



Perspectives on vertebrate evolution: Topics and problems

Perspectives sur l'évolution des vertébrés : thèmes et problèmes

Avant-propos

Le colloque et ce numéro thématique

Le colloque « Perspectives sur l'évolution des vertébrés : thèmes et problèmes » a été organisé en juin dernier au Collège de France (Paris) en hommage au Professeur Armand de Ricqlès (Fig. 1) à l'occasion de son départ à la retraite. Le colloque a débuté par une session consacrée à la biographie d'Armand de Ricqlès, et à une revue de sa contribution

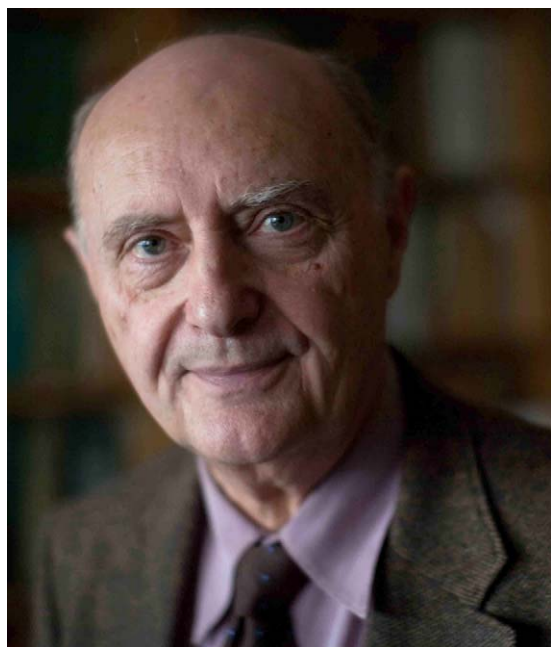


Fig. 1. Recent picture of Professor Armand de Ricqlès (taken by D. Goupy).

Fig. 1. Photographie récente du Professeur Armand de Ricqlès (prise par D. Goupy).

Foreword

The meeting and this special issue

The symposium “Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems” was held in June 2010 at the Collège de France (Paris) to celebrate the retirement of Professor Armand de Ricqlès (Fig. 1). The meeting opened with a session featuring biographies of Armand and reviews showing his contribution to histology and to the administration of science. The three following sessions focused on various topics of interest to Armand: evolution, systematics, and palaeontology. Appropriately, four sessions (of a total of eight) and 28 oral presentations (of a total of 50) were devoted to palaeohistological problems, Armand's specialty. Thus, to some extent, this event constituted the first international meeting on vertebrate palaeohistology, and coffee break discussions during this meeting triggered the organization of biennial symposia on palaeohistology (the first one, organized by M. Köhler and J. Cubo, is scheduled for July 2011 at the Institut Català de Paleontologia in Barcelona, Spain). The structure of this issue follows, to an extent, the organization of the symposium.

As noted in the masterful historical review by de Ricqlès (2006), the field of vertebrate palaeohistology was born in the first third of the 19th century with the first observations of thin sections of fossil bone and dental tissues (Agassiz, 1833–1844); histological analyses of bone tissue of extant species started much earlier, as shown by the work of Havers in 1691 (Enlow, 1963). The palaeohistological approach was frequently used (mainly by palaeoichthyologists) during the second half of the 19th century, mainly because it identified diagnostic (clade-specific) tissue types that could be a posteriori used for taxon recognition from small bone fragments (e.g. Queckett, 1849a, 1849b, 1855), and such palaeohistological works continued well into the 20th century. The aims of palaeohistology were similar to those of vertebrate palaeontology at that time.

scientifique dans les domaines de l'histologie osseuse et de la gestion de la recherche. Les trois séances suivantes ont été consacrées à des thèmes qui ont toujours intéressé Armand : l'évolution, la systématique et la paléontologie. Ensuite, un grand nombre de sessions (quatre sur huit) et de présentations orales (28 sur 50) ont été consacrées à des problèmes de paléohistologie, la spécialité d'Armand. De ce point de vue, ce colloque pourrait être considéré comme le premier congrès international de paléohistologie des vertébrés. Les échanges qui ont eu lieu pendant les pauses-café du colloque sont à l'origine d'un projet d'organisation de congrès biennaux de paléohistologie (le premier, organisé par M. Köhler et J. Cubo, est programmé pour juillet 2011 à l'Institut Català de Paleontologia à Barcelone, Espagne). La structure de ce numéro thématique suit partiellement le programme du congrès.

