



**HAL**  
open science

## Jean Gaudant et la paléohistologie

François J Meunier

► **To cite this version:**

François J Meunier. Jean Gaudant et la paléohistologie. Travaux du Comité français d'Histoire de la Géologie, 2017, 3ème série (tome 31, 9), pp.173-184. hal-04149353

**HAL Id: hal-04149353**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-04149353v1>**

Submitted on 6 Jul 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## Jean Gaudant et la paléohistologie

François J. MEUNIER

UMR 7208 (CNRS-IRD-MNHN-Sorbonne Universités),  
BOREA, Département Adaptations du Vivant,  
Muséum national d'Histoire naturelle, C.P. 026, 43 rue Cuvier,  
75231 Paris cedex 05, France (meunier@mnhn.fr)

**Résumé.** Grand spécialiste des Téléostéens fossiles du Cénozoïque continental européen, Jean Gaudant a décrit de nombreuses espèces de poissons d'eau douce. Il a aussi su faire appel à la paléohistologie en diverses occasions, soit pour conforter ses interprétations paléontologiques du genre †*Thaumaturus*, soit pour décrypter la nature histologique du phénomène d'hyperostose ayant affecté certains des fossiles qu'il a décrits : deux espèces à os acellulaire (un Cyprinodontidae et un Trichiuridae) et une espèce à os cellulaire (un Clupeidae).

**Mots-clés :** paléohistologie – Téléostéens – os cellulaire – os acellulaire – hyperostose

**Abstract.** Jean Gaudant was a qualified specialist of fossil Teleosteans of the continental European Cenozoic and he described many freshwater species. On special occasions he devoted himself to paleohistological techniques to improve his paleontological interpretations. He used for example paleohistology to assign more precisely the phylogenetical position of †*Thaumaturus* and to describe the histological processes of hyperostosis in two acellular bone fishes (a Cyprinodontidae and a Trichiuridae) and in a cellular bone Clupeidae.

**Key-words :** paleohistology – Teleosts – cellular bone – acellular bone – hyperostosis

### Introduction

Le squelette osseux des ostéichtyens est un ensemble morpho-fonctionnel complexe, comme celui des vertébrés tétrapodes (Francillon-Vieillot et al. 1990 ; Ricqlès et al. 1991). Minéralisé, le squelette osseux des poissons peut donc se fossiliser, ce qui permet aux paléoichthyologues d'étudier la morphologie et l'anatomie des formes disparues. Très souvent, les processus de fossilisation permettent également une bonne conservation de la structure intime des ossements et ainsi d'étudier les poissons fossiles à l'échelle microscopique, qu'il s'agisse des os (Goodrich, 1904, 1913 ; Gross 1935 ; Ørvig 1951, 1967<sup>1</sup>), des dents (Peyer, 1968 ; Schultze, 1969), des écailles (Goodrich, 1907 ; Schultze, 1966), voire des cartilages calcifiés (Meunier et Laurin, 2012). A priori chez les

---

<sup>1</sup> Pour être complet ce sont plusieurs dizaines d'auteurs qu'il faudrait citer ici.

Ostéichthyens, il n'y a pas d'interruption entre paléohistologie (passé lointain) et histologie (temps présent) osseuses (Meunier, 2011).

La paléohistologie est l'étude à l'échelle microscopique des structures animales ou végétales fossiles. Elle a nécessité la mise au point de techniques spéciales pour effectuer des coupes suffisamment fines du matériel minéralisé et facilitant une observation au microscope. C'est ce que permet la confection de lames minces après adaptation des techniques de la pétrographie. En matière de paléohistologie des poissons fossiles, Louis Agassiz (1807-1873) est l'un des tous premiers scientifiques, sinon le premier, à publier des images obtenues à partir de coupes de matériel fossile (Agassiz, 1833-43). La première relation écrite décrivant des observations comparées des tissus squelettiques de divers poissons fossiles et actuels est l'œuvre de Williamson (1849). Suivront de nombreux travaux permettant aux scientifiques d'analyser les structures squelettiques anciennes et d'en analyser leur évolution dans les différentes lignées de poissons ostéichthyens, sans oublier, bien entendu, les différents groupes de Tétrapodes. Parmi ces très nombreux spécialistes qui ont effectué des travaux sur les tissus squelettiques des poissons fossiles, Goodrich (1904, 1907, 1913), Gross (1935) et Ørvig (1951, 1968) sont des auteurs fondamentaux incontournables.

Toutefois, couper du fossile pour le paléohistologiste n'est pas chose aisée. Effectivement, le paléontologue n'aime pas du tout qu'on lui réduise son « beau fossile » en tranches ! Pour obtenir une préparation de 50 à 70 micromètres d'épaisseur on perd, au bas mot, 2 à 3 mm d'épaisseur du fossile ! Cela entraîne, bien sûr, une grosse perte de matière. Cependant, en diverses circonstances, un examen microscopique de telle ou telle pièce fossilisée bien choisie peut s'avérer source de diverses informations précieuses : positionnement systématique, données biologiques comme la physiologie du squelette de l'animal fossile (Thomson, 1975 ; Meunier et Gayet, 1992) ou la reconstitution du bol alimentaire d'un poisson fossile (Brito et al., 2018)... Ainsi, L'étude paléohistologique devient alors incontournable et enrichissante pour le paléontologue. Elle pourra être réalisée à partir d'échantillons incomplets ou de prélèvements localisés et limités. Cette difficulté que constitue la réalisation de lames minces peut être aujourd'hui partiellement contournée à l'aide des techniques de tomographie de haute résolution, alliées à la modélisation 3D et qui permettent d'analyser les tissus fossilisés sans les détruire (Sanchez et al. 2012 ; Qu et al. 2013).

