

## One hundred years after Marey: some aspects of Functional Morphology today

## Cent ans après Jules-Étienne Marey : Aspects de la morphologie fonctionnelle aujourd'hui

### Avant-propos

La morphologie fonctionnelle constitue aujourd'hui un vaste domaine de recherche interdisciplinaire, dont un des champs le plus notable est l'étude de la locomotion animale et humaine. Au-delà de ses aspects fondamentaux, cette recherche débouche sur une multitude d'applications, qu'il s'agisse de l'analyse du geste sportif, de la réalisation de « prothèses intelligentes », de robotique ou de modélisation du mouvement chez les formes actuelles ou fossiles. La paléontologie et l'évolution sont directement impliquées, qu'il s'agisse de reconstituer la locomotion de préhominiens, celle d'organismes disparus spectaculaires, comme les dinosaures, ou même la transformation des caractéristiques locomotrices, ou d'autres fonctions, le long des lignées évolutives.

Les travaux originaux ici réunis ont pour base les communications présentées au Collège de France les 29 et 30 avril 2004, lors d'un séminaire de la Chaire de biologie historique et évolutionnisme, organisé avec le concours de l'ensemble des personnels du FRE 2696 (CNRS/MNHN/université Paris-6/Collège de France), auxquels se sont joints d'autres collègues, que nous remercions de leur participation. Cette réunion a été placée sous le haut patronage de la « Commémoration nationale du centenaire de la mort de Jules-Étienne Marey » (ministère de la Culture). Pour diverses raisons, certaines des communications présentées lors du séminaire n'ont pu être reprises ici, mais ce fascicule s'est en revanche enrichi de quelques contributions supplémentaires, qui n'avaient pu alors être présentées.

### Foreword

Functional Morphology is currently a broad interdisciplinary field of research, a noticeable domain of which is the study of animal and human locomotion. Beyond its basic aspects, this research opens onto several applied fields of biology, such as the analysis of motion in sports, design of 'clever' prosthetic apparatuses, robotics, and kinetic modelling in extant or extinct forms.

Palaeontology and Evolution are obviously involved, as for example reconstructing the locomotion of fossil hominids or of dinosaurs, or even analysing the evolutionary changes in locomotory and other functional characteristics among evolving clades.

Most of the papers published herein were presented during a seminar held at the 'Collège de France', 29 and 30, April 2004, organized under the aegis of the National Commemoration of the Centenary of the Death of Étienne-Jules Marey by the French Ministry of Culture.

Étienne-Jules Marey (1830–1904) is well known worldwide as one of the founding fathers of the scientific study of animal locomotion, and to some extent, of motion pictures [3,17]. In France, most of his scientific and technical heritage has been appropriated by Physiology, in spite of the fact that many aspects of Marey's works can hardly be recognized as typical physiology, as we understand it today after a century of the evolution of this science. We feel that at least a part of Marey's intellectual and practical heritage is rather kin to a comparative and potentially evolutionary approach roo-

Jules-Étienne Marey (1830–1904), qui occupa la Chaire « *d'histoire naturelle des corps organisés* » au Collège de France de 1869 à sa mort en 1904, est l'un des plus remarquables pionniers de l'analyse scientifique de la locomotion animale et l'un des inventeurs de la cinématographie [3]. On se souvient peut-être surtout de Marey comme d'un physiologiste, expérimentateur hors pair, acharné à enregistrer par les moyens mécaniques et graphiques de son temps diverses caractéristiques de l'organisme animal vivant [3,17]. Au travers de l'institut Marey, c'est sans doute la physiologie qui, en France, a recueilli et fait fructifier une grande partie de l'héritage intellectuel et technique de Marey. Le but et l'originalité du séminaire – et des travaux ici réunis – est toutefois de mettre l'accent sur une postérité du génie scientifique de Marey qui ne se laisse pas facilement décrire comme de la physiologie à strictement parler, telle que nous pouvons la concevoir aujourd'hui, au travers de son évolution tout au long du XX<sup>e</sup> siècle. Il nous a semblé que la physiologie proprement dite ne constituait qu'une partie de l'héritage scientifique de Marey et qu'à côté d'elle se situait une dimension comparative et potentiellement évolutionniste, liée à l'étude de l'organisme complet, et que l'on peut approximativement qualifier de *Morphologie fonctionnelle*.

