



## Progrès récents en paléohistologie : un hommage à une génération de paléohistologistes français



### *Current advances in paleohistology: A tribute to a generation of French paleohistologists*

#### Avant-propos

##### *Ce fascicule thématique*

D'anciens membres de l'équipe « Formations squelettiques », représentant toute une génération d'historiens et paléohistologistes français, ont récemment pris leur retraite ou la prendront bientôt. Ceci inclut V. de Buffrénil, J. Castanet, H. Francillon-Vieillot, F. Meunier, A. de Ricqlès, J.-Y. Sire et L. Zylberberg. Ils ont produit un impressionnant corpus de connaissances sur l'histologie osseuse des vertébrés actuels et éteints (e.g., Francillon-Vieillot et al., 1990 ; de Ricqlès et al., 1991). Parmi ces histologistes, seul A. de Ricqlès a été honoré par un fascicule thématique. Ce fascicule-ci l'est à toute cette première génération de l'équipe, dont l'influence dans les domaines de l'histologie osseuse – et spécialement la paléohistologie – a été immense, comme le montrent Meunier et al. (2016) dans leur rétrospective historique de l'équipe. Même si celle-ci n'existe plus en tant qu'entité discrète, plusieurs de ses anciens membres demeurent actifs, en qualité de professeurs ou chercheurs émérites pour les plus anciens (à qui ce fascicule est dédié), de chercheurs titulaires pour certains d'entre nous (Cubo, Delgado, Germain, Houssaye, Laurin, Quilhac et Sanchez), ou, pour les plus jeunes, (Canoville et Dumont), de chercheurs post-doctoraux. Des étudiants (Clarac et Legendre) sont toujours en cours de formation par des anciens membres de l'équipe. L'« École parisienne » d'histologie osseuse et de paléohistologie demeure donc active, comme l'a récemment démontré le *Third International Symposium on Paleohistology* (ISPH 2015), qui s'est réuni à Bonn pendant l'été de 2015 (Fig. 1). Plusieurs des articles de ce fascicule ont été présentés à ce congrès, par d'anciens membres de l'équipe « Formations squelettiques » (Fig. 2) et par d'autres collègues, que nous remercions pour leurs

#### Foreword

##### *This thematic issue*

A generation of French bone histologists and paleohistologists who worked in the “Formations squelettiques” team have recently retired or will be retiring in the near future. This includes V. de Buffrénil, J. Castanet, H. Francillon-Vieillot, F. Meunier, A. de Ricqlès, J.-Y. Sire, and L. Zylberberg. They produced an impressive body of knowledge on bone histology of extant and extinct vertebrates (e.g., Francillon-Vieillot et al., 1990; de Ricqlès et al., 1991). Of these histologists, only A. de Ricqlès has had a thematic issue dedicated to him. The present thematic issue is dedicated to all the members of the first generation of the team, whose influence in the field of bone histology and especially paleohistology has been so pervasive, as shown by Meunier et al. (2016) in their historical review of the team. Although the team no longer exists as a single unit, several of its former members remain active, as emeritus Professors and Research scientists for the oldest (to whom this issue is dedicated), tenured or tenure-track researchers for some of us (Cubo, Delgado, Germain, Houssaye, Laurin, Quilhac and Sanchez), or, for the youngest (Canoville and Dumont), post-doctoral fellows. Students (Clarac and Legendre) are still being trained by former members of the team. The “Parisian school” of bone histology and paleohistology thus remains active, as recently shown by the Third International Symposium on Paleohistology (ISPH 2015), which convened in Bonn in the summer of 2015 (Fig. 1). Several of the papers from this issue were presented at the meeting by former members of the “Formations squelettiques” team (Fig. 2) and other colleagues, whom we thank for their enthusiastic response to contribute to this thematic issue.



**Fig. 1.** Participants du « Third International Symposium on Paleohistology » (ISPH 2015), organisé à Bonn en juillet 2015. Photo: Georg Oleschinski, Steinmann Institut.

**Fig. 1.** Participants of the Third International Symposium on Paleohistology (ISPH 2015), which convened in Bonn in the summer of 2015. Photo: Georg Oleschinski, Steinmann Institut.