Comme de Ricqlès le signale dans sa révision historique de 2006, la paléohistologie des vertébrés est née dans le premier tiers du XIX^e siècle, à partir des premières observations de lames minces de tissus osseux et dentaires (Agassiz, 1833–1844). L'observation histologique de tissus osseux d'espèces actuelles a commencé bien avant cette date (voir, par exemple, les études de Havers, publiés en 1691, et cités par Enlow, 1963). L'approche paléohistologique a été souvent utilisée (surtout par des paléoichthyologistes) pendant la seconde moitié du XIX^e siècle, principalement parce que cette approche permettait d'identifier des types tissulaires constituant des caractères diagnostics (spécifiques des clades) qui pouvaient être utilisés a posteriori pour la détermination de taxons à partir de petits fragments osseux (e.g. Queckett, 1849a, 1849b, 1855). Ces travaux paléohistologiques ont été poursuivis pendant la première moitié du XX^e siècle. Les objectifs de la paléohistologie étaient similaires à ceux de la paléontologie des vertébrés à cette époque. En France, des professeurs du Muséum National d'Histoire Naturelle ont confectionné des séries de lames minces qui ont été intégrées dans les collections de tissus osseux et dentaires. L'observation de ces lames minces a été à l'origine de quelques publications (e.g. Gervais, 1875). La paléohistologie a acquis sa maturité en tant que discipline autonome au cours de la seconde moitié du XX^e siècle, avec la publication par Armand de Ricqlès d'une série d'articles où il a proposé une classification typologique et fonctionnelle des tissus osseux (de Ricqlès, 1975, 1976, 1977a, 1977b). Cette classification a une grande valeur heuristique et elle est fréquemment utilisée partout dans le monde, comme le signalent trois contributions de ce numéro thématique (Bromage et al., 2011 ; Laurin, 2011a ; Padian, 2011). Les contributions histologiques de ce congrès ont eu une orientation fonctionnelle.

Contributions biographiques

La première séance du congrès a été consacrée à deux contributions sur la biographie d'Armand de Ricqlès. Une biographie générale (Laurin, 2011a) met l'accent, d'une part, sur les publications d'Armand dans d'autres domaines que la paléohistologie, tels qu'en paléontologie (e.g. de Ricqlès et Taquet, 1982), en systématique (e.g. de Ricqlès, 1984), en évolution (de Ricqlès, 2000), en histoire des

In France, professors at the Museum national d'histoire naturelle produced a number of thin sections that were integrated into collections of bone and dental tissues. These were used in a few publications (e.g. Gervais, 1875). The field of vertebrate palaeohistology reached maturity in the second half of the 20th century with the publication by Armand de Ricqlès of a series of papers in which he proposed a typological and functional classification of bone tissue (de Ricqlès, 1975, 1976, 1977a, 1977b). This classification is of high heuristic value and is widely used around the World, as detailed in three contributions in this issue (Bromage et al., 2011; Laurin, 2011a; Padian, 2011). The histological contributions at the meeting were functionally oriented.

Biographical contributions

The biographical contributions of the first section of the meeting include a general biography of Armand (Laurin, 2011a) that emphasizes his contributions outside the field of palaeohistology, such as his palaeontological (e.g. de Ricqlès and Taquet, 1982), systematic (e.g. de Ricqlès, 1984), evolutionary (e.g. de Ricqlès, 2000), historical (e.g. de Ricqlès, 1991), and nomenclatural papers (e.g. Laurin and de Ricqlès, 2004), as well as his teaching and editorial responsibilities. A second biography (Padian, 2011) emphasizes the role that Armand played in the development of palaeohistology in the last four decades. An extensive (but probably not exhaustive) list of more than two hundred publications by Armand is also provided (Laurin, 2011b).

Evolution, systematics, and palaeontology

In this section, Goujet (2011) shatters the popular myth, initially presented by Denison (1941) but subsequently propagated in many textbooks (e.g. Liem et al., 2001), that placoderms had lungs. This appears to be a classical case of over-interpretation of poorly preserved sedimentary infilling in fossils whose propagation was facilitated by the palaeoecological interpretation of the Devonian Escuminac formation as a freshwater environment subjected to periodic drought. This is particularly important because this was the oldest claimed preservation of lungs in vertebrates, and it was also the only "evidence" suggesting that lungs had appeared before osteichthyans evolved, because chondrichthyans, lampreys, and hagfishes lack this structure (Janvier, 1996).

Lecointre (2011) emphasizes the importance of preserving phylogenetically isolated species, despite their often marginal role in ecosystems. He stresses that policies for environment protection are based on the ecological role of species but ignore their phylogenetic position, thus ignoring the great amount of information on the history of life that some rare, often threatened species represent.

Le Guyader (2011) contrasts the mechanisms of genome fluidity among the great domains of life. Whereas in eubacteria and archaeans this fluidity is based on horizontal gene transfers (the primitive condition), in eukaryotes it is based on the action of transposons (the derived condition).

sciences (de Ricqlès, 1991) et en nomenclature (e.g. Laurin et de Ricqlès, 2004) et, d'autre part, sur ses activités d'enseignement et ses responsabilités éditoriales. Une deuxième contribution (Padian, 2011) met en valeur le rôle d'Armand dans le développement de la paléohistologie au cours de ces quatre dernières décennies. Une liste détaillée (mais probablement non exhaustive) de plus de deux cents articles publiés par Armand est également jointe (Laurin, 2011b).

