

reproduction était-il répandu ? Nous avons étudié des spécimens du genre *Incisoscutum*, auparavant remarquables pour leur « contenu stomacal » : des os de plus petits poissons. Ces poissons ainsi qu'un autre appartenant au même genre se sont aussi révélés porteurs d'embryons.

Incisoscutum appartient au plus vaste groupe de placodermes, les arthrodires. Ce groupe est constitué de plus de 300 espèces, comprenant les plus gros placodermes ayant jamais vécu, tel l'effrayant *Dunkleosteus*, qui mesurait six mètres de long. Avant notre découverte, il n'existait aucun indice d'un dimorphisme sexuel chez les arthrodires ni d'indication sur leur mode de reproduction. Les embryons que nous avons découverts montrent sans ambiguïté qu'*Incisoscutum* se reproduisait par fécondation interne. À partir de spécimens provenant de Gogo et d'autres sites, nous avons aussi montré que les mâles d'arthrodires possédaient des ptérygopodes. Ainsi,

au moins deux des sept groupes principaux de placodermes, dont le plus important, se reproduisaient par copulation au moins 25 millions d'années avant les requins et autres chondrichthyens.

Il apparaît donc clairement que les placodermes ont été, chez les vertébrés, les précurseurs de la reproduction par accouplement. Selon la théorie qui prévalait avant nos découvertes, ces organismes auraient donné naissance à l'un seulement des deux groupes vivants de vertébrés à mâchoires, à savoir les chondrichthyens (requins, raies et chimères actuels). Mais les nouvelles découvertes et la méticuleuse analyse des relations de parenté chez les premiers vertébrés réalisée en 2009 par Martin Brazeau, aujourd'hui au Muséum d'histoire naturelle de Berlin, suggèrent que les placodermes sont les ancêtres à la fois des premiers poissons cartilagineux et des acanthodiens, un groupe éteint de poissons à mâchoires. On pense aujourd'hui que certains

acanthodiens sont les ancêtres des poissons osseux, la lignée ayant conduit aux tétrapodes – les animaux à quatre membres – dont descendent tous les vertébrés terrestres, y compris l'homme.

Des nageoires devenues pénis

Ce scénario révisé de l'apparition de l'accouplement chez les vertébrés a toutefois soulevé de nouvelles questions. Mes collègues et moi avons commencé à réfléchir aux conséquences, sur l'évolution des vertébrés, de l'apparition de la copulation comme stratégie de reproduction. Des comparaisons anatomiques faites par d'autres chercheurs et par nous-mêmes nous faisaient déjà penser que les membres postérieurs et les organes génitaux des tétrapodes avaient évolué à partir de la ceinture pelvienne (comprenant les ptérygopodes) des premiers poissons.

L'ORIGINE DE L'ACCOUPLEMENT CHEZ LES VERTÉBRÉS

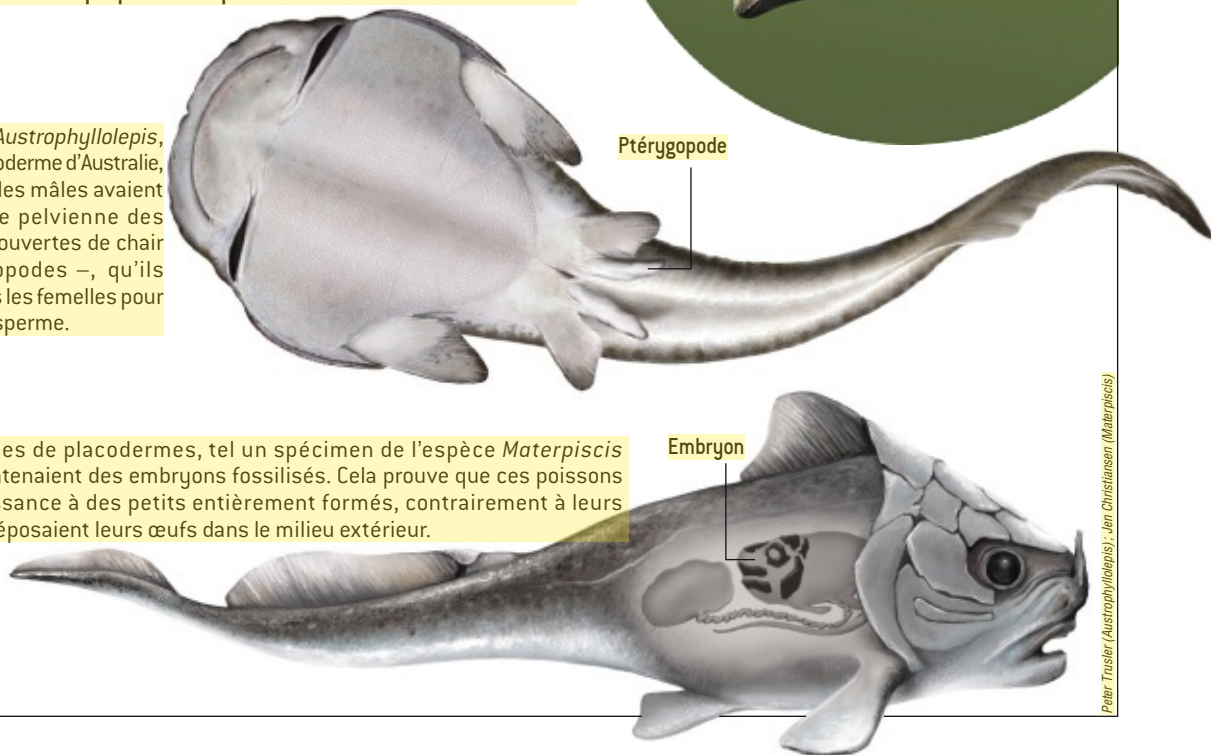
Les poissons de la classe éteinte des placodermes furent parmi les premiers vertébrés à posséder une mâchoire. L'auteur et ses collègues ont découvert qu'il y a environ 375 millions d'années, ils furent aussi parmi les premiers vertébrés à pratiquer la fécondation interne et à donner naissance à des petits entièrement formés, au lieu de frayer comme la plupart des poissons. Même si les poissons qui s'accouplent ont une progéniture moins importante que ceux qui fraient, ces derniers naissent bien plus grands et robustes et ont des chances de survie bien supérieures. Cette stratégie de reproduction a peut-être été un avantage sélectif crucial à une époque où les prédateurs marins abondaient.

