

Le passage de la vie aquatique à la vie terrestre: l'exemple des Vertébrés

François J. MEUNIER

(Dép. Milieux et Peuplements Aquatiques, Museum national d'Histoire naturelle)

Aujourd'hui, tous les scientifiques s'accordent sur le fait que la vie est née dans l'eau et qu'elle a une très longue histoire. Les premières traces fossiles d'une activité biologique, issue d'organismes simples, ont 3.800 MA. La compréhension de cette longue histoire et de la diversité actuelle du monde vivant ne peut se placer que dans une perspective évolutive. La diversification des Métazoaires s'effectue il y a au moins 700-600 MA (la faune d'Ediacara en Australie date de 670 MA), au Précambrien supérieur. Au cours du Cambrien (540-500 MA) tous les grands plans d'organisation animale (niveau Embranchement) se différencient (= « explosion cambrienne ») et des chaînes alimentaires complexes se mettent en place. Depuis le cambrien, nous observons de simples variations d'organisation de ces plans.

Au cours du XVIII^{ème} siècle la description de la diversité biologique sur le Globe s'intensifie avec la multiplication des grands voyages circum-terrestres pour la découverte du monde et des « merveilles de la nature ». Ce processus s'amplifie dans la première moitié du XIX^{ème} siècle. Dans la foulée de Linné (inventeur de la nomenclature binominale), les naturalistes nomment, classent, les très nombreuses espèces végétales et animales dans des systèmes hiérarchisés grâce au principe de subordination des caractères. Leurs observations les conduisent à s'interroger sur les relations pouvant exister entre les êtres vivants. Les premières hypothèses sur des relations de parenté sont formulées par Lamarck : les êtres vivants se transforment au cours du temps. Mais le pas décisif est fait par Darwin avec sa Théorie de l'Evolution basée sur la « sélection naturelle ». La puissance explicative de cette hypothèse de « descendance avec modification » explique qu'elle ait été relativement vite adoptée par la communauté scientifique de la fin du XIX^{ème}. La notion de « sélection naturelle retenant le plus apte » posait plus de problèmes car nécessitant une « variabilité des êtres vivants »¹. Les outils et les résultats de la génétique (acquis bien plus tard) font alors cruellement défaut. Bien entendu, cette notion nouvelle d'évolution des êtres vivants (modification par descendance accompagnée d'un tri sévère) va rencontrer l'opposition du monde religieux, fondamentalement créationniste. Darwin et ses successeurs vont être amenés à répondre aux diverses critiques formulées par les créationnistes. Une partie de ces réponses ne viendra qu'avec les progrès scientifiques des décennies suivantes : embryologie, génétique, biologie cellulaire, biologie moléculaire, enrichissement du référentiel paléontologique,...

Parmi ces critiques, un point extrêmement important concerne la compréhension de l'évolution des systèmes complexes (organes « d'une extrême perfection et complication » selon Darwin) tels que la tête, l'œil, le membre des tétrapodes, les poumons, la transmission physique des sons,... face à la « Providence divine ». Avec les connaissances de son temps, Darwin pense que ces systèmes complexes sont le résultat d'une transformation graduelle impliquant un grand nombre d'étapes intermédiaires. Mais alors, pourquoi ne retrouve-t-on pas toujours ces « intermédiaires » ? Or aujourd'hui, l'approche des relations entre contraintes environnementales et organisation structurale, d'une part, les énormes possibilités de la génétique du développement, d'autre part, permettent d'appliquer les mécanismes darwiniens à la compréhension de l'évolution de ces systèmes complexes. Génétique et embryologie s'associent dans une approche scientifique expérimentale des mécanismes évolutifs des grands plans d'organisation des animaux.

1 Cet historique est très partiel ; il faudrait citer d'autres noms comme E. Geoffroy St-Hilaire pour sa définition de l'homologieTM ou encore von Baer, Haeckel, Mendel (génétique formelle), De Vries (mutations),...

Il est clair que le processus de passage d'un mode de vie aquatique à un mode de vie terrestre a, en général, entraîné d'importants changements morpho-anatomiques, physiologiques,... chez les taxons qui ont effectivement franchi ce pas évolutif. La « sortie des eaux » (pour utiliser un cliché courant) s'est, en fait, produite plusieurs fois chez les animaux : Annélides, Mollusques (Gastéropodes), Arthropodes (Arachnides, Insectes, Myriapodes ; chez les Crustacés également), Vertébrés... C'est probablement chez les Vertébrés que ces processus sont les mieux documentés. C'est pourquoi nous nous attarderons sur l'exemple de la transition « Ostéichthyens - Tétrapodes ». Je ne développerai pas ici l'ensemble des connaissances disponibles sur cette question ; je me contenterai de donner quelques généralités sur quatre ensembles morpho-fonctionnels que j'essaierai d'illustrer au mieux lors de l'exposé : les membres, la respiration pulmonaire, la perception des sons, le développement de l'oeuf.

Il est clair qu'un organisme adulte, avec ses différents caractères, ne peut pas être transformé directement en un autre. L'étape fondamentale des transformations se situe au niveau du développement où s'effectue la modification ontogénique. Des avancées considérables ont été obtenues grâce à la génétique du développement : important rôle des « lignées cellulaires » et des « substances morphogénétiques » dans la chronologie de la cascade d'évènements conduisant à la réalisation et à la mise en place des organes.