**Fig. 2.** Anciens membres de l'équipe « Formations squelettiques » qui participèrent à l'ISPH 2015. De gauche à droite, en haut : Sophie Sanchez, Lucas Legendre, Maitena Dumont, Alexandra Houssaye, Jorge Cubo, Vivian de Buffrénil et Michel Laurin. En bas, de gauche à droite : François Clarac, Damien Germain, Éli Amson (qui n'a pas fait partie de l'équipe, mais a fait de la paléohistologie avec nous à Paris), et Aurore Canoville.

**Fig. 2.** Former members of the "Formations squelettiques" team who took part in the ISPH 2015. From left to right, in the top row: Sophie Sanchez, Lucas Legendre, Maitena Dumont, Alexandra Houssaye, Jorge Cubo, Vivian de Buffrénil, and Michel Laurin. In the bottom row, from left to right: François Clarac, Damien Germain, Éli Amson (who did not belong to our team, but who did paleohistology with us in Paris), and Aurore Canoville.

réponses enthousiastes à l'appel à contribution pour ce numéro thématique.

### *Histologie osseuse fondamentale*

Cette section comporte quatre articles. Le premier, par [Mitchell et van Heteren \(2016\)](#) est une synthèse sur l'organisation lamellaire de l'os. Deux hypothèses prévalentes sont analysées. La première suggère que les fibres de collagène dans les couches successives (lamelles) sont orientées avec des angles différents, alors que l'hypothèse alternative suggère que les lamelles sont formées d'une succession de couches riches ou pauvres en collagène. Cependant, de nouvelles méthodes, comme les vues sériées de surface et la nanotomographie par phase de rayons X synchrotron suggèrent des interprétations plus complexes de l'architecture des lamelles osseuses ([Mitchell et van Heteren, 2016](#)). Le second article, par [Bromage et al. \(2016\)](#), démontre une surprenante corrélation positive entre la densité des lacunes ostéocytaires (en lacunes/mm<sup>2</sup>) et la taille corporelle chez les humains, ce qui est en opposition apparente avec une relation négative entre ces variables dans un jeu de données sur les mammifères. Les auteurs expliquent cette contradiction par la variabilité interspécifique dans la durée de la croissance, car les espèces de grande taille croissent pendant plus longtemps. En revanche, chez les humains, le temps de croissance est assez uniforme. Dans le troisième article, [Padian et al. \(2016\)](#) suggèrent que la distribution de l'os secondaire ne reflète pas que des stress mécaniques (e.g., [Currey, 1984](#)) et la demande métabolique pour des sels minéraux ([Amprino, 1948](#)) comme il est communément admis, mais également la vitesse de croissance des os. La faible vitesse de croissance des petits os permettrait davantage de remaniement osseux, pour un taux métabolique donné, que la grande vitesse de croissance des grands os du même organisme. Le quatrième article, par [Bailleul et al. \(2016\)](#), nous rappelle que le squelette des vertébrés inclut souvent une proportion significative d'os chondroïde (aussi appelé tissu chondroïde), qui est intermédiaire entre le cartilage et l'os. Les auteurs le rapportent pour la première fois chez des dinosaures non aviens, dans des stades ontogénétiques précoces (fœtus et bébés encore dans le nid). Sa position dans le squelette suggère que ce tissu permet une croissance rapide des os crâniens.

### *Paléogénomique*

Cette section comporte deux articles. Le premier retrace l'évolution de la taille du génome des tétrapodomorphes autour de la sortie des eaux ([Organ et al., 2016](#)). À l'aide d'une base de données comportant des taxons actuels et éteints, il démontre que la taille du génome n'a pas varié beaucoup parmi les taxons échantillonnés (qui incluent les taxons dévoniens emblématiques *Eusthenopteron* et *Ichthyostega*, entre autres), avec des valeurs variant de 3,2 à 3,9 pg. Ceci conforte la suggestion antérieure ([Organ et al., 2011](#)) que la grande différenciation de taille du génome des tétrapodes (de 1 à plus de 120 pg) n'avait pas débuté au Permien inférieur. Le second article montre