Jean-Pierre Gasc présente ici, dans sa généralité, l'historique et la problématique de ce vaste champ disciplinaire, ou plutôt transdisciplinaire, qu'est la morphologie fonctionnelle [7,8]. L'observation de l'organisme animal complet, vivant, en interaction avec son environnement, met immédiatement en évidence un certain nombre de comportements caractéristiques, au nombre desquels se situe la locomotion. On donne souvent le nom de « fonctions » à ces actions ou aptitudes biologiques : ainsi, la fonction locomotrice, qui répond à l'aptitude au déplacement dans le milieu, mais aussi la fonction manducatrice par laquelle l'appareil buccal va prélever dans l'environnement et traiter le « carburant » nécessaire au métabolisme. La réalisation de toutes ces fonctions biologiques est évidemment sous-tendue par la présence de structures organiques spécifiques, au moyen desquelles elles sont réalisées. Chacun est familier de ce dualisme *structures/fonctions*. Notons qu'il organise toute la classification des sciences biologiques. Au niveau de l'organisme et de ses constituants principaux, ce dualisme s'exprime par l'opposition familière entre anatomie et physiologie, mais il serait facile de retrouver cette même dualité à tous les niveaux d'intégration du vivant. La réflexion sur les rapports entre structures en fonctions, semée d'embûches épistémolo-

ted in the study of the organism as a whole, and that can be approximately defined as *functional morphology*.

An overview of the historical development of this trans-disciplinary field is offered here by Gasc [7,8]. Functional morphology deals simultaneously with the structural as well as the functional aspects (and disciplines) of biology and how they interact, and is mainly involved in analysing how some major biological functions of the living organism, such as locomotion, are actually accomplished by animals in their natural environments. Of course, functional morphology also deals with similar issues transposed to fossils, where generally only a part of the structural bases of functions remains available for analysis [23,25].

Because it analyses functions in the context of the whole phenotype interacting with its environment, functional morphology has obviously not shared the twentieth century's race towards biological reductionism that has triumphed with modern molecular genetics. Accordingly it has been resented as an obsolete approach and often pushed out of the mainstream of biological research and teaching. However, as Marey himself showed so well [17,19], functional morphology involves methodological reductionism as much as any 'modernist' part of biology does, but it deals with physics rather than with (bio)chemistry. For Marey, in order to understand animal motion, it is necessary to reduce the organism to a series of significant segments, joints, levers and vectors. One has to track the mechanical forces, their point of exercise, their intensity, direction, duration, and how they act successively and cyclically within a rigorous kinematic process. One has to reduce the apparent complexity of the organism's behaviour to the general laws of classical (Newtonian) physics. The ultimate consequences of this perfectly rational program are the possibilities of numerical models and virtual reconstruction of motions, as robotics, informatics and synthetic images in motion pictures are demonstrating every day.

According to the papers presented herein, one can discover how the general principles put forward by Marey now open more and more diverse and precise applications, thanks to the tremendous technical progress currently available. For instance, it has now become possible to quantify the cost of locomotion and to report it within the general energy budget of an organism as it behaves in its environment [18]. Such studies allow us to analyse comparatively the efficiency of various anatomical structures, making more objective assessments of 'functional adaptations' or 'design' possible. Obviously, this has far-reaching consequences for the understanding of 'life-history traits', and accordingly for

giques, conduit immédiatement à la notion d'*adaptation*, un autre concept clé de la biologie évolutionniste, dont il ne peut manquer d'être question, implicitement ou explicitement, dans tous les travaux ici présentés.

Ainsi, la morphologie fonctionnelle peut-elle apparaître comme un domaine hybride, une interface entre disciplines structurales et fonctionnelles, s'intéressant d'abord à comprendre la réalisation concrète de grandes fonctions biologiques, notamment celles de la vie de relation, chez l'organisme complet en situation dans son environnement naturel. Bien entendu, elle s'intéresse aussi à la transposition de ces relations structuro-fonctionnelles chez les organismes fossiles, chez qui seules, en général, les structures demeurent (en partie) disponibles pour analyse [23,25]. La morphologie fonctionnelle ressort des disciplines structurales de la biologie : d'abord, évidemment, de l'anatomie comparée et, au-delà d'elle, d'autres disciplines structurales, telles que l'histologie et la cytologie, mais aussi de la systématique dont elle crée et utilise à la fois les objets : les caractères du phénotype et les taxons. Aux disciplines fonctionnelles – physiologie, éthologie, écologie... – la morphologie fonctionnelle emprunte nombre de concepts et techniques, en les appliquant toujours à ce niveau on ne peut plus concret de l'organisation biologique qu'est le phénotype, c'est-à-dire l'organisme individuel.