Des fossiles d'*Austrophyllolepis*, un poisson placoderme d'Australie, ont révélé que les mâles avaient sur la ceinture pelvienne des extensions recouvertes de chair – les ptérygopodes –, qu'ils inséraient dans les femelles pour y introduire le sperme.

Certains fossiles de placodermes, tel un spécimen de l'espèce *Materpiscis* [ci-contre], contenaient des embryons fossilisés. Cela prouve que ces poissons donnaient naissance à des petits entièrement formés, contrairement à leurs ancêtres, qui déposaient leurs œufs dans le milieu extérieur.



Ptérygopode



Peter Trusler (Austrophyllolepis), Jan Christiansen (Materpiscis)

L'une des preuves les plus convaincantes de cette nouvelle vision a été apportée par des études réalisées par Martin Cohn, de l'Université de Floride. Celui-ci a montré en 2004 que le gène *Hoxd13*, impliqué dans le développement des nageoires pectorales et pelviennes des poissons à mâchoires « modernes », est aussi actif dans le développement des membres et des organes génitaux des mammifères; cela suggère que nos jambes et nos organes sexuels pourraient avoir évolué à partir de la ceinture pelvienne des premiers poissons.

Puisque nous descendons des placodermes, ces caractéristiques anatomiques aussi proviennent de ces poissons. Nous nous sommes demandé quels autres traits anatomiques nous avaient légués les placodermes. Chez les requins « modernes », les mâles doivent

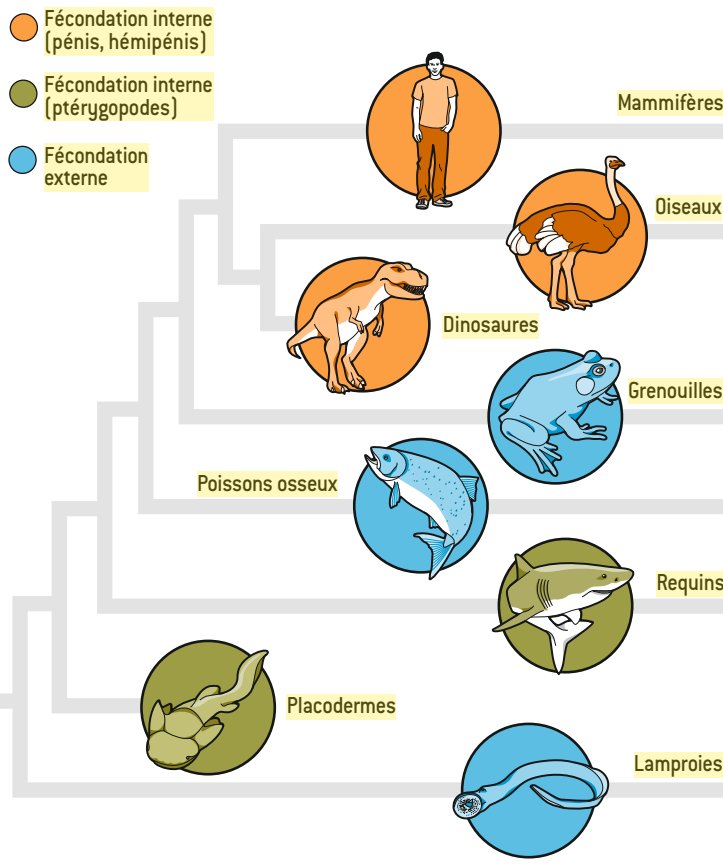
faire leur cour aux femelles avant de pouvoir s'accoupler avec elles. Chez certaines espèces, telles que le requin à pointes blanches de récif, le mâle fait des avances en mordant le dos de la femelle, sa nuque puis ses nageoires pectorales – un mouvement qui lui permet ensuite de se tenir contre elle pendant la copulation.