Évolution, systématique, paléontologie

Au cours de cette séance, Goujet (2011) réfute le mythe répandu de la présence de poumons chez les placodermes, qui a été initialement présenté par Denison (1941), puis diffusé dans plusieurs manuels (e.g. Liem et al., 2001). Il représente un cas classique de surinterprétation d'infiltration sédimentaire chez des fossiles mal préservés dont la propagation a été facilitée par l'interprétation paléoécologique de la formation Escuminac du Dévonien. Cette formation était autrefois considérée comme un environnement dulçaquicole sujet à des assèchements périodiques. La présence de poumons serait particulièrement importante, car il s'agirait des poumons les plus anciens préservés chez des vertébrés, et du seul « indice » suggérant que les poumons seraient apparus avant les ostéichthyens, car les chondrichthyens, les lamproies et les myxines ne possèdent pas ces structures (Janvier, 1996).

Lecointre (2011) présente des arguments pour justifier l'importance de préserver des espèces phylogénétiquement isolées, même si leur rôle écologique est marginal dans les écosystèmes. Il montre que les politiques de protection de l'environnement sont fondées sur le rôle écologique des espèces, mais qu'elles ignorent les positions phylogénétiques de ces dernières, négligeant donc l'énorme quantité d'informations sur l'histoire de la vie que présentent certaines espèces rares.

Le Guyader (2011) compare les mécanismes de fluidité génomique entre les grands clades. Cette fluidité est basée sur des transferts horizontaux de gènes chez les eubactéries et archées (condition primitive), tandis qu'elle est basée sur l'action de transposons chez les eukaryotes (condition dérivée).

Tassy (2011) fait une révision des progrès dans le domaine des méthodes phylogénétiques au cours des quatre dernières décennies. Il décrit comment les adeptes de la parcimonie, le maximum de vraisemblance, ou, plus récemment, les méthodes Bayésiennes, défendirent d'une façon passionnelle les avantages de leurs méthodes. Étant donné que les moléculistes préfèrent les méthodes statistiques et les morphologistes la parcimonie, le débat sur les méthodes confronte souvent ces communautés de systématiciens. L'auteur conclut avec une phrase de soutien à la méthode 3ia.

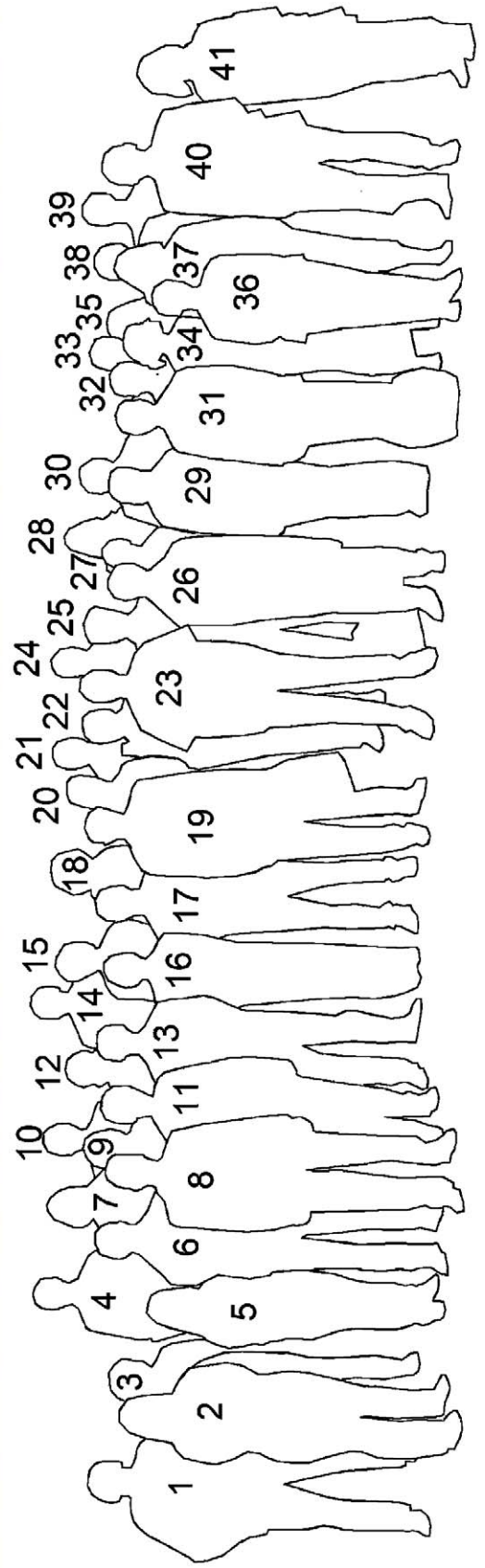
Histologie et paléohistologie

La première contribution de cette section (Meunier, 2011) est une revue de l'histodiversité d'ostéichthyens fossiles et des informations biogéographiques et