### *Basic bone histology*

This section includes four papers. The first, by [Mitchell and van Heteren \(2016\)](#), is a review of lamellar bone organization. Two prevailing hypotheses are analyzed. The first suggests that collagen fibers in alternating layers (lamellae) are oriented at different angles, whereas the competing hypothesis suggests that lamellae are formed by alternating collagen-poor and collagen-rich layers. New methods such as serial surface view and synchrotron X-ray phase nanotomography suggest, however, more complex interpretations of the architecture of bone lamellae ([Mitchell and van Heteren, 2016](#)). The second paper, by [Bromage et al. \(2016\)](#), documents a surprising positive relationship between osteocyte lacuna density (in lacunae/mm<sup>2</sup>) and body height in humans, which is in apparent opposition to an inverse correlation between these variables in interspecific datasets of mammals. The authors explain this contradiction by inter-specific variability in the duration of growth, with larger species growing longer. This contrasts with growth time in humans, which is fairly uniform. In the third paper, [Padian et al. \(2016\)](#) suggest that the distribution of secondary bone reflects not only mechanical stress (e.g., [Currey, 1984](#)) and metabolic demand for mineral salts ([Amprino, 1948](#)), as typically assumed, but also the rate at which bones grow. The lower growth rate of small bones would allow more remodeling, for a given metabolic rate, than the faster growth of larger bones of the same organism. The fourth paper, by [Bailleul et al. \(2016\)](#), reminds us that the vertebrate skeleton often includes a significant proportion of chondroid bone (also called chondroid tissue), which is intermediate between cartilage and bone. The authors report it for the first time in non-avian dinosaurs, in early ontogenetic stages (fetuses and nestlings). Its location in the skeleton suggests that this tissue allows fast growth of cranial bones.

### *Paleogenomics*

This section is composed of two papers. The first traces the evolution of genome size in tetrapodomorphs across the move onto land ([Organ et al., 2016](#)). Using a database of extant and extinct taxa, it demonstrates that genome size did not vary much in the sampled taxa (which include the emblematic Devonian taxa *Eusthenopteron* and *Ichthyostega*, among others), with values ranging between 3.2 and 3.9 pg. This strengthens the earlier suggestion ([Organ et al., 2011](#)) that the great differentiation in the genome size of tetrapods (from 1 to over 120 pg) had not begun by the Early Permian. The second paper shows that the early stem-urodele *Marmorerpeton* (Bathonian, Middle Jurassic, 166–168 Ma) had a fairly large genome (about 37 pg), which is typical of extant urodeles ([Laurin et al., 2016](#)). However, that genome is not as large as that of extant obligatorily neotenic urodeles (typically at least 45 pg), which might hint at facultative neoteny in *Marmorerpeton*, or to an important time lag between the appearance of neoteny and increase in genome size in urodeles. The last common ancestor of *Marmorerpeton* and of extant urodeles already had a fairly large genome (around 33 pg).



que l'urodèle-souche ancien *Marmorerpeton* (Bathonien, Jurassique moyen, 166–168 Ma) avait un génome assez grand (environ 37 pg), ce qui est typique des urodèles actuels (Laurin et al., 2016). Cependant, ce génome n'est pas aussi grand que celui des urodèles actuels obligatoirement néoténiques (typiquement au moins 45 pg), ce qui peut suggérer une néoténie facultative chez *Marmorerpeton*, ou un délai important entre l'apparition de la néoténie et l'augmentation de la taille du génome chez les urodèles. Le dernier ancêtre commun de *Marmorerpeton* et des urodèles actuels avait déjà un génome relativement grand (environ 33 pg).

#### Vertébrés du Paléozoïque

Cette section inclut trois articles. Le premier (édité par P. Janvier), par Schultze (2016), comporte une synthèse des tissus du squelette dermique des ostéichthyens basaux et retrace l'évolution de ces tissus et des structures qu'ils constituent. Cette synthèse suggère certaines hypothèses sur les affinités entre divers ostéichthyens anciens (souvent connus seulement par des restes fragmentaires), dont certaines (e.g., sur *Lophosteus*), mais pas toutes (e.g., sur *Guiyu*), sont congruentes avec des suggestions antérieures (e.g., Zhu et al., 2009). Le deuxième article, par Konietzko-Meier et al. (2016), révèle des différences énigmatiques entre les histotypes et morphotypes (et les identifications taxonomiques fondées sur ces derniers) des os longs de trois taxons (*Eryops*, *Archeria* et *Diadectes*). Les auteurs expliquent ces différences par de la variabilité intraspécifique (dont ontogénétique) et interspécifique. Cette dernière inclut la possibilité que des taxons pas encore reconnus existent dans le site fossilifère d'où proviennent ces os, et que certains éléments squelettiques aient donc été mal identifiés. Le dernier article de cette section, par Laurin et de Buffrénil (2016), décrit l'histologie et la microanatomie d'os longs d'ophiacodontidés appartenant à *Ophiacodon* et au taxon plus ancien *Clepsydraps*. En se fondant sur l'application de modèles d'inférence récents (Quémeneur et al., 2013) sur ces os et sur des inférences précédemment obtenues à partir de données microanatomiques, les auteurs suggèrent que les premiers ophiacodontidés, synapsides, et même amniotes étaient terrestres, contrairement aux suggestions anciennes de Romer (1957, 1958), selon qui les premiers amniotes (et ophiacodontidés) demeuraient étroitement inféodés à leur environnement aquatique ancestral.