Cette observation nous a conduits à l'hypothèse que les mâchoires étaient initialement apparues non pas pour manger, comme les chercheurs le supposent depuis longtemps, mais pour mieux s'accoupler. Après cette innovation évolutive, les mâchoires auraient été utilisées différemment pour mastiquer. Si la plupart des poissons osseux sont revenus au frai (fécondation externe) comme mode de reproduction, et ont donc cessé d'utiliser leurs mâchoires pour s'accoupler, l'innovation de leurs ancêtres placodermes les avait en tout cas préadaptés à la mastication.

Plus tard, la fécondation interne fera de nouveau son apparition chez les vertébrés terrestres amniotes (reptiles, oiseaux et mammifères), les libérant ainsi de la nécessité d'aller se reproduire dans l'eau comme le faisaient – et le font encore – les amphibiens. C'est parce que nous avons appris que la fécondation interne était apparue pour la première fois chez les placodermes (et non chez les requins) et parce que les placodermes sont supposés être les ancêtres des poissons osseux que nous avons pu envisager cette relation entre la copulation et la mastication.

LIENS DE FAMILLE

Les placodermes sont parmi les ancêtres des tétrapodes, c'est-à-dire des animaux à quatre membres, dont font partie les hommes. Bien que la fécondation interne soit apparue avec les placodermes, les poissons osseux qui leur ont succédé ont pour la plupart recommencé à frayer. Cependant, avec l'évolution de certains poissons osseux en tétrapodes, la fécondation interne est réapparue. L'anatomie pelvienne héritée des placodermes (incluant les ptérygopodes qu'ils utilisaient pour la copulation) a alors évolué pour donner les hanches, les pattes postérieures et les organes génitaux externes des tétrapodes. À la place des ptérygopodes, les tétrapodes ont développé des hémipénis ou des pénis, d'origine urogénitale. Le schéma ci-dessous indique les modes de reproduction prédominants pour les principaux groupes de vertébrés.



Gros succès évolutif

Sur le plan évolutif plus général, nous avons remarqué que l'époque de l'apparition de la copulation chez les vertébrés coïncide avec celle de l'explosion de la diversité des arthroïdes – la première grande diversification évolutive des animaux à mâchoires inscrite dans le registre fossile.

Ce passage du frai à la fécondation interne a-t-il été le moteur principal de cette importante spéciation? Nos recherches dans la littérature scientifique ont apporté certains indices intéressants. En 2004, Shane Webb, de l'Université de Saint Andrews en Écosse, et ses collègues ont rapporté qu'une famille de poissons, les Goodéidés, qui peuplent actuellement les torrents du Nevada et du centre-ouest du Mexique, s'est séparée en deux lignées il y a environ 16,8 millions d'années. L'une de ces lignées a continué à frayer dans l'eau et a donné naissance à quatre espèces seulement. L'autre a développé une forme de fécondation interne et comprend aujourd'hui 36 espèces.

Un autre groupe de poissons, les *Bythitoidei*, qui comprend trois lignées, présente un schéma similaire. La lignée qui a développé une fécondation interne compte 107 espèces. L'une des deux autres lignées ayant conservé le frai inclut 22 espèces, tandis que l'autre en comprend seulement trois. Le fait que dans ces deux groupes de poissons, les Goodéidés et les *Bythitoidei*, les lignées passées à la fécondation interne se soient bien plus diversifiées appuie notre hypothèse.

À première vue, l'idée que la fécondation interne ait entraîné la diversification évolutive des arthrodires semble contre-intuitive. Le frai crée en effet des dizaines de milliers d'œufs, donc *a priori* beaucoup plus de descendants que la copulation et la mise au monde de quelques jeunes entièrement formés, pour lesquels la mère investit beaucoup d'énergie. Et plus la progéniture est importante, plus grandes sont les chances que l'un des descendants hérite d'une combinaison de gènes pouvant conduire au début d'une spéciation.