Tassy (2011) reviews the last four decades of progress on phylogenetic methods. He summarizes the growing pains in this field, in which adepts of maximum parsimony, maximum likelihood, and more recently, Bayesian methods, argued passionately for the advantages of their preferred methods. Given the preference of molecular biologists for statistical methods, and the popularity of parsimony among morphologists, this debate has also frequently opposed both communities. The author concludes with a bold, courageous statement in support of the Three-item analysis (3ia).

Histology and palaeohistology

The first contribution in this section (Meunier, 2011) reviews the histodiversity of extinct osteichthyans and various types of biogeographical and palaeobiological information that can be gathered from such data. In the second contribution, Zylberberg and Laurin (2011) show that, contrary to what was previously thought, the collagenous matrix of bone frequently fossilizes and its distribution can be studied in carefully demineralized sections, even in Palaeozoic fossils. They also suggest that dense packing of collagen fibrils as seen in some plywood-like structures favors their preservation. Bailleul et al. (2011) use a new approach to integrating palaeohistology and the analysis of the isotopic composition of bone tissues to perform palaeobiological inferences and to analyze the preservation of fossils belonging to a community of tetrapods from Las Hoyas (Lower Cretaceous of Spain). Laurin et al. (2011) present the most extensive interspecific series of illustrations of appendicular long bone cross-sections ever published, comprising over one hundred species of tetrapods. The Excel® spreadsheets that they present can be used to infer the lifestyle of extinct limbed vertebrates based on bone microanatomical and body size data. Kolb et al. (2011) show that the Middle Triassic ichthyosaur *Mixosaurus* exhibits lines of arrested growth (LAGs), as in a few other Triassic ichthyosaurs, but contrary to geologically younger ichthyosaurs that appear to have had a more continuous growth. The moderate degree of bone compactness and various morphological characters suggest that *Mixosaurus* may have been a near-shore dweller, although gaining this kind of precision in palaeobiological inferences concerning Mesozoic tetrapods is challenging (Kriloff et al., 2008). Hugi et al. (2011) focus on four Middle Triassic pachypleurosaurid sauropterygian taxa (*Serpianosaurus mirigiolensis* and three species of *Neusticosaurus*). For one of these taxa (*Neusticosaurus edwardsii*), they propose a bold new interpretation of the life cycle, according to which fast growth continued after sexual maturity was reached, apparently as in the marine iguana *Amblyrhynchus cristatus*. A histological description of osteodermin, an enamel-like tissue, in the osteoderms of a fossil anguid lizard is provided by de Buffrénil et al. (2011). The interpretation of this structure as an “enamel-like” tissue has important developmental implications. For instance, epidermal cells of ectodermic origin may have been involved in osteoderm morphogenesis. In the sole paper on dinosaurs in this issue, Horner and Lamm (2011)



paléobiologiques obtenues à partir de ces données paléohistologiques. Dans la seconde contribution, Zylberberg et Laurin (2011) montrent que, contrairement à ce qu'on pensait jusqu'à présent, la matrice extracellulaire collagénique est fréquemment fossilisée et que son organisation spatiale peut être observée sur coupes après une soigneuse déminéralisation même chez des fossiles du Paléozoïque. Ils suggèrent également que les fibrilles de collagène formant des structures compactes comme les contre-plaques sont les mieux conservées. Bailleul et al. (2011) utilisent une nouvelle approche qui intègre la paléohistologie et l'analyse de la composition isotopique des tissus osseux dans le but d'effectuer des inférences paléobiologiques et d'analyser l'état de préservation d'un échantillon de fossiles appartenant à une communauté de tétrapodes de Las Hoyas (Crétacé inférieur d'Espagne). Laurin et al. (2011) présentent la plus grande série d'illustrations de sections transversales d'os longs appendiculaires jamais publiées, où sont représentées plus d'une centaine d'espèces de tétrapodes. Leur contribution montre également les feuilles de calcul Excel[®] obtenues à partir de données de la microanatomie osseuse et de la taille corporelle qui peuvent être utilisées pour inférer le mode de vie de vertébrés tétrapodes disparus. Kolb et al. (2011) montrent que l'ichthyosaure *Mixosaurus* du Trias moyen possédait des lignes d'arrêt de croissance (LACs), comme d'autres ichthyosaures du Trias, contrairement aux ichthyosaures plus récents, caractérisés par une croissance plus continue. La compacité osseuse modérée et d'autres caractères morphologiques suggèrent que *Mixosaurus* habitait dans un milieu côtier, bien que ce type d'inférence paléobiologique fine fondée sur la microanatomie osseuse doit être acceptée avec des réserves (Kriloff et al., 2008). Hugi et al. (2011) présentent une étude sur des sauroptérygiens pachypleurosauridés du Trias moyen (*Serpianosaurus mirigiolensis* et trois espèces de *Neusticosaurus*). Ils proposent une nouvelle interprétation du cycle de vie de *Neusticosaurus edwardsii* : la croissance rapide de ce taxon se poursuivrait après l'acquisition de la maturité sexuelle, apparemment comme chez l'iguane marin actuel *Amblyrhynchus cristatus*. Une description histologique de l'ostéoderme, un tissu similaire à l'émail dentaire présent dans les ostéodermes d'un squamate fossile, est fournie par de Buffrénil et al. (2011). L'interprétation de cette structure comme un tissu similaire à l'émail a des implications développementales importantes. Par exemple, des cellules épithéliales d'origine