#### Sauropsides

Cette section inclut cinq articles. Le premier décrit la carapace de la tortue-souche jurassique *Condorchelys antiqua* aux niveaux histologique et microanatomique (Cerde et al., 2016). Les nouvelles données suggèrent que ce taxon était aquatique et que sa carapace ressemblait à celle des tortues-souches *Eileanchelys* et *Heckerochelys*, même si les implications systématiques de ces ressemblances ne sont pas très claires, d'après des phylogénies récentes (e.g., Sterli et al., 2013). Le deuxième article (Klein et Griebeler, 2016) présente de nouvelles données sur le mode de nage et la

#### Paleozoic vertebrates

This section includes three papers. The first (edited by P. Janvier), by Schultze (2016), reviews the tissues found in the dermal skeleton of basal osteichthyans and traces the evolution of these tissues and of the structures that they constitute. On that basis, he proposes affinities for various early osteichthyans (which are often known from fragmentary remains), some (e.g., about *Lophosteus*) but not all (e.g. about *Guiyu*) of which are congruent with earlier suggestions (e.g., Zhu et al., 2009). The second paper, by Konietzko-Meier et al. (2016), reveals intriguing discrepancies between the histotypes and the morphology (and the taxonomic assignments made on that basis) of long limb bones of three taxa (*Eryops*, *Archeria*, and *Diadectes*). The authors explain this discrepancy by intraspecific (including ontogenetic) and interspecific variability, the latter including the possibility that still-unrecognized taxa exist in the localities from which these bones originate, and that a few of these long bones may thus have been misidentified. The last paper in this section, by Laurin and de Buffrénil (2016), describes the histology and microanatomy of ophiacodontid long bones belonging to *Ophiacodon* and the older ophiacodontid *Clepsydraps*. On the basis of recently developed inference models (Quémeneur et al., 2013) applied to these bones, and on previous inferences based on bone microanatomy, the authors suggest that the first ophiacodontids, synapsids, and even amniotes were terrestrial, contrary to early suggestions by Romer (1957, 1958) that the first amniotes (and ophiacodontids) remained close to the ancestral aquatic environment.

#### Sauropsids

This section includes five papers. The first describes the shell of the Jurassic stem-turtle *Condorchelys antiqua* at the histological and microanatomical levels (Cerde et al., 2016). The new data suggest that this taxon was aquatic, and that its shell resembled that of the stem-turtles *Eileanchelys* and *Heckerochelys*, although the systematic implications of these resemblances are unclear because they are incongruent with recent phylogenies (e.g., Sterli et al., 2013). The second paper presents new data on the lifestyle (swimming mode) and growth in the Ladinian (Middle Triassic) eosauropterygian *Simosaurus gaillardoti* (Klein and Griebeler, 2016). The highly compact, osteosclerotic bones with a small medullary cavity suggest lower swimming abilities than in more recent sauropterygians, whereas the growth marks suggest a longevity of 10 to 20 years. In the third paper, Werning and Nesbitt (2016) show that the Middle Triassic rhynchosaur *Stenaulorhynchus stockleyi* (a non-archosauriform archosauromorph) had, like other hyperodapedontids, a determinate growth, and that growth in that group was slower than in most archosauriforms. Horner et al. (2016) show, in the fourth paper, similarities in tissues of extant and Cretaceous dinosaurs that allow them to infer metaplasia in the formation of several structures in Mesozoic dinosaurs. These include not only the ossified tendons and an ankylosaur tail club,