On voit par là que la morphologie fonctionnelle semble à première vue contredire l'une des approches les plus fructueuses, et les plus obstinément poursuivies par la biologie depuis deux siècles, celle du réductionnisme. S'intéressant en effet à l'organisme dans sa totalité intégrée, la morphologie fonctionnelle a semblé ne pas pouvoir se situer dans le puissant courant réductionniste qui a entraîné la biologie au XX<sup>e</sup> siècle, pour triompher définitivement avec la génétique moléculaire contemporaine. Ainsi, trop vite taxées de passéistes, les recherches en morphologie fonctionnelle ont-elles été peu soutenues – une politique qui s'est manifestée avec continuité, tant dans les choix des décideurs de la recherche, que dans les programmes des enseignements supérieurs. D'où la situation actuelle préoccupante où la morphologie fonctionnelle n'occupe plus qu'une position relativement marginale au sein de nos institutions et établissements de recherche.

Et pourtant, à y bien regarder, la morphologie fonctionnelle participe du réductionnisme méthodologique aussi franchement que la biochimie ou que toute autre discipline biologique dite moderniste, et Marey nous en offre justement le plus éclatant exemple [17,19]. Le réductionnisme méthodologique de Marey, et après lui de

our estimates of the adaptive mechanisms involved in evolutionary processes.

Analyses of locomotory motions in connection with the morphology of the organs involved have made great progress, as shown here by various papers on extant [2, 5,12,13,24] and extinct [1] mammals. Similar approaches outside mammals are exemplified here in the aquatic locomotion of fishes [21] and Chelonians [6], and in terrestrial locomotion among extant and extinct archosaurs, including birds [20] and non-avian dinosaurs [14].

The function of grabbing, so extensively developed among primates, is comparatively analysed here [22] with obvious direct palaeontological implications.

Locomotory functions are linked to an especially important effector system, the skeletal system, the importance of which is practically enhanced in functional morphology because its study opens a unique 'window' towards palaeontological–evolutionary prospects [23, 25]. One will find herein various contributions dealing with very different aspects of the functional analysis of the skeleton and its specific tissues, among early tetrapods [16], mammals [4], and birds [20].

Finally, the role of neuromotor integration cannot be neglected. Musculoskeletal systems (of which only the skeletal part is usually available from fossils) are only the effector (downstream) parts of a 'loop' formed by the organism and its environment [7], but a main part of it is formed by the (upstream) sensory organs, centripetal (sensitive) wirings, and CNS processors [26]. One will find here some general illustrations of such aspects, framed in onto- [15] and phylogenetic [11] approaches.

But the functional morphology that stems from Marey's work should also challenge us from another point of view. Functional morphology includes 'function', a concept universally used in biology, but that nevertheless remains problematic. To account, as biologists do, for the actual occurrence of a given organic device by the roles or functions it plays in the organism raises problems for the philosopher. Indeed, behind functionalism is the ever-present issue of finalism, an old problem that, following Aristotle's 'final causes', has fed almost 25 centuries of philosophical debates. At each and every level of integration in biology, from molecules to ecosystems, structures and functions appear at the same time as opposing but also complementary causes, even in the expression 'living being' [23]. In other words, as Wainwright humorously put it: "structures without functions are corpses, functions without structures are ghosts" [27]. Everybody is familiar with this structure/function dualism, which currently organizes

toute la morphologie fonctionnelle, ne participe pas de la chimie, mais plutôt de la physique. Chez Marey, pour comprendre le mouvement, la locomotion animale, il convient de réduire l'organisme à une série de segments, d'articulations, de leviers, de vecteurs représentatifs. Il faut repérer les forces, leurs points d'application, leur intensité, leur durée, et comment elles s'exercent successivement et cycliquement dans le cadre d'une cinématique rigoureuse. En somme, il ne s'agit de rien moins que de réduire la complexité apparente du mouvement animal aux lois et principes généraux de la physique classique déterministe. Programme parfaitement rationaliste, dont les conséquences ultimes sont aujourd'hui la possibilité de calcul et de reconstitution virtuelle du mouvement, telles que la robotique, l'informatique, la cinématographie par images de synthèse et les prothèses intelligentes nous le montrent désormais chaque jour.