describe the histological processes that transformed the *Triceratops* frill in ontogeny, as negative growth turned a solid, thick frill into a thinner, fenestrated structure. Obviously, some resorption had to take place, and this is visible at the histological level.

Several papers deal with mammals. Lambert et al. (2011) describe the morphological and histological diversity of the rostrum of beaked whales (Ziiphiidae), based on extant and fossil (Neogene) material. Despite this new study, the function of the hypermineralization of the rostrum of the ziphiid *Mesoplodon densirostris*, previously described (Zylberberg et al., 1998), remains poorly understood. Marín-Moratalla et al. (2011) use skeletochronology to show that the extinct insular caprine bovid *Myotragus balearicus* reached sexual maturity much later than most other bovids and attribute this drastic change in life history to limiting constraints on the islands that it inhabited. These life history traits may also explain the extinction of this taxon in the Late Pleistocene. Marcolini et al. (2011) quantify the relationship between the relative thickness of radial enamel and the lifestyle in *Arvicola* to infer lifestyle of extinct *Arvicola* populations. The lifestyles observed in extant populations, and inferred in extinct ones from the relative thickness of radial enamel, are used to model evolutionary patterns in lifestyle. García-Martínez et al. (2011) focus on problems in using osteohistological data to infer life history and physiological traits in mammals, in which this procedure is more difficult than in amphibians and sauropsids. To mitigate these difficulties, they analyze the relationships among life history traits and bone histology in dormice, a good model study due to their long lifespan, marked physiological cycles and negligible bone remodeling. The title of the contribution by Bromage et al. (2011), Signposts ahead: Hard tissue signals on rue Armand de Ricqlès, is a metaphor based on the fact that one of the major contributions of Armand de Ricqlès to bone histology is that bone tissue contains signals (signposts) related to phylogeny and/or to function (physiology, growth, etc.). Bromage et al. (2011) focus on such signposts, such as incremental features representing biological rhythms.

Conclusion

The symposium "Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems" (Fig. 2) and this thematic issue of the *C.R. Palevol* show that palaeohistology is a very active

Fig. 2. Group picture taken by at the meeting "Perspectives on vertebrate evolution: topics and problems" (© Patrick Imbert, Collège de France). The participants shown are: 1, John R. Horner; 2, Sarah Werning; 3, Shoji Hayashi; 4, Romain Amiot; 5, Federica Marcolini; 6, Emmanuel de Margerie; 7, Joane Pouech; 8, Michel Laurin; 9, Dorota Konietzko-Meier; 10, Torsten Scheyer; 11, Estelle Bourdon; 12, Christen D. Shelton; 13, Koen Stein; 14, P. Martin Sander; 15, Pascal Tassy; 16, Alexandra Hous-saye; 17, Damien Germain; 18, Kevin Padian; 19, Armand de Ricqlès; 20, Jacques Gauthier; 21, Guillaume Leconte; 22, Adria Casinos; 23, Timothy G. Bromage; 24, unidentified; 25, Jacques Michaux; 26, Pierre Brezellec; 27, Louise Zylberberg; 28, unidentified; 29, Meike K. Kohler; 30, Roland Stockmann; 31, Andrew Lee; 32, Michel Monbaron; 33, Vivian de Buffrénil; 34, Kristina Curry Rogers; 35, Émilie Lang; 36, Maitena Dumont; 37, Sophie Sanchez; 38, Ronan Allain; 39, Olivier Lambert; 40, Jorge Cubo; 41, Cayetana Martínez-Maza.