croissance dans l'éosauroptrygien *Simosaurus gaillardoti* du Ladinien (Trias moyen). Les os très compacts et ostéoclérotiques (avec une petite cavité médullaire) suggèrent que ce taxon était moins bon nageur (moins actif) que les sauroptrygiens plus récents, alors que les marques de croissance suggèrent une longévité de 10 à 20 ans. Dans le troisième article, [Werning et Nesbitt \(2016\)](#) montrent que le rhynchosaure du Trias moyen *Stenaulorhynchus stockleyi* (un archosauriforme non archosauriforme) avait, comme les autres hyporodapédontidés, une croissance déterminée et que ce groupe grandissait moins vite que la plupart des archosauriformes. [Horner et al. \(2016\)](#) montrent, dans le quatrième article, des similitudes entre tissus de dinosaures actuels et du Crétacé qui permettent d'inférer une formation par métaplasie dans des structures de plusieurs dinosaures du Mésozoïque. Ces structures incluent non seulement des tendons ossifiés et une masse caudale d'ankylosaures, où ce mécanisme était attendu, mais également les surfaces antérieure et postérieure d'une épine neurale de sauropode, et même l'os nasal d'un hadrosaure. Les auteurs suggèrent que ce tissu métaplasique était plus résistant aux traumatismes que l'os ordinaire. Le dernier article de cette section ([de Ricqlès et al., 2016](#)) décrit le ratite géant subfossile *Aepyornis*. Ce taxon semble avoir requis au moins quelques années pour atteindre la taille adulte, comme le suggère la présence d'une ou deux lignes d'arrêt de croissance (LAGs), contrairement à la plupart des autres oiseaux (chez qui la taille adulte est atteinte en moins d'un an), mais comme chez les ratites de Nouvelle-Zélande. Les deux cas représentent peut-être la réponse évolutive à un environnement insulaire dépourvu de prédateurs (jusqu'à l'arrivée de l'Homme).

### Mammifères

Six articles portent sur les mammifères actuels et éteints. Dans la première contribution, [Zanolli et al. \(2016\)](#) utilisent des données microtomographiques et histologiques pour étudier l'histoire évolutive de *Oreopithecus bambolii* (Miocène supérieur), qui est problématique depuis longtemps. Ils montrent que la topographie occlusale complexe des molaires d'*Oreopithecus*, observée superficiellement, est également présente à l'intérieur, sous forme de cornes de dentine élevées et aiguës, reliées par des crêtes aiguës. Cette morphologie diffère de la forme plus émoussée des cuspidés observés chez les hominoïdés actuels et éteints ([Zanolli et al., 2016](#)). Dans le deuxième article, [Moncunill-Solé et al. \(2016\)](#) utilisent la squelettochronologie pour inférer des traits d'histoire de vie de *Prolagus apricenus* (Ochotonidae, Lagomorpha), du Miocène supérieur. Ils concluent que *Prolagus apricenus* peut avoir eu une longévité d'au moins sept ans, ce qui suggère une histoire de vie plus lente que prévue d'après la taille corporelle. La troisième contribution étudie le problème du gigantisme insulaire à travers des comparaisons entre l'histologie osseuse du loir géant fossile (Pliocène supérieur) *Hypnomys onycensis* (Gliridae) des îles Baléares et celle de son proche parent actuel continental *Eliomys quercinus* ([Orlandi-Oliveras et al., 2016](#)). Ils concluent que le gigantisme insulaire de *Hypnomys* ne provient pas d'une

where this was expected, but also on anterior and posterior surfaces of a sauropod neural spine, and even the nasal bone of a hadrosaur. The authors suggest that this metaplastic tissue was more resistant to trauma than regular bone. The last paper of this section ([de Ricqlès et al., 2016](#)) describes the giant subfossil ratite *Aepyornis*. This taxon apparently required at least a few years to reach its adult size, as suggested by the presence of one or two lines of arrested growth (LAGs), in contrast with most other birds (in which adult size is achieved within a year), but as in New Zealand ratites. Both cases may represent an evolutionary response to an insular environment free of large terrestrial predators (until humans arrived).