Au fil des travaux présentés ici, on peut comprendre comment les principes rationnels qui guidèrent les premières analyses de Marey trouvent désormais, au travers de fantastiques progrès techniques, des applications de plus en plus précises et variées. Il devient désormais possible, par exemple, d'évaluer le coût métabolique d'une fonction telle que la locomotion, et de reporter celui-ci au sein du bilan énergétique global de l'organisme en situation dans son environnement [18]. De telles quantifications permettent, par voie comparative, d'évaluer l'efficacité de tel ou tel dispositif ou *design* anatomique, objectivant ainsi la notion d'adaptation fonctionnelle. Il est évident que de telles études ont un retentissement direct sur la compréhension des « traits d'histoire de vie » et corrélativement sur notre vision des mécanismes adaptatifs mis en jeu dans l'évolution.

L'analyse des mouvements locomoteurs dans leurs relations avec la morphologie des organes effecteurs a bénéficié des progrès de la technique dans des perspectives très variées, comme le montrent ici divers travaux intéressants les mammifères actuels [2,5,12,13,24] et fossiles [1]. La locomotion chez les vertébrés non mammaliens donne également lieu à une multitude de travaux, dont on trouvera ici des exemples ou des synthèses à propos de formes aquatiques de grade « poisson » [21], chez les reptiles chéloniens [6] et chez les archosauriens, qu'il s'agisse de formes actuelles – oiseaux [20] –, ou fossiles – dinosaures non aviens [14]. La fonction de préhension, particulièrement développée chez les Primates, donne lieu ici à une analyse comparative [22], dont les implications paléontologiques sont directes.

the classification of biological sciences. The classical tension between anatomy and physiology is well known at the organismal level from this point of view, but it would be easy to extend it to all levels. Issues of structure/function relationships, replete with epistemological traps, immediately lead to the concept of *adaptation*, another key concept of evolutionary biology that is dealt with here, implicitly or explicitly, in every contribution.

To what extent could a modern version of biological functionalism at last be set radically apart from finalism? Some philosophers have proposed answers during the last thirty years or so, and this is why the Ministry of Research launched an interdisciplinary research project on the issue of function in biological and medical sciences [10]. We have set the present volume within this framework. As Gayon [9] shows, the modern 'etiological concept', of function, which fits within an explicit evolutionary approach, may be opposed to the 'systemic concept', which precludes any evolutionary component.

We thank all our colleagues for sharing with us their current thoughts and research on various issues of functional morphology. Of course this volume cannot cover all the various aspects of functional morphology currently being conducted worldwide. Nevertheless we hope that this volume will bring greater visibility to an interdisciplinary domain of research that, we believe, has suffered from some neglect, especially in France, Marey's country. This paradox is rooted in several institutional and historical factors related to the sociology of science, a history that deserves careful analysis. Whatever the outcome, we hope that this volume, as a part of the celebration of Marey a century after his death, will help to get things moving.

**Jean-Pierre Gasc**

**Sabine Renous**

**Armand de Ricqlès\***

*Laboratoire d'anatomie comparée, université Paris-7,*

*ER Formations squelettiques,*

*Collège de France-UMR CNRS 8570,*

*FRE 2696 (CNRS/MNHN/Paris-6/Collège de France),*

*2, place Jussieu, Case 7077,*

*75251 Paris cedex 05, France*

*E-mail address: ricqlès@ccr.jussieu.fr (A. de Ricqlès)*

Available online 11 April 2006

\*Corresponding author.

Un effecteur particulièrement important et significatif de la fonction locomotrice correspond à l'appareil squelettique, dont l'importance de l'étude est en quelque sorte démultipliée, puisqu'elle offre une fenêtre unique vers des perspectives paléontologiques et évolutives [23,25]. On trouvera ici des contributions originales dans ce domaine, envisageant l'interprétation fonctionnelle du squelette et de ses tissus constitutifs dans des perspectives variées, qu'il s'agisse de tétrapodes très anciens [16]), de mammifères [4] ou d'oiseaux [20].