Si Jean Gaudant est aujourd'hui reconnu comme un excellent spécialiste de la paléoichtyologie continentale européenne du Cénozoïque, notamment avec ses nombreuses descriptions de sites fossilifères et de nouvelles espèces de téléostéens (voir *supra* Carnavale), il a su faire appel à la paléohistologie en quelques occasions et, plus précisément, dans deux domaines : 1° l'utilisation de coupes histologiques de matériel fossile comme moyen d'assurer le diagnostic de classification ; 2° la description et l'analyse des hyperostoses sur plusieurs taxons fossiles.

### **Le diagnostic histologique de †*Thaumaturus intermedius*. (Poisson téléostéen)**

†*Thaumaturus intermedius* Weitzel 1833 (Fig. 1A) est un fossile de L'Éocène terminal qui a connu bien des vicissitudes de classification puisque considéré alternativement, notamment soit comme un Salmonidae (groupe des saumons), soit comme un Esociforme (groupe des brochets) (voir discussion dans Gaudant et Meunier, 2004). De son côté, Jean Gaudant le rangeait parmi les Osteoglossiformes (un groupe basal de téléostéens) sur la base de divers caractères anatomiques de son squelette, et plus particulièrement sur l'anatomie de son squelette caudal (voir Gaudant et Meunier, 2004). Cependant, il a remarqué que la morphologie des otolithes de ce fossile penchait plutôt pour une attribution aux Osmeridae, proches des Brochets. Devant cette difficulté de classification, il est apparu nécessaire de tenter une approche paléohistologique pour apporter d'éventuels arguments décisifs en faveur d'un classement plus solide. Effectivement, le squelette osseux des Téléostéens présente une particularité intéressante : le phénomène d'acellularisation du tissu osseux, c'est à dire la disparition des ostéocytes au cours de l'évolution des Téléostéens (Moss, 1961, 1963, 1965 ; Weiss et Watabe, 1979 ; Meunier, 1987, 2011 ; Meunier et Huysseune, 1992 ; Witten et al., 2004 ; Shahar et Dean, 2013 ; et de nombreux autres auteurs). Les téléostéens les plus basaux (Ostéoglossomorphes, Clupéomorphes, Elopomorphes, Ostariophysaires) ainsi que les Salmonidae ont de l'os cellulaire alors que les Esociformes, et les taxons plus dérivés (comme les Gadiformes, les Acanthomorphes<sup>2</sup>) ont de l'os acellulaire. Les préparations histologiques effectuées sur les lépidotriches de la nageoire caudale (Fig. 1B,C) et sur divers os crâniens (Fig. 1D,E) de †*Thaumaturus* ont montré que le tissu osseux est totalement dépourvu d'ostéocytes. †*Thaumaturus* est donc un téléostéen à os acellulaire. En conséquence, l'hypothèse de son appartenance aux Ostéoglossomorphes est réfutée ; en revanche, le résultat paléohistologique de l'étude effectuée est parfaitement compatible avec une possible appartenance de †*Thaumaturus intermedius* aux Esociformes. Par ailleurs le tissu osseux de †*Thaumaturus* est pénétré par des prolongements ostéoblastiques (Fig. 1D). C'est donc un os acellulaire tubulaire (Sire et Meunier, 2017).

---

<sup>2</sup> À l'exception des Thons (Amprino et Godina, 1956 ; Meunier, 1987) et du Lampris (Davesne et al., 2018) qui ont de l'os cellulaire ;

