

seule narine, située entre les deux yeux et très en arrière du bout du museau. Ce dernier consiste en une « lèvre supérieure », une sorte de bord situé en haut de la ventouse que l'animal utilise pour se fixer sur d'autres vertébrés qu'il parasite. La narine s'ouvre sur un conduit « naso-hypophysaire », contenant le système olfactif (un tissu nasal) et l'hypophyse, une glande qui sécrète des hormones. Au fond de ce conduit, l'épithélium nasal se joint à l'hypophyse, laquelle est orientée vers l'avant.

Sur le plan du développement, cela signifie que dans l'embryon du cyclostome un seul amas indivisible de cellules destinées à former un organe sensoriel – ce que l'on nomme une placode – est à l'origine de l'hypophyse et de l'épithélium nasal. Chez les cyclostomes, le télencéphale, c'est-à-dire la partie antérieure du cerveau, est très court.

À l'opposé, un gnathostome (par exemple un humain) a deux narines bien séparées, situées à l'avant du museau et en avant des yeux. Séparée des sacs nasaux par une grande distance, l'hypophyse s'ouvre dans la bouche tout en étant dirigée vers l'arrière.

Gnathostomes : un développement embryonnaire différent

Cette organisation résulte de la présence dans l'embryon du gnathostome de trois placodes bien séparées les unes des autres : deux nasales et une hypophysaire. Par ailleurs, le télencéphale (la partie antérieure du cerveau) d'un gnathostome est très allongé. Au cours du développement embryonnaire des cyclostomes, une masse de tissu,

■ L'AUTEUR



Vincent DUPRET est paléontologue et mène ses recherches au sein du département de mathématiques

appliquées de l'université nationale d'Australie, à Canberra.

Les vertébrés racontés par le registre fossile

Les vertébrés sont les animaux dotés d'une colonne vertébrale ; ce sont des chordés, c'est-à-dire des animaux dotés d'une chorde, le précurseur embryonnaire de la colonne vertébrale. Les vertébrés apparaissent dans le registre fossile de l'Ordovicien (*Sacabambaspis* en Bolivie, il y a 470 millions d'années).

Toutefois, on soupçonne qu'ils existaient déjà au Cambrien : *Haikouichthys*, un animal datant de 530 millions d'années, du Cambrien chinois, pourrait avoir été l'un des premiers vertébrés (hypothèse qui reste discutée).

Quelques millions d'années après l'Ordovicien, au Silurien, les descendants de ces formes primordiales sont plus nombreux dans les océans. Ils sont toujours dépourvus de mâchoires, mais dotés d'une lourde cuirasse osseuse, ce qui est utile dans ces eaux peuplées de prédateurs redoutables (orthocères aux tentacules démesurés ou scorpions de mer géants de deux mètres de long).

Toutefois, la donne est sur le point de changer au Silurien,

quand les mâchoires apparaissent chez les vertébrés. Les premiers vertébrés à mâchoires sont les placodermes, nommés aussi « poissons »

au Dévonien (de 419 à 359 millions d'années), l'âge des poissons, que les placodermes se diversifient en de très nombreuses formes et deviennent les maîtres incontestés des eaux. La preuve en est que nous trouvons leurs fossiles sur tous les continents et dans différents types de roches sédimentaires.

Certains, détritivores (se nourrissant de restes), ne

l'iconique *Dunkleosteus*, dont la mâchoire a la réputation d'avoir été dix fois plus puissante que celle d'un grand requin blanc actuel.

Ce succès n'allait pas durer. La grande crise biotique de la limite Frasnien-Famennien, au Dévonien, fait disparaître 70 % des espèces. Pourtant les placodermes survivent... mais disparaissent quelques millions d'années plus tard à la fin du Dévonien. Les causes en sont encore floues, mais multiples et liées : changements d'environnements et de climats, empoisonnement des eaux dû à la luxuriante végétation et aux sols qu'elle produits, etc.

À la fin du Dévonien, il y a quelque 365 millions d'années, certains vertébrés à mâchoires – les tétrapodes, c'est-à-dire les vertébrés à quatre pattes – commencent à conquérir les milieux terrestres. Les premiers tétrapodes resteront inféodés aux milieux aquatiques ; leurs descendants pourront s'aventurer sur la terre ferme. Mais c'est une autre histoire...