### Mammals

Six papers concern extant or extinct mammals. In the first contribution, [Zanolli et al. \(2016\)](#) use combined microtomographic and histological data to deal with the longstanding problem of the evolutionary history of the Late Miocene *Oreopithecus bambolii*. They show that the complex occlusal topography of the *Oreopithecus* molars observed externally is also present internally: dentine horns are high and acute, linked by sharp ridges. This morphology differs from the more squat cusps observed in extant and extinct hominoid molars ([Zanolli et al., 2016](#)). In the second paper, [Moncunill-Solé et al. \(2016\)](#) use skeletochronology to infer life history traits in *Prolagus apricenus* (Ochotonidae, Lagomorpha), from the Late Miocene. They conclude that *Prolagus apricenus* may have had a longevity of at least seven years, which suggests a slower life history than expected from body size. The third contribution deals with the problem of insular gigantism through a comparison of the bone histology of the fossil (Late Pliocene) giant dormouse *Hypnomys onycensis* (Gliridae) from the Balearic Islands with that of continental *Eliomys quercinus*, its closest living relative ([Orlandi-Oliveras et al., 2016](#)). They conclude that gigantism of insular *Hypnomys* is not the outcome of higher growth rates but the result of a shift in life history toward a longer maximum life span. In the fourth contribution, [Palombo and Zedda \(2016\)](#) analyze an osseous callus covering the fracture line of a metatarsal in a dwarf deer (*Candiacervus ropalophorus*) from the Late Pleistocene of Crete. They conclude that the predator-free insular environment of this taxon explains why this specimen survived for such a long period after the traumatic injury. In the fifth paper, [Jordana et al. \(2016\)](#) analyze histological sections of femoral growth series of extant wild ruminants and conclude that the transition from fibrolamellar complex to lamellar bone records the fundamental life-history trade-off between growth and reproductive maturity. In the sixth and last paper, [Nacarino-Meneses et al. \(2016\)](#) analyze histologically an ontogenetic series of the extant *Equus hemionus* (Asiatic wild ass). Results obtained using skeletochronology are generally congruent with previous age estimates from dental eruption. The authors conclude that wild females attain skeletal maturity at the age of four, whereas wild males need five years.

croissance plus rapide, mais qu'il résulte plutôt d'une plus grande longévité. Dans la quatrième contribution, Palombo et Zedda (2016) analysent un callus osseux couvrant une fracture d'un métatarse d'un cerf nain (*Candiacervus ropalophorus*) du Pléistocène supérieur de Crète. Ils concluent que l'absence de prédateurs dans l'environnement insulaire de ce taxon explique pourquoi ce spécimen a survécu aussi longtemps après une blessure grave. Dans le cinquième article, Jordana et al. (2016) analysent des sections histologiques d'une série de croissance fémorale de ruminants sauvages actuels et concluent que la transition entre le complexe fibrolamellaire et l'os lamellaire reflète un compromis fondamental entre croissance et reproduction. Dans le sixième et dernier article, Nacarino-Meneses et al. (2016) analysent une série histologique et ontogénétique de l'équidé actuel *Equus hemionus* (onagre). Les résultats obtenus par squelettochronologie sont généralement congruents avec les âges estimés précédemment, à l'aide de la séquence d'éruption dentaire. Les auteurs concluent que les femelles sauvages atteignent la maturité squelettique à l'âge de quatre ans, alors que les mâles le font en cinq ans.

### Conclusion

Nous pensons que le nombre et la qualité des articles de ce fascicule, ainsi que la diversité des sujets traités attestent la vitalité de l'histologie osseuse et de la paléohistologie. Cette courte préface ne nous a pas donné l'espace suffisant pour expliquer comment les développements récents dans d'autres domaines, comme l'imagerie 3D (e.g., Clément et Geffard-Kuriyama, 2010), incluant la microscopie 3D (e.g., Saint Martin et al., 2014) ou la statistique (e.g., Felsenstein, 1985 ; Maddison, 2000) ont révolutionné l'histologie osseuse (Padian et Lamm, 2013), mais les lecteurs pourront le découvrir dans ce fascicule. Nous espérons que nos collègues plus âgés de l'ancienne équipe « Formations squelettiques » apprécieront ces articles et que des chercheurs plus jeunes y trouveront l'inspiration pour contribuer à ce domaine dans un futur proche.