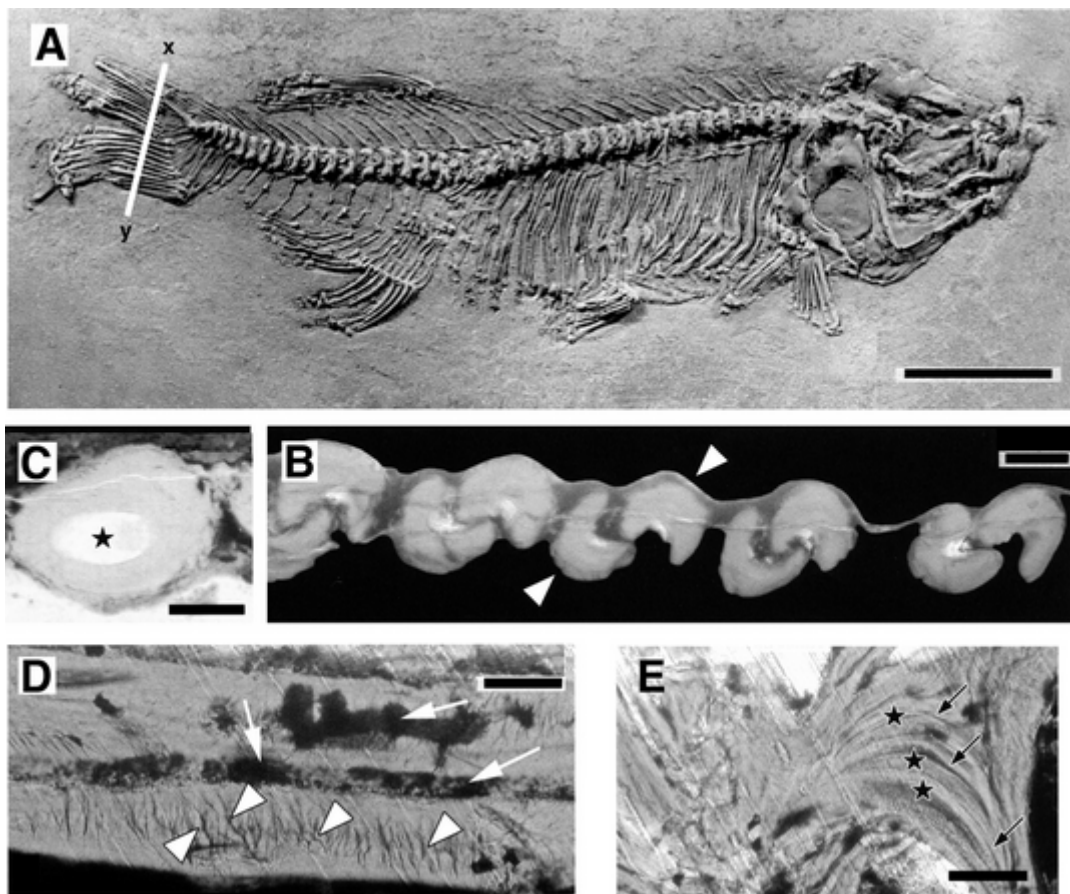


Fig. 1. †*Thaumaturus intermedius* Weitzel 1933

**A.** Vue générale du spécimen SMF ME 3327 de l'Eocène moyen de Messel (Hesse, Allemagne). La ligne xy signale la position de la coupe transversale de la nageoire caudale de la figure 1B. (échelle = 1 cm). **B.** Coupe transversale de la nageoire caudale montrant 5 rayons osseux (les lépidotriches) constitués chacun de deux héli-segments : têtes de flèches. (échelle = 50  $\mu$ m). **C.** Détail des deux héli-segments d'un lépidotriche montrant que le tissu osseux est totalement dépourvu de logettes ostéocytaires. (échelle = 50  $\mu$ m). **D.** Coupe transversale d'un os plat crânien montrant de fines structures sombres ramifiées (têtes de flèches) qui correspondent à des prolongement ostéoblastiques caractéristiques d'un tissu osseux acellulaire tubulaire. On observe également des cavités médullaires dans les parois osseuses (flèches). (échelle = 50  $\mu$ m). **E.** Coupe transverse d'un os crânien montrant l'absence d'ostéocytes dans le tissu osseux. Les astérisques montrent un secteur d'os secondaire (remaniement osseux) et les flèches signalent des lignes cimentantes de réversion. (échelle = 50  $\mu$ m). (d'après Gaudant et Meunier, 2004)

### Les hyperostoses fossiles.

Une hyperostose<sup>3</sup>, chez les poissons téléostéens, correspond à un gonflement plus ou moins important d'un os déterminé (Fig. 2A) (Meunier et Desse, 1986 ; Chanet, 2018). Les hyperostoses sont connues et étudiées depuis environ un siècle et demi (Gervais, 1875). Les différents travaux menés sur des taxons variés montrent que le phénomène hyperostosant semble affecter, dans la nature actuelle, essentiellement des espèces d'une taille relativement importante, supérieure à une bonne vingtaine de cm, et qui possèdent de l'os acellulaire (Meunier et Desse, 1986 ; Smith-Vaniz et

<sup>3</sup> Le terme de pachyostose parfois utilisé pour décrire les gonflements osseux chez les poissons téléostéens, comme synonyme d'hyperostose, devrait être réservé aux Mammifères adaptés secondairement à la vie aquatique (Houssaye, 2009) et à certaines pathologies humaines (Gervais, 1875). La très grande majorité des Ichtyologues utilisent le terme d'hyperostose pour décrire les ossifications hypertrophiées des Téléostéens.

al. 1995 ; Chanet, 2018). Certaines familles de téléostéens sont particulièrement propices au développement de ce phénomène comme les Carangidae (Fierstine, 1968 ; Desse et al. 1981 ; Laroche et al. 1982 ; Smith-Vaniz et al. 1995 ; Smith-Vaniz et Carpenter, 2007), les Sciaenidae (Chabanaud, 1926 ; Smith-Vaniz et al. 1995), les Sparidae (Gauldie et Czochanska, 1990 ; Smith-Vaniz et al. 1995) ou les Trichiuridae (Bhatti et Murti, 1960 ; Olsen, 1971 ; Lima et al., 2002). De plus, très souvent sur une espèce donnée, seuls certains éléments bien localisés du squelette sont régulièrement affectés alors que les autres sont indemnes (Meunier et Desse, 1994 ; Meunier et al. 1999 ; Béarez et al., 2005 ; Meunier et Herbin, 2014, Fig. 9). D'une façon générale, les causes avancées pour expliquer le phénomène de l'hyperostose sont très variées selon les auteurs (Desse et al. 1981 ; Béarez et al., 2005 ; Chanet, 2018). Ce désaccord apparent traduit probablement des causes différentes selon les espèces et qui se traduisent par une réponse relativement homogène des tissus osseux : l'hyperostose. Si les exemples de taxons présentant des hyperostoses dans la nature actuelle sont relativement nombreux, la littérature scientifique relative à des hyperostoses chez des formes fossiles est beaucoup plus rare et se limite à des descriptions morphologiques (Fierstine, 1968 ; Tiffany et al., 1980 ; Schlüter et al., 1992 ; Tyler et al., 1992).