Enfin, le rôle de l'intégration neuromotrice ne saurait être passé sous silence, puisqu'en dernière analyse l'appareil musculo-squelettique (dont seule la fraction squelettique est directement disponible en paléontologie) n'est que la partie effectrice (ou aval) d'un ensemble « en boucle » organisme–milieu [7], dont une partie amont capitale est représentée, tant par les organes sensoriels, que par les voies centripètes et le système nerveux central [26]. On trouvera ici diverses communications illustrant certains aspects généraux de ces problèmes, dans des perspectives ontogénétiques [15], comme phylogénétiques [11].

Mais la morphologie fonctionnelle issue de Marey doit nous interroger encore sur un autre plan. Dans « morphologie fonctionnelle », il y a « fonction », un concept universellement utilisé en biologie, comme on l'a vu, mais qui demeure néanmoins problématique. Rendre compte, comme le font les biologistes, de la présence d'une structure par la (ou les) fonction(s) qu'elle exerce au sein de l'organisme, pose problème au philosophe. En biologie, derrière le fonctionnalisme, c'est donc en réalité tout le problème du finalisme qui ne peut manquer de se profiler. Vieux problème qui, depuis les « causes finales » d'Aristote, n'a pas manqué d'alimenter presque vingt-cinq siècles de débats philosophiques. Pour le biologiste, les structures ne vont pas sans les fonctions, et réciproquement. À tous les niveaux d'intégration, de la molécule à l'écosystème, la dualité structuro-fonctionnelle s'exprime à l'évidence et l'on retrouve cette opposition, qui est aussi complémentarité indissoluble, jusque dans le syntagme d'« être vivant » [23]. Autrement dit, comme l'exprimait Wainwright avec humour : « les structures sans les fonctions sont des cadavres, les fonctions sans les structures sont des fantômes » [27].

Dans quelle mesure une vision épurée du concept de fonction biologique pourrait-elle enfin se distancier radicalement du finalisme ? Divers épistémologues ont proposé des solutions au cours des trente dernières années, et c'est pour faire le point sur cette question, que

le ministère de la Recherche a initié une ACI (action concertée incitative) interdisciplinaire sur *La notion de fonction dans les sciences humaines, biologiques et médicales* [10]. S'agissant de morphologie fonctionnelle, nous avons voulu, bien entendu, inscrire le séminaire et le présent fascicule thématique dans le cadre de cette action. Comme le montre ici Jean Gayon [9], le concept « étio-logique » de fonction, qui s'inscrit dans une dimension explicitement évolutionniste, peut être opposé au concept « systémique », qui tente d'en faire l'économie.

Nous souhaitons remercier tout spécialement l'ensemble de nos collègues de l'unité CNRS FRE 2696 pour avoir présenté un large éventail de travaux de morphologie fonctionnelle actuellement en cours au sein de l'unité, exposés qui constituent en quelque sorte la colonne vertébrale du présent numéro thématique des *Comptes rendus Palevol*. Bien entendu, ces présentations, ainsi que celles des collègues d'autres unités et institutions, que nous remercions aussi chaleureusement de leur participation, ne peuvent prétendre recouvrir la totalité du champ de tout ce qui se fait actuellement dans le domaine de la morphologie fonctionnelle. Il ne s'agit donc là que d'un aperçu des recherches variées qui se poursuivent actuellement au niveau mondial et qui, bien entendu, ne s'appliquent pas qu'aux seuls vertébrés. Notre espoir est que le séminaire d'avril 2004 au Collège de France et le présent fascicule donnent une plus grande visibilité à ce type de recherches à vocation intégrative. Celles-ci demeurent, à notre sens, trop négligées et peu soutenues dans notre pays – la patrie de Marey – pour une série de raisons institutionnelles, historiques, voire de sociologie scientifique, qui mériteraient une analyse approfondie. Souhaitons que cette réunion et ce fascicule, ainsi que les commémorations de ce centenaire, fassent évoluer les choses.