### Références

- Amprino, R., 1948. A contribution to the functional meaning of the substitution of primary by secondary bone tissue. *Cells Tissues Organs* 5, 291–300.
- Bailleul, A.M., Nysse-Behets, C., Lengelé, B., Hall, B.K., Horner, J.R., 2016. Chondroid bone in dinosaur embryos and nestlings (Ornithischia: Hadrosauridae): insights into the growth of the skull and the evolution of skeletal tissues. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2014.12.004> (this issue).
- Bromage, T.G., Juwayeyi, Y.M., Katris, J.A., Gomez, S., Ovsy, O., Goldstein, J., Janal, M.N., Schrenk, F., 2016. The scaling of human osteocyte lacuna density with body size and metabolism. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Cerda, I.A., Sterli, J., Scheyer, T.M., 2016. Bone shell microstructure of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.01.004> (this issue).
- Clément, G., Geffard-Kuriyama, D., 2010. Imaging and 3D in palaeontology and palaeoanthropology. *C. R. Palevol* 9, 259–264.
- Currey, J., 1984. Comparative mechanical properties and histology of bone. *Amer. Zool* 24, 5–12.
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat* 125, 1–15.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.-Y., Zylberberg, L., de Ricqlès, A., 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: Carter, J.G. (Ed.),

### Conclusion

We believe that the number and quality of the enclosed papers, along with the range of covered topics, attest to the vitality of bone histology and paleohistology. This short preface did not give us much space to explain how recent developments in other fields, such as 3D imaging (e.g., Clément and Geffard-Kuriyama, 2010), including 3D microscopy (e.g., Saint Martin et al., 2014) or statistics (e.g., Felsenstein, 1985; Maddison, 2000) have revolutionized bone histology (Padian and Lamm, 2013), anatomy, and comparative biology in general, but readers will be able to discover that in this issue. We hope that our older colleagues from the former “Formations squelettiques” team will enjoy these papers and that younger scientists will find in this issue inspiration to contribute to this field in the near future.

- Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 471–530.
- Horner, J.R., Woodward, H.N., Bailleul, A.M., 2016. Mineralized tissues in dinosaurs interpreted as having formed through metaplasia: a preliminary evaluation. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.01.006> (this issue).
- Klein, N., Griebeler, E.M., 2016. Bone histology, microanatomy, and growth of the nothosauroid *Simosaurus gaillardoti* (Sauropterygia) from the Upper Muschelkalk of southern Germany/Baden-Württemberg. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.02.009> (this issue).
- Konietzko-Meier, D., Shelton, C.D., Sander, P.M., 2016. The discrepancy between morphological and microanatomical patterns of anamniotic stegocephalian postcrania from the Early Permian Briar Creek Bonebed (Texas). *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.06.005> (this issue).
- Jordana, X., Marín-Moratalla, N., Moncunill-Solè, B., Nacarino-Meneses, C., Köhler, M., 2016. Ontogenetic changes in the histological features of zonal bone tissue of ruminants: a quantitative approach. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.03.008> (this issue).
- Laurin, M., de Buffrénil, V., 2016. Microstructural features of the femur in early ophiacodontids: a reappraisal of ancestral habitat use and lifestyle of amniotes. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.01.001> (this issue).
- Laurin, M., Canoville, A., Struble, M., Organ, C., Buffrénil, V. de, 2016. Early genome size increase in urodeles. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2014.12.006> (this issue).