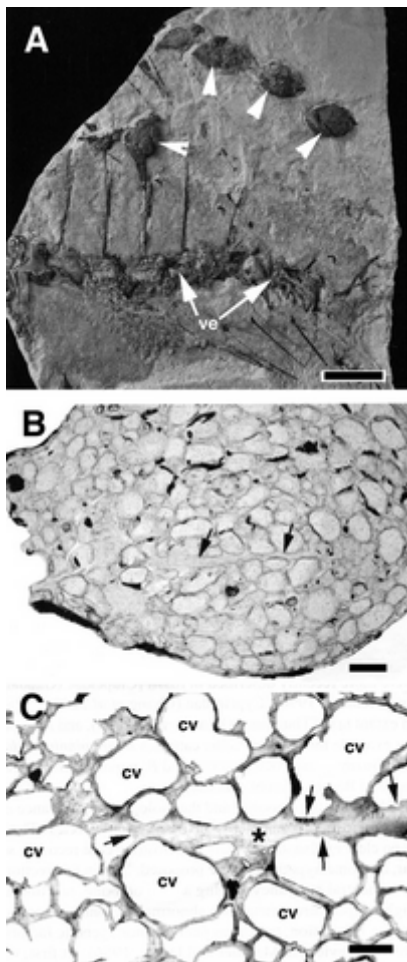


Fig. 2. †*Lepidopus albyi* (Sauvage, 1873)

**A.** Fragment du tronc d'un spécimen du Messinien de Lorca Serrata montrant quelques ptérygiophores hyperostosés (têtes de flèches) au-dessus de la colonne vertébrale (ve). (Espagne). (échelle = 1 cm). **B.** Coupe axiale d'un ptérygiophore hyperostosé (lumière naturelle transmise). Le tissu osseux est de type spongieux : nombreuses cavités vasculaires limitées par des travées osseuses de faible épaisseur. Les deux flèches noires indiquent l'axe central du ptérygiophore. (échelle = 100  $\mu$ m). **C.** Détail de la figure précédente montrant les cavités vasculaires (cv) séparées par de fines travées d'os acellulaire. Les flèches pointent des zones en érosion active le long de l'axe osseux (astérisque) du ptérygiophore. (échelle = 150  $\mu$ m). (d'après Meunier et al. 2010).

Lors de l'hyperostose le gonflement du tissu osseux résulte d'une intensification des processus d'ostéogenèse (Fig. 2B). Cet os primaire périostique est ensuite soumis à un remaniement secondaire (Fig. 2C) qui contribue à alléger la masse d'os 1<sup>re</sup> sans affecter le volume global de la

pièce osseuse (Meunier et Desse, 1994 ; Meunier et al. 1999 ; Béarez et al., 2005 ; Meunier et Herbin, 2014). Tel est le cas du sabre fossile †*Lepidopus albyi* dont les bases hyperostosées de la nageoire dorsale présentent les mêmes caractéristiques morphologiques et histologiques que les équivalents squelettiques des sabres actuels comme *Trichiurus lepturus* (Meunier et al., 2010).

Lors de ses diverses récoltes dans des gisements fossilifères messiniens du pourtour méditerranéen, Jean Gaudant a trouvé et décrit des fossiles de petite taille (de moins de 10 cm de longueur totale) dont pratiquement l'ensemble du squelette est hyperostosé (Meunier et Gaudant, 1987) : chez un Cyprinodontidae (†*Aphanius crassicaudus*) (Fig. 3, 4A) et un Gobiidae (†*Gobius aïdouri*). Par ailleurs, il a trouvé un Clupeidae dont seul le crâne peut montrer un phénomène d'hyperostose (†*Sardina ?crassa*) (Fig. 5) ; or les Clupéidés ont normalement de l'os cellulaire, ce qui faisait de ce fossile un cas d'étude fort intéressant puisque des espèces à os cellulaire développant des hyperostoses semblent particulièrement rares dans la nature actuelle (Chanet, 2018) en n'étant signalées que chez les Thunninae (Bearez et al. 2005) et chez un Ariidae (Cooke, 1993).

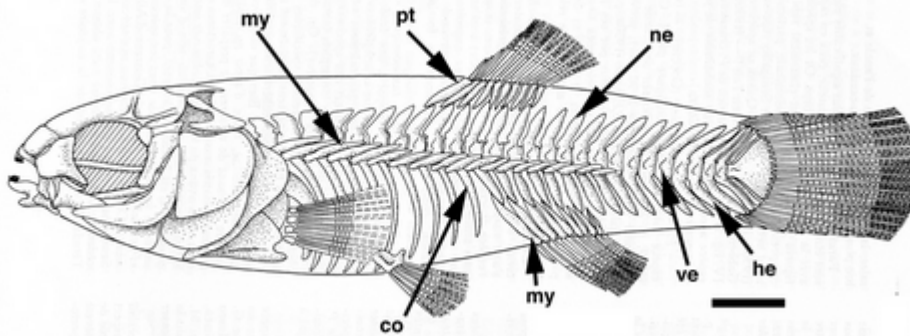


Fig. 3. †*Aphanius crassicaudus* (Agassiz). Reconstitution d'un animal entier montrant le gonflement caractéristique de très nombreux os du squelette : vertèbres, neurépinés et hémépinés, myorabdos, côtes et ptérygiophores des nageoires dorsale et anale. (échelle = 1 cm). (d'après Gaudant, 1979)