## References

- [1] C. Berge, X. Penin, E. Pellé, New interpretation of Laetoli footprints using an experimental approach and Procrustes analysis: Preliminary results, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [2] J. Bouhallier, C. Berge, Analyse morphologique et fonctionnelle du pelvis des Primates catarrhiniens : conséquences pour l'ostéotrique, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [3] L. Bull, O. Noguès, Étienne-Jules Marey, France *Illustration* 147 (1948) 89–90.
- [4] J. Castanet, Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [5] L. Decker, S. Renous, C. Berge, X. Penin, Analyse procuste du cyclogramme de la cheville: comparaison de différentes spécificités de sprint, *C.R. Palevol* 5 (2006).

- [6] M. Depecker, S. Renous, X. Penin, C. Berge, Procrustes analysis: a tool to understand shape changes of the humerus in turtles (*Chelonii*), *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [7] J.-P. Gasc, Form, Function, Transformation, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [8] J.-P. Gasc, S. Renous, A. de Ricqlès, Introduction/présentation du numéro thématique : La morphologie fonctionnelle aujourd'hui, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [9] J. Gayon, Les biologistes ont-ils besoin du concept de fonction? Perspective philosophique, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [10] J. Gayon, et al., Programme d'ACI (action concertée incitative). La notion de fonction dans les sciences humaines, biologiques et médicales, ministère de la Recherche et de l'Enseignement supérieur, Paris 2004, décision n° 04 5 693.
- [11] W. Graf, F. Klam, Le système vestibulaire : anatomie fonctionnelle et comparée, évolution et développement, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [12] R. Hackert, N. Schilling, M.S. Fischer, Mechanical self-stabilization, a working hypothesis for the study of the evolution of body proportions in terrestrial mammals?, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [13] M. Herbin, J.-P. Gasc, S. Renous, How the mice do increase their velocity? A model for investigation in the control of locomotion, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [14] J.R. Hutchinson, The evolution of locomotion in Archosaurs, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [15] M. Jamon, The early development of motor control in neonate rat, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [16] M. Laurin, D. Germain, J.-S. Steyer, M. Girondot, Données microanatomiques sur la conquête de l'environnement terrestre par les vertébrés, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [17] P. Lherminier, Images, science, mouvement. Autour de Marey, SEMIA/L'Harmattan, Paris, 2003.
- [18] B. Mc Nab, Energetics and distribution of vampires, *J. Mammal.* 54 (1973) 131–144.
- [19] E.-J. Marey, La machine animale, Germer Baillère, 1873 (réimpression : Revue EPS, Paris, 1993).
- [20] E. de Margerie, Fonction biomécanique des microstructures osseuses chez les oiseaux, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [21] F. Meunier, M. Ramzu, La régionalisation morpho-fonctionnelle de l'axe vertébral chez les Téléostéens en relation avec le mode de nage, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [22] E. Pouydebat, C. Berge, P. Gorce, Y. Coppens, La préhension chez les Primates, outils et perspectives évolutives, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [23] A. de Ricqlès, Les fossiles sont en forme : quelques aspects du problème des relations entre la forme et la fonction en Paléontologie, *Geobios (mém. spéc.)* 13 (1991) 127–134.
- [24] C. Tardieu, J. Hecquet, A. Barrau, P. Loricidon, C. Boulay, J. Legaye, R. Carlier, C. Marty, G. Duval-Baupère, Le bassin, interface articulaire entre rachis et membres inférieurs : analyse par le logiciel de visu, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [25] J.-J. Thomasson, in: *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, Cambridge University Press, 1995.
- [26] D. Viala, Evolution and behavioral adaptation of locomotor pattern generators in vertebrates, *C.R. Palevol* 5 (2006).
- [27] S.A. Wainwright, *Axis and circumference: the cylindrical shape of plants and animals*, Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 1988.

**Jean-Pierre Gasc**  
**Sabine Renous**

**Armand de Ricqlès\***

*Laboratoire d'anatomie comparée, université Paris-7,  
ER Formations squelettiques,  
Collège de France–UMR CNRS 8570,  
FRE 2696 (CNRS/MNHN/Paris-6/Collège de France),  
2, place Jussieu, Case 7077,  
75251 Paris cedex 05, France  
E-mail address: ricqlès@ccr.jussieu.fr (A. de Ricqlès)*

Disponible sur internet le 11 avril 2006

\*Auteur correspondant.

1631-0683/\$ - see front matter © 2006 Publié par Elsevier SAS pour l'Académie des sciences.  
doi:10.1016/j.crpv.2005.12.008