Cependant, au cours du Dévonien, la plupart des poissons se nourrissaient d'autres poissons, de sorte que les minuscules petits tout juste nés du frai représentaient des proies faciles. Produire moins de descendants, mais des descendants de plus grande taille capables de fuir ou de se défendre, donne de meilleures chances de survie aux jeunes, qui parviennent ainsi plus souvent à l'âge de se reproduire. Ce nouveau mode de reproduction pourrait donc avoir conféré aux arthrodires un avantage sélectif notable.

Protection rapprochée des œufs

De nombreuses questions sur l'origine et l'évolution de la fécondation interne chez les vertébrés restent sans réponse. On ignore par exemple comment exactement les placodermes ont abandonné le frai pour la fécondation interne. Je ne peux que conjecturer la nature de ce changement. Cela a pu commencer par la sélection d'un comportement consistant pour les mâles et les femelles à frayer côte à côte, l'avantage de cette proximité étant un taux de fécondation plus élevé et la protection assurée aux œufs fécondés. Une étape intermédiaire est aussi envisageable : au lieu de déposer les œufs dans l'eau, la femelle ou le mâle aurait porté la masse d'œufs, comme le font les hippocampes qui couvent leurs œufs dans des poches incubatrices.

L'utilisation de nageoires pelviennes pour transférer le sperme avec plus de précision à la masse d'œufs a peut-être amené le mâle à se rapprocher de la femelle. Cette adaptation aurait créé une pression de sélection conduisant à des lobes de nageoires pelviennes plus grands et plus allongés, devenus *in fine* des ptérygopodes.

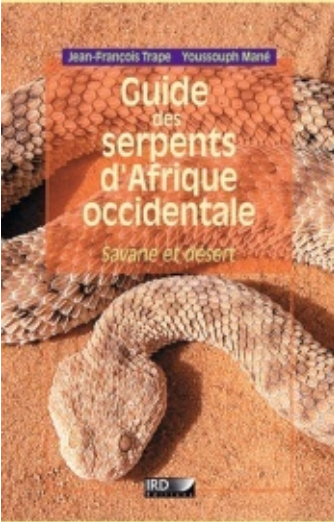
Quels sont les facteurs neurobiologiques qui ont rendu les mâles désireux d'insérer des parties de leurs nageoires pelviennes dans les femelles lors de l'accouplement ? L'apparition de cette pulsion résulte peut-être de la pression de sélection, qui poussait le mâle à féconder les œufs au plus vite, avant que la femelle ne les ait émis, notamment en raison de la compétition avec les autres mâles. Des études complémentaires des signaux chimiques et des déclencheurs neuronaux qui régissent le comportement d'accouplement des requins et des autres poissons pourraient nous éclairer sur l'apparition de cette première étape évolutive vers la copulation. ■



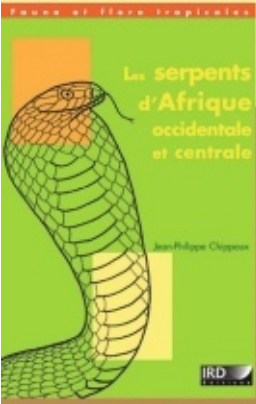
IRD
Éditions

**Institut de recherche
pour le développement**

Un éditeur pour le développement



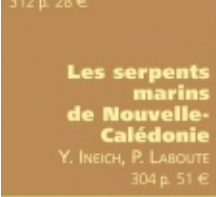
**Guide des
serpents
d'Afrique
occidentale**
Savane et désert
Jean-François Trape, Youssouph Mané
IRD
228 p. 29 €



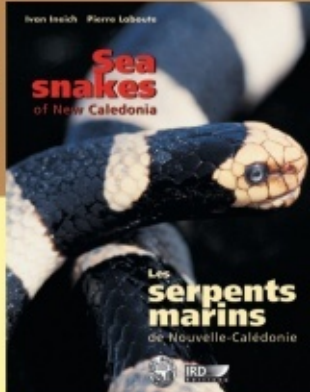
**Les serpents d'Afrique
occidentale et centrale**
Jean-Philippe Chippaux
IRD
312 p. 28 €



**Venins de serpent
et envenimations**
J.-P. CHIPPAUX
288 p. 28 €



**Les serpents
marins
de Nouvelle-
Calédonie**
Y. INEICH, P. LABOUTE
304 p. 51 €



**Sea
snakes
of New Caledonia**
**Les
serpents
marins
de Nouvelle-Calédonie**
IRD

Diffusion libraires : Eyrolles/Géodif
Vente par correspondance : IRD Diffusion
 32, av. Varagnat - F 93143 Bondy cedex
 Tél : 01 48 02 56 49 Fax : 01 48 02 79 09
 diffusion@ird.fr

www.ird.fr