Chez †*A. crassicaudus*, le tissu osseux hyperostosé est constitué d'os primaire pseudolamellaire avasculaire (Fig. 4B). Ce tissu osseux n'est pas soumis à un remaniement secondaire (Fig. 4B,C) comme c'est le cas chez †*Lepidopus albyi* (voir plus haut) ou chez les espèces hyperostosées actuelles (Meunier et Desse, 1994 ; Meunier et al. 2010 ; Béarez et al. 2005 ; Chanet, 2018). Par ailleurs, dans la nature actuelle, les *Aphanius* qui dépassent rarement les 3 cm de longueur totale ne présentent pas d'hyperostoses. L'ampleur du phénomène qui implique l'ensemble du squelette chez le fossile apparaît donc comme un cas remarquable qui nous a conduits à impliquer le milieu de vie hypersalé comme facteur déclencheur du processus hyperostosant. †*Aphanius crassicaudus* a effectivement été collecté dans un gisement à évaporites riche en sulfates et carbonates (Gaudant, 1979). Un autre fossile d'âge pliocène, †*Hsianwenia wui*, un Cyprinidae, qui présente un squelette très hyperostosé vivait, lui aussi, dans un milieu hypersalé : les évaporites de Quaidam au Tibet (Chang et al. 2008). Dans ce dernier cas, il faut noter que ce téléostéen fossile fait

partie d'une famille de poissons, les Cyprinidae, connue comme ayant de l'os cellulaire (Moss, 1961, 1965). Or il apparaît que l'os cellulaire chez les Téléostéens est rarement hyperostosé, au moins dans la nature actuelle. En revanche, avec Jean Gaudant, nous avons analysé la structure histologique du crâne hyperostosé de †*Sardina ?crassa* (Gaudant et Meunier, 1998). Le tissu osseux primaire est partiellement remplacé par de l'os secondaire (Fig. 5A). De plus, nous avons confirmé la présence d'ostéocytes dans son tissu osseux hyperostosé (Fig. 5B), ce qui n'est pas surprenant puisque les Clupeidae sont connus pour avoir de l'os cellulaire comme la plupart des Clupéiformes (Moss, 1961, 1965 ; Davesne et al., 2018).

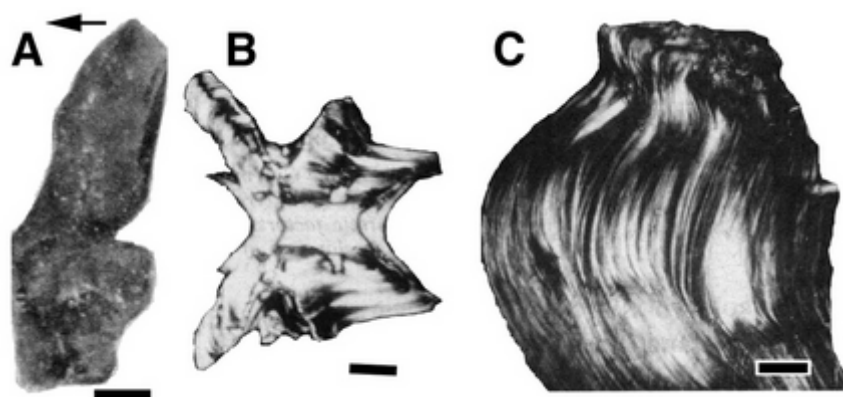


Fig. 4. †*Aphanius crassicaudus* (Agassiz)

**A.** Vue latérale d'une vertèbre hyperostosée ; la flèche indique la direction de la tête du poisson. **B** et **C.** Respectivement coupe horizontale d'une vertèbre et coupe transversale d'un myorabdos hyperostosés (observation en lumière polarisée). Noter que le tissu osseux de ces deux organes est totalement dépourvu d'ostéocytes et de vaisseaux sanguins ; il est dit acellulaire et avasculaire. (échelles : A = 500  $\mu$ m ; B = 250  $\mu$ m ; C = 50  $\mu$ m). (A, B et C d'après Meunier et Gaudant, 1987)



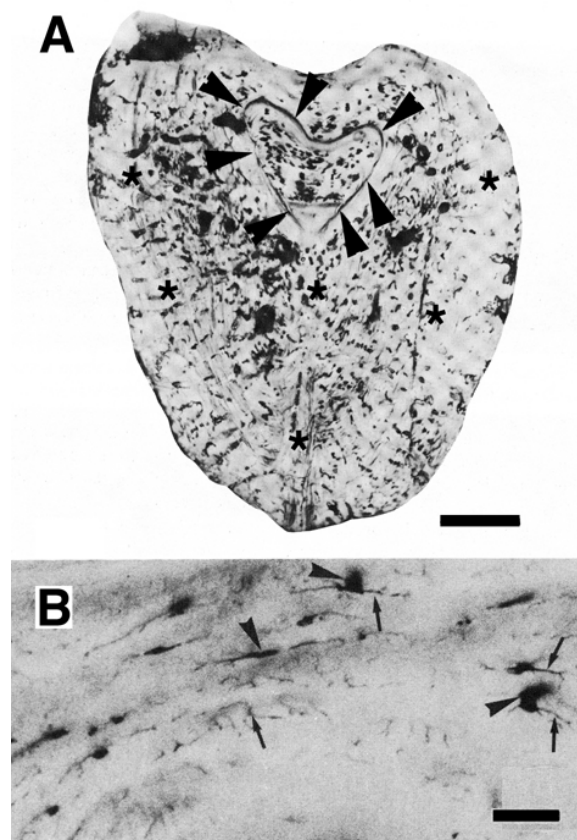


Fig. 5. †*Sardina ?crassa* (Sauvage, 1873)