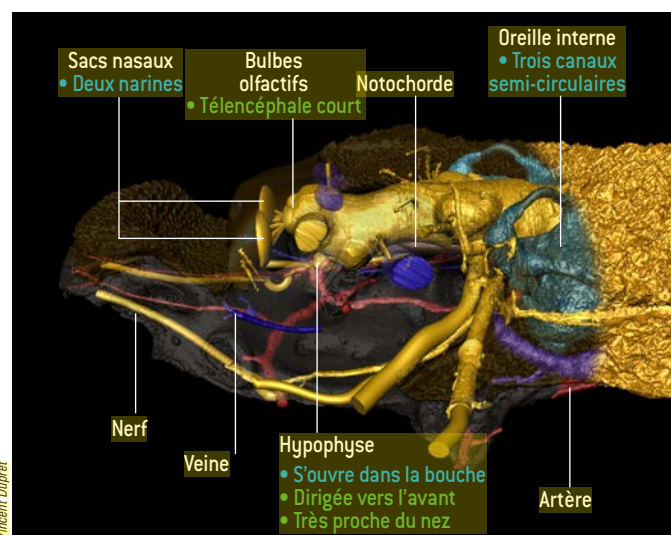
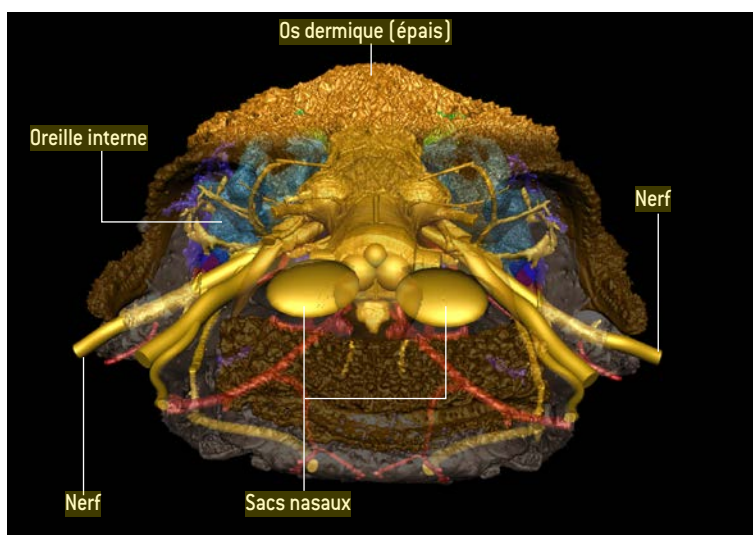


UN EXEMPLE DE TÉTRAPODE, ou vertébré [terrestre] à quatre pattes et doté de mâchoires.

cuirassés. Les placodermes apparaissent au début du Silurien, sans que l'on sache très bien sous quelle forme.

La situation est plus claire à la fin du Silurien. C'est en effet

mesuraient que quelques millimètres de long ; d'autres étaient de véritables monstres de huit mètres de long placés au sommet de la chaîne alimentaire. C'est le cas de



Vincent Dupret

nommée ectomésenchyme infra-optique prémandibulaire, migre de façon importante de chaque côté du cerveau avant de fusionner à l'avant pour former la lèvre supérieure de l'organisme au-dessous de sa narine unique. Pendant le développement embryonnaire des gnathostomes, ce même ectomésenchyme croît de façon moins importante sous le cerveau, sépare les sacs nasaux, en formant la région trabéculaire, c'est-à-dire la surface d'attache des mâchoires.

En raison de toutes ces différences morphologiques externes, internes ou embryonnaires, on a longtemps cru que la face des cyclostomes n'avait pu évoluer en celle des gnathostomes. C'est du moins l'impression que l'on en a quand on ne s'attache qu'aux organismes actuels. Or les observations de Yasuhiro Oisi et Shigeru Kuratani sur les cyclostomes nous ont permis de voir plus loin que cette apparente absence de lien entre la face des cyclostomes et celle des gnathostomes.

Les cyclostomes, ancêtres de tous les vertébrés ?