Fig. 2 Photographie de groupe prise lors du colloque « Perspectives sur l'évolution des vertébrés : thèmes et problèmes » (© Patrick Imbert, Collège de France). Les participants visibles sont : 1, John R. Horner ; 2, Sarah Werning ; 3, Shoji Hayashi ; 4, Romain Amiot ; 5, Federica Marcolini ; 6, Emmanuel de Margerie ; 7, Joane Pouech ; 8, Michel Laurin ; 9, Dorota Konietzko-Meier ; 10, Torsten Scheyer ; 11, Estelle Bourdon ; 12, Christen D. Shelton ; 13, Koen Stein ; 14, P. Martin Sander ; 15, Pascal Tassy ; 16, Alexandra Houssaye ; 17, Damien Germain ; 18, Kevin Padian ; 19, Armand de Ricqlès ; 20, Jacques Gauthier ; 21, Guillaume Leconte ; 22, Adria Casinos ; 23, Timothy G. Bromage ; 24, non identifié ; 25, Jacques Michaux ; 26, Pierre Brezellec ; 27, Louise Zylberberg ; 28, non identifié ; 29, Meike K. Kohler ; 30, Roland Stockmann ; 31, Andrew Lee ; 32, Michel Monbaron ; 33, Vivian de Buffrénil ; 34, Kristina Curry Rogers ; 35, Émilie Lang ; 36, Maitena Dumont ; 37, Sophie Sanchez ; 38, Ronan Allain ; 39, Olivier Lambert ; 40, Jorge Cubo ; 41, Cayetana Martínez-Maza.

ectodermique seraient impliquées dans la morphogenèse des ostéodermes. Dans l'unique contribution consacrée aux dinosaures dans ce volume, Horner et Lamm (2011) décrivent les mécanismes histologiques impliqués au cours la transformation de la crête nuchale qui, chez *Triceratops*, évolue d'une structure massive en une structure plus fine et fenêtrée au cours de l'ontogénie. Des images de résorption osseuse sont visibles au niveau histologique.

De nombreuses études sont consacrées aux mammifères. Lambert et al. (2011) décrivent la diversité morphologique et histologique du rostre des baleines à bec (Ziphiidae) à partir d'un échantillonnage incluant des espèces actuelles et éteintes (du Néogène). En dépit de cette nouvelle étude, la fonction du rostre hyperminéralisé de *Mesoplodon densirostris*, préalablement décrit par Zylberberg et al. (1998), reste énigmatique. Marín-Moratalla et al. (2011) utilisent la squeletteochronologie pour montrer que *Myotragus balearicus*, un bovidé fossile insulaire, acquérait la maturité sexuelle beaucoup plus tardivement que d'autres bovidés, et attribuent ce changement d'histoire de vie aux contraintes imposées par le milieu insulaire. Cette maturité tardive expliquerait également l'extinction de ce taxon à la fin du Pléistocène. Marcolini et al. (2011) quantifient la relation entre l'épaisseur relative de l'émail radiaire et le mode de vie chez *Arvicola* pour inférer le mode de vie de populations éteintes d'*Arvicola*. Les modes de vie observé chez les populations actuelles et inféré dans les populations éteintes à partir de l'épaisseur relative de l'émail radiaire sont utilisés pour analyser les patrons d'évolution du mode de vie. La contribution de García-Martínez et al. (2011) aborde les problèmes liés à l'utilisation de l'ostéohistologie, pour inférer des traits d'histoire de vie et physiologiques chez les mammifères, car cette approche est plus difficile dans ce clade que chez les amphibiens ou les sauropsidés. Pour pallier ces difficultés, ces auteurs analysent les relations entre traits d'histoire de vie et histologie osseuse chez le muscardin, un bon modèle d'étude, car il est caractérisé par une grande longévité, des cycles physiologiques marqués, et un remaniement osseux négligeable. Le titre de la contribution de Bromage et al. (2011) (Poteaux indicateurs devant : signaux sur les tissus durs dans la rue Armand de Ricqlès) est une allégorie basée sur le fait qu'une des contributions majeures d'Armand de Ricqlès dans le domaine de l'histologie osseuse est que le tissu osseux contient des signaux (poteaux indicateurs), en relation avec la phylogénie et/ou la fonction (physiologie, croissance, etc.). Bromage et al. (2011) attirent l'attention sur certains « poteaux indicateurs » comme les marques cycliques qui correspondraient à des rythmes biologiques.

Conclusion

Le colloque « Perspectives sur l'évolution des vertébrés : thèmes et problèmes » (Fig. 2), et ce numéro thématique des *C. R. Paveol* montrent que la paléohistologie est une discipline scientifique très active, comme l'a démontré le discours de clôture du congrès (de Ricqlès, 2011). Elle a produit des résultats excitants, comme des données suggérant des vitesses de croissance élevées et donc, des taux métaboliques probablement élevés et une endothermie,

as demonstrated by the valedictory lecture of A. de Ricqlès (2011), the closing contribution of this issue. Palaeohistology has produced exciting recent results, such as evidence of a fast growth rate and thus of a likely high metabolism and endothermy in a wide range of early archosaurs, ranging from the first archosaurs and other archosauriforms (de Ricqlès et al., 2003, 2008) to theropod dinosaurs (Padian et al., 2004). New methodological advances (including microtomography and virtual histology) will probably allow several other exciting discoveries in the next few years.