**A.** Coupe transversale d'un parasphénoïde hyperostosé (lumière naturelle transmise). Les têtes de flèches délimitent le volume normal du parasphénoïde non hyperostosé et les astérisques montrent le tissu osseux hyperostosé ; les ponctuations noires correspondent à des canaux vasculaires. (échelle = 200  $\mu$ m). **B.** Détail d'une coupe de parasphénoïde hyperostosé montrant les logettes ostéocytaires des cellules osseuses (têtes de flèches) et leurs prolongements cytoplasmiques (flèches). (échelle = 25  $\mu$ m). (d'après Gaudant et Meunier, 1996)

## Conclusion

Jean Gaudant avait bien compris l'intérêt de la paléohistologie pour apporter des données structurales objectives utiles à l'interprétation de certains des fossiles qu'il avait eu l'occasion de collecter et de décrire. Ces approches paléohistologiques lui ont permis d'enrichir ses interprétations paléobiologiques et systématiques. À titre personnel, je lui sais gré de m'avoir proposé de collaborer à ses travaux et, ainsi, de m'avoir permis d'enrichir tout particulièrement ma vision du phénomène de l'hyperostose chez les Téléostéens grâce aux fossiles.

## Bibliographie

AGASSIZ, L. R. (1833-1844). *Recherches sur les Poissons Fossiles*. 5 vol., Imprimerie Petitpierre. Neuchâtel.

AMPRINO, R. & GODINA, G. (1956). Osservazioni sul rinnovamento strutturale dell'osso in Pesci Teleostei. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, **28**, p. 62-71.

- BEAREZ, P., MEUNIER, F. J. et KACEM, A. (2005). Description morphologique et histologique de l'hyperostose vertébrale chez la thonine noire, *Euthynnus lineatus* (Teleostei, Perciformes, Scombridae). *Cah. Biol. mar.*, **46**, p. 21-28.
- BHATTI, Y. M. & MURTI, N. N. (1960). Hyperostosis in *Trichiurus haumela* (Forskål). *J. Univ. Bombay*, **28**, p. 84-89.
- BRITO, P.M., CUPELLO, C. et MEUNIER, F. J. (2018). The diet of the Early Cretaceous coelacanth †*Axelrodichthys araripensis* Maisey, 1986 (Actinistia, Mawsoniidae). *Cybium*, **42(1)**, p. 105-111.
- CHABANAUD, P. (1926). Fréquence, symétrie et constance spécifiques d'hyperostoses externes chez divers poissons de la famille des Sciaenidés. *C. R. Acad. Sci.*, **182**, p. 1647-1649.
- CHANET, B. (2018). Swollen bones in jacks and relatives (Teleostei : Acanthomorpha : Carangidae). *Cybium*, **42(1)**, p. 99-103.
- CHANG, M- M., WANG, X., LIU, H., ZHAO, Q., WU, G. LIU, J., LI, Q., SUN, Z. et MIAO, D. (2008). Extraordinarily thick-boned fish linked to the aridification of the Quaidam basin (northern Tibetan Plateau). *Phil. Nat. Acad. Sci.*, **105(36)**, p. 13246-13251.
- COOKE, R. (1993). The past and present distribution of sea catfishes (Ariidae) in a small estuarine embayment in Panama relevance to precolumbian fishing practice. In : Explotación de Recursos Faunísticas en Sistemas adaptivos Americanos (Lanata J. L. ed.) *Arqueol. Contemp.*, **4**, p. 57-74.
- DAVESNE, D., MEUNIER, F.J., et OTERO, O. (2018). Histological characteristics of bony tissue in the Opah, *Lampris guttatus* (Brünnich, 1788) (Teleostei; Lampriformes; Lampridae). *Biology Letters*, **14**, 20180270.
- DESSE, G., MEUNIER, F. J., PERON, M. et LAROCHE, J. (1981). Hyperostose vertébrale chez l'animal. *Rhumatologie*, **33**, p. 105-119.
- FIERSTINE, H. L. (1968). Swollen dorsal fin elements in living and fossil *Caranx* (Teleostei: Carangidae). *Contr. Sci. Los Angeles*, **137**, p. 1-10.
- FRANCILLON-VIEILLOT, H., BUFFRENIL, V. de, CASTANET, J., GERAUDIE J., MEUNIER, F. J., SIRE, J. Y., ZYLBERBERG, L. et RICQLES, A. de (1990). Microstructure and mineralization of Vertebrate skeletal tissues. Dans *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. J. G. Carter (Ed), Vol. 1 : 471-530, Van Nostrand Reinhold, New-York.
- GAUDANT, J. (1979). « *Pachylebias* » *crassicaudus* (Agassiz) (Poisson téléostéen, Cyprinodontiforme), un constituant majeur de l'ichthyofaune du Messinien continental du bassin méditerranéen. *Geobios*, **12(1)**, p. 47-73.
- GAUDANT, J. & MEUNIER, F. J. (1996). Observation d'un cas de pachyostose chez un Clupeidae fossile du miocène terminal de l'ouest Algérien, *Sardina ? crassa* (Sauvage, 1873). *Cybium*, **20(2)**, p. 169-183.
- GAUDANT, J. & MEUNIER, F. J. (2004). Un test pour déterminer la position systématique du genre *Thaumaturus* Reuss 1844 (Poisson Téléostéen): l'approche paléohistologique. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **252**, p. 79-93.