Nos confrères nippons ont en effet montré que beaucoup des caractères des myxines sont apparus à la faveur d'évolutions internes à leurs lignées. Cela expliquerait les différences notables séparant les myxines des lampiroies, de sorte qu'il serait envisageable que le plan de construction des cyclostomes reflète l'organisation ancestrale de tous les vertébrés. Ces

LE MODÈLE DU CRÂNE de *Romundina stellina* est montré ici sous divers points de vue. Ci-dessus, un aperçu semi-transparent de la face révèle diverses structures reconstruites par ordinateur. Les os et l'oreille interne ont été restitués à partir des données prélevées au scanner. Le remplissage de la cavité endocrânienne, contenant le cerveau, les artères, les veines et la notochorde a été reconstitué en remplissant les cavités, les canaux et les sillons du crâne. Cette restitution indique que *Romundina* a des caractères propres aux cyclostomes (en vert), mais aussi aux gnathostomes (en bleu).



ROMUNDINA STELLINA, une vue d'artiste.

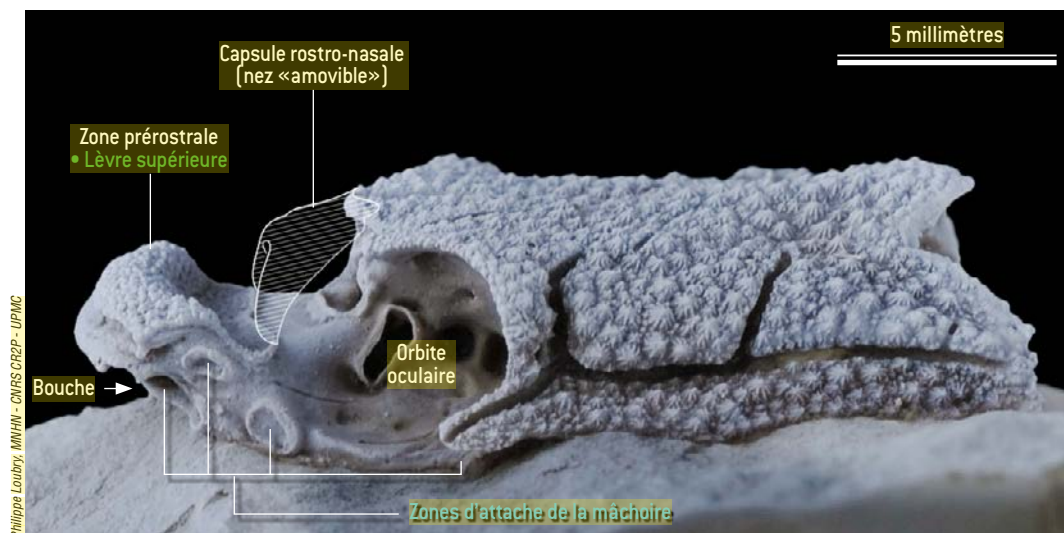
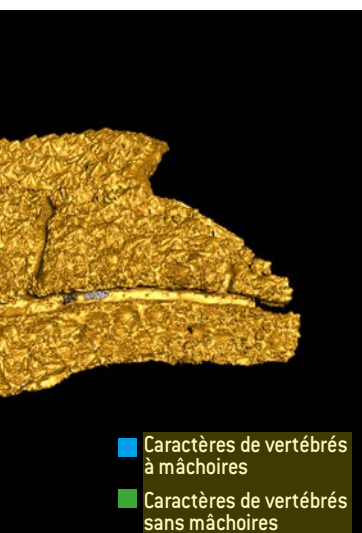
considérations les ont amenés en 2012 à proposer qu'un vertébré chinois pisciforme (en forme de poisson) dépourvu de mâchoires, décrit en 2011 – la forme fossile *Shuyu* – serait un intermédiaire entre les cyclostomes et les gnathostomes.

Romundina, à mi-chemin entre les cyclostomes et les gnathostomes

Alors que nous nous concentrons sur la description détaillée de notre fossile, cette nouvelle idée nous a invités à considérer ce dernier d'un œil nouveau : que la face de *Romundina* se situe à mi-chemin entre celle d'un cyclostome et celle d'un gnathostome nous a alors en quelque sorte... sauté au visage ! La face de *Romundina* est un assemblage de structures tenant à la fois des cyclostomes et des gnathostomes modernes.