- Maddison, W.P., 2000. Testing character correlation using pairwise comparisons on a phylogeny. *J. Theor. Biol.* 202, 195–204.
- Meunier, F.J., Legendre, L.J., Cubo, J., de Ricqlès, A., 2016. History of the research group “Formations squelettiques” at the Paris-7 University (1968–2008). *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.02.002> (this issue).
- Mitchell, J., van Heteren, A.H., 2016. A literature review of the spatial organization of lamellar bone. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.04.007> (this issue).
- Moncunill-Solé, B., Orlandi-Oliveras, G., Jordana, X., Rook, L., Köhler, M., 2016. First approach of the life history of *Prolagus apricenicus* (Ochotonidae, Lagomorpha) from Terre Rosse sites (Gargano, Italy) using body mass estimation and paleohistological analysis. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.04.004> (this issue).
- Nacarino-Meneses, C., Jordana, X., Köhler, M., 2016. First approach to bone histology and skeletochronology of *Equus hemionus*. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.02.005> (this issue).
- Organ, C.L., Canoville, A., Reisz, R.R., Laurin, M., 2011. Paleogenomic data suggest mammal-like genome size in the ancestral amniote and derived large genome size in amphibians. *J. Evol. Biol.* 24, 372–380.
- Organ, C., Struble, M., Canoville, A., Buffrénil, V. de, Laurin, M., 2016. Macroevolution of genome size in Sarcopterygians during the water-land transition. *C. R. Palevol* 15.
- Orlandi-Oliveras, G., Jordana, X., Moncunill-Solé, B., Köhler, M., 2016. Bone histology of the giant fossil dormouse *Hypnomys onicensis* (Gliridae, Rodentia) from Balearic Islands. *C. R. Palevol* 15 (this issue).
- Padian, K., Lamm, E.-T., 2013. *Bone Histology of Fossil Tetrapods*. University of California Press, Berkeley.
- Padian, K., Werning, S., Horner, J.R., 2016. A hypothesis of differential secondary bone formation in dinosaurs. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.03.002> (this issue).
- Palombo, M.R., Zedda, M., 2016. Surviving in a predator-free environment: hints from a bone remodelling process in a dwarf Pleistocene deer from Crete. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.03.003> (this issue).
- Quémeneur, S., Buffrénil, V. de, Laurin, M., 2013. Microanatomy of the amniote femur and inference of lifestyle in limbed vertebrates. *Biol. J. Linn. Soc.* 109, 644–655.
- de Ricqlès, A., Meunier, F.J., Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., 1991. Comparative microstructure of bone. In: Hall, B.K. (Ed.), *Bone*. CRC Press, London, pp. 1–78.
- de Ricqlès, A., Bourdon, E., Legendre, L.J., Cubo, J., 2016. Preliminary assessment of bone histology in the extinct elephant bird *Aepyornis* (Aves, Palaeognathae) from Madagascar. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.01.003> (this issue).
- Romer, A.S., 1957. Origin of the amniote egg. *Sci. Mon.* 57–63.
- Romer, A.S., 1958. Tetrapod limbs and early tetrapod life. *Evolution* 12, 365–369.
- Saint Martin, J.-P., Saint Martin, S., Bolte, S., Néraudeau, D., 2014. Spider web in Late Cretaceous French amber (Vendée): the contribution of 3D image microscopy. *C. R. Palevol* 13, 463–472.
- Schultze, H.-P., 2016. Scales, Enamel, Cosmine, Ganoine, and Early Osteichthyans. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.04.001> (this issue).
- Sterli, J., Pol, D., Laurin, M., 2013. Incorporating phylogenetic uncertainty on phylogeny-based paleontological dating and the timing of turtle diversification. *Cladistics* 29, 233–246.
- Werning, S., Nesbitt, S.J., 2016. Bone histology and growth in *Stenaulorhynchus stockleyi* (Archosauromorpha: Rhynchosauria) from the Middle Triassic of the Ruhuhu Basin of Tanzania. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.03.004> (this issue).
- Zanolli, C., Dean, C., Rook, L., Bondioli, L., Mazurier, A., Macchiarelli, R., 2016. Enamel thickness and enamel growth in *Oreopithecus*: combining microtomographic and histological evidence. *C. R. Palevol* 15, <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2015.02.001> (this issue).
- Zhu, M., Zhao, W., Jia, L., Lu, J., Qiao, T., Qu, Q., 2009. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature* 458, 469–474.

Michel Laurin  
CR2P (UMR 7207), Sorbonne universités,  
CNRS/MNHN/UPMC, « Centre de recherches  
sur la paléobiodiversité et les  
paléoenvironnements », Muséum national  
d'histoire naturelle, département « Histoire  
de la Terre », bâtiment de géologie,  
case postale 48,  
57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

Jorge Cubo\*  
Institut des sciences de la terre de Paris  
(ISTeP), Sorbonne universités, UPMC  
université Paris-6, CNRS, 4, place Jussieu, BC  
19, 75005 Paris, France

\* Auteur correspondant.  
Adresse e-mail : [jorge.cubo\\_garcia@upmc.fr](mailto:jorge.cubo_garcia@upmc.fr)  
(J. Cubo)

Reçu le 13 octobre 2015  
Accepté le 26 octobre 2015  
Disponible sur internet le 25 décembre 2015