Acknowledgements

This draft has been improved by comments from Kevin Padian and Louise Zylberberg.

chez des taxons anciens allant des archosaures basaux et d'autres archosauriformes (de Ricqlès et al., 2003, 2008) aux dinosaures théropodes (Padian et al., 2004). Les nouvelles technologies (e.g. la microtomographie et l'histologie virtuelle) permettront très probablement d'autres découvertes fascinantes dans les années à venir.

Remerciements

Le texte a été relu et amélioré par Kevin Padian et Louise Zylberberg.

References

- Agassiz, J.L.R., 1833–1844. Recherches sur les Poissons Fossiles. 3. Contenant l'Histoire de l'Ordre des Placoïdes, Imprimerie Petitpierre, Neuchâtel, VIII + 390 + 32 p.
- Bailleul, A., Segalen, L., Buscalioni, A.D., Cambra-Moo, O., Cubo, J., 2011. Paleohistology and preservation of tetrapods from Las Hoyas (Lower Cretaceous, Spain). C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.05.002.
- Bromage, T.G., Juwayeyi, Y.M., Smolyar, I., Hu, B., Gomez, S., Scaringi, V.J., Chavis, S., Bondalapati, P., Kaur, K., Chisi, J., 2011. Signposts ahead: Hard tissue signals on rue Armand de Ricqlès. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.01.009.
- de Buffrénil, V., Dauphin, Y., Rage, J.C., Sire, J.Y., 2011. An enamel-like tissue, osteodermine, on the osteoderms of a fossil anguid (Glyptosaurinae) lizard. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.03.010.
- de Ricqlès, A., 1975. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Première partie. Anns Paleont. 61, 51–129.
- de Ricqlès, A., 1976. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie. Anns Paleont. 62, 71–126.
- de Ricqlès, A., 1977a. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII, Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, suite. Anns Paleont. 63, 33–56.
- de Ricqlès, A., 1977b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fin. Anns Paleont. 63, 133–160.
- de Ricqlès, A., 1984. Remarques systématiques et méthodologiques pour servir à l'étude de la famille des Captorhinidés. Anns Paleont. 70, 1–39.
- de Ricqlès, A., 1991. Jean Piveteau et l'"école de Paris". Anns Paleont. 77, 256–259.
- de Ricqlès, A., 2000. Taxons, caractères et homologie. Biosystema 18, 21–32.
- de Ricqlès, A., 2006. Paléohistologie et paléobiochimie des vertébrés dans les Annales de Paléontologie. Anns Paleont. 92, 187–196.
- de Ricqlès, A., 2011. Vertebrate paleohistology: past and future. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.03.013.
- de Ricqlès, A., Taquet, P., 1982. La faune de vertébrés du Permien Supérieur du Niger I. Le captorhinomorphe *Moradisaurus grandis* (Reptilia, Cotylosauria)–le crâne. Anns Paleont. 68, 33–106.
- de Ricqlès, A., Padian, K., Horner, J.R., 2003. On the bone histology of some Triassic crurotarsin archosaurs and related taxa. Anns Paleont. 89, 67–101.
- de Ricqlès, A., Padian, K., Knoll, F., Horner, J.R., 2008. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: Complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problem of a "phylogenetic signal" in bone histology. Anns Paleont. 94, 57–76.
- Denison, R.H., 1941. The soft anatomy of *Bothriolepis*. J. Paleont. 15, 553–561.
- Enlow, D.H., 1963. Principles of Bone remodeling. Illinois, Thomas, Springfield.
- García-Martínez, R., Marín-Moratalla, N., Jordana, X., Köhler, M., 2011. The ontogeny of bone growth in two species of dormice: Reconstructing life history traits. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.03.011.
- Gervais, P., 1875. De l'hyperostose chez l'homme et chez les animaux (1 : Mammifères, Oiseaux, Reptiles). J. de Zoologie IV : 272–284, Pl 5,6,7 ; (2 : Poissons) idem : 445–462, Pl 8,9.
- Goujet, D., 2011. "Lungs" in Placoderms, a persistent paleobiological myth related to environmental preconceived interpretations. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.03.008.
- Horner, J.R., Lamm, E.-T., 2011. Ontogeny of the parietal frill of *Triceratops*: a preliminary histological analysis. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.04.006.
- Hugi, J., Scheyer, T.M., Sander, P.M., Klein, N., Sánchez-Villagra, M.R., 2011. Long bone microstructure gives new insights into the life of pachypleurosaurids from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland/Italy. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.03.009.
- Janvier, P., 1996. Early vertebrates. Oxford University Press, Oxford, 393 p.
- Kolb, C., Sánchez-Villagra, M.R., Scheyer, T.M., 2011. The palaeohistology of the basal ichthyosaur *Mixosaurus* Baur, 1887 (Ichthyopterygia, Mixosauridae) from the Middle Triassic: Palaeobiological implications. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2010.10.008.
- Krilloff, A., Germain, D., Canoville, A., Vincent, P., Sache, M., Laurin, M., 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. J. Evol. Biol. 21, 807–826.
- Lambert, O., de Buffrénil, V., de Muizon, C., 2011. Rostral densification in beaked whales: diverse processes for a similar pattern. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.03.012.
- Laurin, M., 2011a. A preliminary biography of Armand de Ricqlès (1938–), the great synthesizer of bone histology. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.01.007.
- Laurin, M., 2011b. A preliminary list of publications by A. de Ricqlès. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.01.005.
- Laurin, M., de Ricqlès, A., 2004. Compte rendu sur le premier congrès international de nomenclature phylogénétique : 6–9 juillet 2004, MNHN. Paris. Bull. Soc. Fr. Syst. 32, 9–10.
- Laurin, M., Canoville, A., Germain, D., 2011. Bone microanatomy and lifestyle: a descriptive approach. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.02.003.
- Lecointre, G., 2011. La biodiversité : au pays des aveugles le borgne est roi. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.03.005.
- Le Guyader, H., 2011. Quand l'évolution parle à la biologie fondamentale. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.02.005.
- Liem, K.F., Bemis, W.E., Walker Jr., W.F., Grande, L., 2001. Functional Anatomy of the Vertebrates, an Evolutionary Perspective. Brooks/Cole, Philadelphia, xvii + 703 p.
- Marcolini, F., Piras, P., Kotsakis, T., Claude, J., Michaux, J., Ventura, J., Cubo, J., 2011. Phylogenetic signal and functional significance of incisor enamel microstructure in *Arvicola* (Rodentia, Arvicolinae). C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.04.007.
- Marín-Moratalla, N., Jordana, X., García-Martínez, R., Köhler, M., 2011. Tracing the evolution of fitness components in fossil bovids under different selective regimes. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.03.007.
- Meunier, F., 2011. The Osteichthyes, from the Paleozoic to the extant time, through histology and paleohistology of bony tissues. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.04.005.
- Padian, K., 2011. Vertebrate paleohistology then and now: a retrospective in the light of the contributions of Armand de Ricqlès. C. R. Palevol, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.02.001.
- Padian, K., Horner, J.R., de Ricqlès, A., 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. J. Vert. Paleont. 24, 555–571.