Romundina est bien un gnathostome, ce que prouve la présence sur son crâne d'une trabécule, c'est-à-dire de la zone d'attache de la mâchoire. Pour autant, les narines sont incluses dans une composante osseuse du crâne qui, caractère étonnant, en est détachée : la capsule rostronasale. Après la mort de l'animal, cette capsule tombe, de sorte qu'elle n'est pas toujours retrouvée avec le reste d'un crâne de *Romundina* (c'est le cas pour notre spécimen canadien).

En avant de cette capsule rostronasale, le museau s'étend en une longue plateforme osseuse qui n'est pas sans rappeler la lèvre supérieure d'une lamproie (voir la photographie du fossile ci-dessus à droite).



Et qu'en est-il des structures internes du crâne de *Romundina* ? Elles sont toutes aussi surprenantes. La position des narines trahit la présence d'un télencéphale (cerveau antérieur) très court, comme chez les cyclostomes. La surface arrière de la capsule rostronasale, connue à partir d'autres spécimens que le nôtre, ne laisse ainsi aucun doute sur la petite taille du télencéphale et du nerf olfactif, ce qui est une caractéristique de cyclostome. Au niveau du palais et peu en arrière des sacs nasaux, un renforcement où se logeait l'hypophyse de *Romundina* est visible. Bien que séparée des narines – ce qui est normal chez les gnathostomes – elle reste proche de celles-ci.

Il y a un autre détail surprenant pour le paléontologue. Si cette hypophyse s'ouvrait bien dans la bouche comme chez un vertébré à mâchoires, elle était en revanche dirigée vers l'avant, comme chez un vertébré sans mâchoires (voir la reconstitution numérique du crâne de *Romundina* ci-dessus).

Ce n'est qu'un peu plus haut dans l'arbre de parenté (voir pages 62 et 63) des gnathostomes que la lèvre supérieure disparaît : chez les placodermes de l'ordre des Arthrodires (le plus grand groupe de placodermes), les narines se retrouvent au bout du museau.

C'est par exemple le cas de *Kujdaniowiaspis*, un petit placoderme du Dévonien inférieur ukrainien très étudié, qui est donc une référence chez les paléontologues, ou encore de l'emblématique *Dunkleosteus*, énorme placoderme du Dévonien supérieur long de huit mètres,

que certains estiment plus puissant que le grand requin blanc. Même si les narines migrent vers le bout du museau, le télencéphale reste court.

Ce n'est qu'avec l'apparition des groupes de gnathostomes modernes, à savoir les poissons cartilagineux (les chondrichthyens, tels que les raies et requins) d'une part et les poissons osseux (les ostéichthyens, tels que les sardines ou les daurades) d'autre part, que le télencéphale s'allonge et que l'hypophyse se loge en position postérieure tout en s'orientant vers l'arrière (voir l'arbre de parenté sur la double page précédente).

Un fossile-clef, qui révèle l'histoire évolutive de notre visage

Ainsi, *Romundina* est un gnathostome, puisqu'il a des mâchoires et une hypophyse séparée des sacs nasaux. Toutefois, nombre de ses structures externes et internes sont proches de celles des cyclostomes : ainsi, ses narines sont doubles comme chez les gnathostomes, mais situées entre les yeux comme chez les cyclostomes.

Cette mosaïque de caractères le place dans la séquence évolutive des gnathostomes après l'agnathe cuirassé *Shuyu*, mais avant les gnathostomes pleinement caractérisés, qui existaient déjà à la fin du Dévonien, longtemps avant nous. Il est clair que *Romundina* constitue l'un des fossiles-clefs expliquant l'évolution de la face des vertébrés à mâchoires, dont notre visage est issu. ■

■ BIBLIOGRAPHIE

V. Dupret *et al.*, A primitive placoderm sheds light on the origin of the jawed vertebrate face, *Nature*, vol. 507, pp. 500-503, 2014.

M. Zhu *et al.*, A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones, *Nature*, vol. 502, pp. 188-193, 2013.

F. Savatier, Un placoderme au sourire ironique, actualité *Pour la Science*, en ligne le 10 août 2013.

Y. Oisi *et al.*, Craniofacial development of Hagfishes and the evolution of Vertebrates, *Nature*, vol. 493, pp. 175-181, 2012.

Z.-K. Gai *et al.*, Fossil jawless fish from China foreshadows early jawed vertebrate anatomy, *Nature*, vol. 476, pp. 324-327, 2011.