyse expérimentale de la dynamique de croissance osseuse et dentaire chez des jeunes porcs).

Professeur **Dennis Carter** (Dept. of Biomechanical Engineering and Orthopaedics, Université de Stanford, Californie), Professeur invité au Collège de France, octobre-novembre 1998. (Mécanobiologie et biomécanique osseuse).

Dr. **Matthew H. Godfrey** (Université de Toronto, Canada et projet Tamar (Brésil) (stratégies adaptatives, chéloniens).

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

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

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

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

Professeurs **R. Peterkova** et **M. Peterka**. (Université Charles. Prague, Rép. Tchèque). (Étude du développement des dents de *Crocodylus niloticus*.)

Dr. **Martin Sander**. (Université de Bonn, Allemagne). (Péléohistologie des sauropodes) (visite en janvier 1999).

Professeur **C. Sfeir**. (Université de Portland, USA). (Expression de la sialoprotéine dentinaire chez le *Danio*).

Professeur **Wolfie Traub**. (The Weizmann Institute. Department of Structural Biology, Rehovot, Israel) (visite en juin 1999). (Tissu osseux hyperdense).

Missions lointaines ou à l'étranger

1998 (suite)

Girondot M. Mission dans la réserve Naturelle de l'Amana (Guyane française) mars 1998.

Ricqlès A. de. Mission aux USA, 22 septembre-10 octobre 1998. Travail au Museum of the Rockies, Montana (Prof. **J. Horner**) et participation à la réunion de la Society of Vertebrate Paleontologists (SVP) : Snowbird (Utah) (une communication).

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

Sire J.-Y. deux missions d'une semaine à l'Université de Gand, Belgique dans l'équipe du Prof. A. Huysseune. Financement : PICS (CNRS) et MCF (Belgique).

1999 (avant le 30 juin)

Ricqlès A. de. USA, février 1999. Participation au Colloque « New perspectives on the Origin and early Evolution of Birds » et à l'exposition « China's feathered dinosaurs », Peabody Museum (Yale University) (Professeurs **J. Ostrom** et **J. Gauthier**) et visite au Museum of Comparative Zoology (Harvard University) (Professeurs **F. Crompton** et **S. J. Gould**) (un séminaire).

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

Directions de thèses

1999

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

Delgado Sidney. Étude de l'expression du gène de l'amélogénine lors du développement des dents et des ostéodermes de reptiles. Direction **J.-Y. Sire/ M. Girondot**.

Liste des étudiants en stage de formation initiale

Licence/Maîtrise ou assimilés

1999 : **Billès Laura** (Univ. P&M Curie). Tuteur **J.Y. Sire**.

Curry Kristina Ann (Étudiante en PhD., State University of New York at Stony Brook, Department of Anatomical Sciences). Stage d'un mois du 8 janvier au 12 février 1999. Analyse de résultats expérimentaux relatifs à la dynamique de croissance des os longs d'Autruches et d'Emeus. (Coll. **J. Castanet**, **J. Cubo** et **A. de Ricqlès**).

Murillo Anna (Université de Barcelone, Stage Erasmus 1999). Étude squelettochronologique d'une population saharienne de *Bufo mauritanicus*. Mise au point de la révélation du polymorphisme par les microsattellites. (Tuteurs **H. Francillon-Vieillot**, **J. Castanet** et **M. Girondot**).

Puterflam Julie. Maîtrise de Sc. Nat. Paris 6. Traits d'histoire de vie chez *Plethodon jordani*, (Urodèle, plethodontide) par étude squelettochronologique de deux populations allopatriques des montagnes Appalaches (Tuteurs **H. Francillon-Vieillot** et **J. Castanet** ; Coll. A. Hash et R. Bruce)

Tournillon Sophie. Licence Sc. Nat. Paris 6. Étude des structures d'âges chez deux populations de serpents, *Elaphe longissima* et *Coluber viridiflavus* du sud-ouest de la France. (Tuteur **J. Castanet** ; Coll. G. Naulleau et X. Bonnet).

Mémoires de DEA et assimilés

1998 : **Delgado Sidney.** Étude de l'expression du gène de l'amélogénine lors du développement des dents et des ostéodermes de reptiles (tuteur **M. Girondot**).

1999 : **Khemiri Sana** (ENSA Rennes). Mémoire de DAA. Étude comparative de la structure des écailles chez les Gadiformes : intérêt systématique-phylogénétique (tuteurs **L. Zylberberg** et **F.J. Meunier**).

Stages Post-doctoraux et stages Érasmus

1999 : **Dr. Jorge Cubo** (Université de Barcelone, Département de Biologie animale, « Groupe de biomécanique »). En stage post-doctoral au Laboratoire pour deux ans (1999-2000). Les recherches entreprises portent sur la dynamique de croissance des os longs des oiseaux en relation avec les contraintes internes et externes qui leur sont associées (Coll. **J. Castanet**).