- GAULDIE, R. W. & CZOCHANSKA, Z. (1990). Hyperostotic bones from the New Zealand snapper *Chrysophrys auratus* (Sparidae). *Fish. Bull.*, **88**, p. 201-206.
- GERVAIS, P. (1875). De l'hyperostose chez l'homme et chez les animaux. I. *J. Zool.*, 4, p. 272-284 ; II. *J. Zool.*, 4, p. 445-462.
- GOODRICH, E. (1904). On the dermal fin-rays of fish living and extinct. *Quat. J. Micr. Sci.*, **47**, p. 465-522.
- GOODRICH, E. (1907). On the scales of fish living and extinct and their importance in classification. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **2**, p.751-774.
- GOODRICH, E. (1913). On the structure of bone in fishes : a contribution to paleohistology. *Proc. Zool. Soc., Lond.*, p. 80-85.
- GROSS, W. (1935). Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische. *Palaeontographica*, **83**, p. 1-60.
- HOUSSAYE, A. (2009). "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, **4**, p.325-340.
- LAROCHE, J., PERON, M. et LEGAL, Y. (1982). Étude de l'hyperostose vertébrale et crânienne chez deux téléostéens *Trachurus trachurus* et *Trachurus mediterraneus*, par la diffraction des rayons X et l'incorporation de <sup>45</sup>Ca. *C. R. Acad. Sci.*, **294**, p. 1045-1050.
- LIMA, F. C., SOUZA, A. P. M., MESQUITA, E. F. M., SOUZA, G. N. et CHINELLI, V. C. J. (2002). Osteomas in cutlass fish, *Trichiurus lepturus* L., from Niteroi, Rio de Janeiro state, Brazil. *J. Fish Dis.*, **25**, p. 57-61.
- MEUNIER, F. J. (1987). Os cellulaire, os acellulaire et tissus dérivés chez les Osteichthyens: les phénomènes de l'acellularisation et de la perte de minéralisation. *Ann. Biol.*, **26**, p. 201-233.
- MEUNIER, F. J. (2011). The Osteichthyes, from the Paleozoic to the extant time, through histology and paleohistology of bony tissues. *C. R., Palevol.* **10**, p. 347-355.
- MEUNIER, F. J. & DESSE, G. (1986). Les hyperostoses chez les Téléostéens : description, histologie et problèmes étiologiques. *Ichthyophysiological Acta*, **10**, p. 130-141.
- MEUNIER, F. J. & DESSE, J. (1994). Histological structure of hyperostotic cranial remains of *Pomadasys hasta* (Osteichthyes, Perciformes, Haemulidae) from archeological sites of the Arabian Gulf and the Indian Ocean. In Fish exploitation in the Past, Proc. 7<sup>th</sup> Meet. ICAZ Fish Remains Working Group, W. Van Neer (ed.), *Ann. Mus. Royal Afr. Cent., Sci. Zool.*, **274**, p. 47-53.
- MEUNIER, F. J. & GAUDANT, J. (1987). Sur un cas de pachyostose chez un poisson du Miocène terminal du bassin méditerranéen, *Aphanius crassicaudus* (Agassiz), (Teleostei, Cyprinodontidae). *C. R. Acad. Sci., Paris*, **305**, p. 925-928.
- MEUNIER, F. J. & GAYET M. (1992). Remaniement de la ganoïne chez un Semionotidae nouveau du Crétacé Supérieur de Bolivie : intérêt paléobiologique. *Geobios*, **25(6)**, p. 767-774.