- Queckett, J., 1849a. On the intimate structure of bone as composing the skeleton of the four great classes of vertebrates viz. mammals, birds, reptiles and fish with some remarks on the great value of such structures to assess affinities of minute fragments of organic remains. *Trans. Roy. Microsc. Soc. London* 2, 46–58.
- Queckett, J., 1849b. Additional observations on the intimate structure of bone. *Trans. Roy. Microsc. Soc. London* 2, 40–42.
- Queckett J., 1855. Descriptive and illustrated catalogue of the histological series contained in the museum of the Royal College of surgeons of England. Volume 2, London.
- Tassy, P., 2011. Une histoire de géométrie et de finesse (ou: comment parler de phylogénétique). *C. R. Palevol*, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.05.003.
- Zylberberg, L., Laurin, M., 2011. Analysis of fossil bone organic matrix by transmission electron microscopy. *C. R. Palevol*, this issue. doi:10.1016/j.crpv.2011.04.004.
- Zylberberg, L., Traub, W., de Buffrénil, V., Allizard, F., Arad, T., Weiner, S., 1998. Rostrum of a toothed whale: ultrastructural study of a very dense bone. *Bone* 23, 241–247.

Jorge Cubo^{a,b}

Michel Laurin^{c,*}

^a *ISTEP, UPMC Univ Paris 06, UMR 7193, 75005 Paris, France*

^b *CNRS, UMR 7193, IStEP, 4, place Jussieu, BC 19, 75005 Paris, France*

^c *UMR 7207, CNRS/MNHN/UPMC, département histoire de la Terre, « Centre de recherches sur la paléobiodiversité et les paléoenvironnements », Muséum national d'histoire naturelle, bâtiment de géologie, 57, rue Cuvier, case postale 48, 75231 Paris cedex 05, France*

* Corresponding author; the order is alphabetical and implies no priority.

E-mail addresses:

jorge.cubo.garcia@upmc.fr (J. Cubo),
michel.laurin@upmc.fr (M. Laurin)

Available online 23 July 2011