- MEUNIER, F. J. & HERBIN, M. (2014). La collection histologique du squelette des « poissons » de Paul Gervais. *Cybium*, **38(1)**: 23-42.
- MEUNIER, F. J. & HUYSEUNE, A. (1992). The concept of bone tissue in Osteichthyes. *Netherland J. Zool.*, **42(2-3)**, p. 445-458.
- MEUNIER, F. J. & LAURIN, M. (2012). A microanatomical and histological study of the long bones in the Devonian Sarcopterygian *Eusthenopteron foordi*. *Acta Zoologica*, **93(1)**, p. 88-97.
- MEUNIER, F. J., BEAREZ, P. et FRANCILLON-VIEILLOT, H. (1999). Some morphological and histological aspects of hyperostosis in the Equatorial marine fish *Prionotus stephanophrys* (Teleostei, Triglidae). *in*: Proc. 5th Indo-Pacific. Fish Conf., Nouméa. 1997 (Séret B. et J.-Y. Sire, eds), Paris: Soc. Fr. Ichtyol., p. 125-133.
- MEUNIER, F. J., GAUDANT, J. et BONELLI, E. (2010). Morphological and histological study of the hyperostosis of *Lepidopus* a fossil Trichiuridae from the Tortonian (Upper Miocene) of Piedmont (Italy). *Cybium*, **34(3)**, p. 293-301.
- MOSS, M. L. (1961). Studies of the acellular bone of teleost fish. I. Morphological and systematic variations. *Acta Anat.*, **46**, p. 343-362.
- MOSS, M. L. (1963). The biology of acellular teleost bone. *Ann. N-Y. Acad. Sci.*, **109**, p. 337-350.
- MOSS, M. L. (1965). Studies of the acellular bone of teleost fish. V. Histology and mineral homeostasis of freshwater species. *Acta Anat.*, **60**, p. 262-276.
- OLSEN, S. J. (1971). Swollen bones in the atlantic cutlass fish *Trichiurus lepturus* Linnaeus. *Copeia*, **(1)**, p. 174-175.
- ØRVIG T. (1951). Histologic studies of placoderms and fossil elasmobranches. The endoskeleton with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. *Ark. Zool.*, (ser 2), **2**, p. 321-354.
- ØRVIG T. (1967). Phylogeny of tooth tissues: Evolution of some calcified tissues in early Vertebrates, with a note on the history of cementum. *In* Structural and chemical organization of teeth. (MILES, A.E.W., ed.), p. 45-110. Acad. Press, New-York.
- ØRVIG T., S (1968). The dermal skeleton: General considerations. *In* Current problems in lower Vertebrate phylogeny. (ØRVIG T., Ed.) *Nobel Symposium*, **4**, p. 373-397, Stockholm, Alquist & Wiksell.
- PEYER, B. (1968). Comparative odontology. 347 p. The University Chicago Press, Chicago.
- QU, Q., SANCHEZ, S., BLOM, H., TAFFOREAU, P. et AHLBERG, P.E. (2013). Scales and tooth whorls of ancient fishes challenge distinction between external and oral "teeth". *PLoS ONE* 8(8):e71890 . doi:10.1371/journal.pone.0071890
- RICQLES, A. de, MEUNIER, F. J., CASTANET, J. et FRANCILLON-VIEILLOT, H. (1991). Comparative microstructure of bone. *In*: "Bone", B.K. Hall Ed., **3**: 1-78, CRC Press.

- SANCHEZ, S., AHLBERG, P. E., TRINAJSTIC, K. M., MIRONE, A. et TAFFOREAU, P. (2012). Three-dimensional synchrotron virtual paleohistology : a new insight into the world of fossil bone microstructures. *Microsc. Microanal.*, **18**, p. 1095-1105.
- SCHLÜTER, T., KOHRING, R. et MEHL, J. (1992). Hyperostotic bones (« Tilly bones ») from presumably pliocene phosphorites of the Lake Manyara area, northern Tanzania. *Paläont. Z.* **66**, p. 129-136.
- SCHULTZE, H.-P. (1966). Morphologische und Histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppen). *N.Jb. Geol.Paläont. Abh.*, **126(3)**, p.232-314.
- SCHULTZE, H.-P. (1969). Die Faltenzähne der Rhipidisiiden Crossopterygier, der Tetrapoden und der Actinopterygier-Gattung *Lepisosteus* nebst einer Beschreibung der Zahnstruktur von *Onichodus* (Struniiformer Crossopterygier). *Palaeontologica Italica, New Series* 35, **65**, 63-137.
- SHAHAR, R. & DEAN, M. N. (2013). The enigmas of bone without osteocytes. *Bonnekey Rp.*, **2**, p. 343.
- SIRE, J.-Y. & MEUNIER, F. J. (2017). Osteoblast caniculi in the acellular bone of gilthead sea bream *Sparus aurata* (Teleostei : Perciformes : Sparidae). *Cah. Biol. Mar.*, **58(4)**, p. 467-474.
- SMITH-VANIZ, W. F. & CARPENTER, K. E. (2007). Review of the crevalle jacks, *Caranx hippos* complex (Teleostei : Carangidae), with a description of a new species from West Africa. *Fishery bull.*, **105(2)**, p. 207-233).
- SMITH-VANIZ, W. F., KAUFMAN, L. S. et GLOVACKI, J. (1995). Species-specific patterns of hyperostosis in marine teleost fishes. *Mar. Biol.*, **121**, p. 573-580.
- THOMSON, K. S. (1975). On the biology of cosmine. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, **40**, p. 1-59.
- TIFFANY, W. J., PELHAM, R. E. et HOWELL, F. W. (1980). Hyperostosis in Florida fossil fishes. *Florida S.*, **43**, p. 44-49.
- TYLER, J. C., PURDY, R. W. et OLIVER, K. H. (1992). A new species of *Sphoeroides* pufferfish (Teleostei : Tetraodontidae) with extensive hyperostosis from the Pliocene of North Carolina. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **105**, p. 462-482
- WEISS, R. E. & WATABE, N. (1979). Studies on the biology of fish bone. III. Ultrastructure of osteogenesis and resorption in osteocytic (cellular) and anosteocytic (acellular) bones. *Calc. Tiss. Intern.*, **28**, p. 43-56.
- WILLIAMSON, W. C. ,1849. On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish. *Philos. Trans. Roy. Soc., London, B*, **139**, p. 435-475.
- WITTEN, P. E., HUYSSEUNE, A., FRANZ-ODENDAAL, T., FEDAK, T., VICKARYOUS, M., COLE, A. et HALL, B. K. (2004). Acellular teleost bone/dead or alive, primitive or derived ? *Paleont. Newslet.*, **55**, p. 34-41.