Tout changement dans le champ de l'épigenèse, quelle qu'en soit la cause, peut avoir des conséquences qui s'exprimeront par des modifications sensibles dans le produit phénotypique (cascade d'évènements entre lesquels existe une relation de causalité). Rôle important d'une catégorie spéciale de gènes : les gènes « architectes et régulateurs » fortement impliqués dans la mise en place des systèmes complexes (tête, colonne vertébrale, membres) (premières expériences sur la *Drosophile*). Il s'agit des gènes homéotiques rassemblés en domaines (= homéoboîtes) à l'origine de l'identification d'un segment, d'un territoire (l'identité des cellules) mais aussi de leur positionnement relatif. Ces gènes ont une position spatiale bien précise sur le chromosome. Ils entrent en fonctionnement dans un ordre précis ; on parle « d'allumage progressif » des gènes. Ces gènes homéotiques sont communs aux vertébrés et aux Arthropodes d'où leur ancienneté (ancêtre commun aux Métazoaires). Les techniques actuelles permettent de visualiser l'expression de ces gènes au cours du développement et, ainsi, de décrire la chronologie de leur mise en route lors de l'ontogenèse de tel ou tel ensemble. Grand développement actuel du modèle « *Danio* » (Téléostéen, Cyprinidé), véritable « rat de laboratoire » de la génétique du développement des Vertébrés « dits inférieurs ».

La respiration chez les Ostéichthyens est typiquement branchiale qu'il s'agisse de la lignée actinoptérygienne ou de la lignée sarcoptérygienne. Les branchies sont implantées sur les arcs viscéraux 3 à 7. Des spécialisations morpho-anatomiques ont permis de développer une grande surface de l'épithélium respiratoire pour assurer les échanges gazeux. Chez de nombreux téléostéens vivant dans des eaux très pauvres en O₂ (zones tropicales le plus souvent), des systèmes accessoires, d'origines variées selon les taxons, viennent renforcer la respiration branchiale. Chez les Dipneustes actuels, il existe un poumon qui assure, seul, les échanges respiratoires lorsque les animaux qui vivent dans des mares temporaires se retrouvent hors d'eau et enfermés dans un cocon où ils respirent de l'air (intéressantes conséquences anatomiques au niveau de l'appareil circulatoire des branchies et des poumons, parfaitement documentées chez ces animaux).

Le membre chiridien est issu du pterygium des poissons osseux, plus précisément de la lignée Sarcoptérygienne. Celle-ci se caractérise par un appendice à insertion monobasale contrairement aux Actinoptérygiens (insertion pluribasale). Le chiridium est divisé en trois ensembles : stylopoде, zeugopode et autopode à 5 doigts terminaux. Si les homologues des deux premiers sont rapidement identifiables chez les Sarcoptérygiens actuels et de nombreux fossiles, l'autopode pose plus de problèmes. La documentation fossile a livré des fossiles d'animaux possédant un plus grand nombre de doigts : sept chez *Acanthostega*. En dernier ressort, les processus évolutifs ont sélectionné un autopode à 5 doigts. La comparaison des nageoires paires

des sarcopterygiens « pré-tétrapodes » fossiles (des adultes) avec celles de *Neoceratodus* (le dipneuste australien) pour l'interprétation du zeugopode (constitué de deux os) reste partielle si on ne l'enrichit pas de l'analyse ontogénique de cette dernière espèce ; chez l'embryon les deux os du zeugopode sont séparés alors qu'ils fusionnent chez l'adulte.

L'émission de sons et la perception de sons sont des phénomènes connus chez divers taxons de Téléostéens actuels. Pour ce qui concerne la perception, on a démontré le rôle d'amplificateur joué par la vessie natatoire (qui intervient par ailleurs dans le contrôle de la flottabilité de l'animal). Chez plusieurs taxons, il existe une liaison anatomique entre celle-ci et l'oreille interne : par exemple les osselets de l'appareil de Weber chez les Ostariophyses (Poissons-chat, Carpe, Gymnotes,...) ; nous avons ici une belle analogie avec la chaîne d'osselets de l'oreille moyenne des Mammifères. Chez divers coelacanthes fossiles (*Axelrodichthys* du Brésil, par exemple), il existe une poche ventrale aux parois calcifiées, en fait constituées de plaques osseuses séparées. L'une des fonctions de cet organe, homologue du poumon atrophié de *Latimeria*, pouvait être un système d'amplification des sons à côté d'une fonction respiratoire. La perception des sons est une fonction relativement générale chez les ostéichthyens. Le passage à la vie terrestre a entraîné une évolution de cette propriété en incorporant des organes qui ont changé de fonction.

L'articulation temporo-mandibulaire des Mammifères est une néoformation résultant du glissement fonctionnel de l'articulation reptilienne (en fait ostéichthyenne) entre le carré et l'articulaire dans la sphère auditive ; ces deux os viennent ainsi compléter la chaîne des osselets de l'oreille moyenne (avec l'étrier = columelle des reptiles = hyomandibulaire des ostéichthyens) qui assure la transmission des vibrations sonores. Dans ce cas, les paléontologues ont effectivement trouvé des intermédiaires (Cynodontes par exemple = « reptiles mammaliens »).

Un autre système complexe concerne l'affranchissement du milieu aquatique pour le **développement embryonnaire de l'œuf**. Autant la fonction respiratoire et le membre chirodien se sont développés sur des Sarcoptérygiens aquatiques avant la « sortie des eaux », autant la question du développement de l'œuf hors du milieu aquatique et de son affranchissement de ce milieu, a été beaucoup plus longue et a fait l'objet de spécialisations variées (cas particulièrement riches des Amphibiens Anoures). Ces derniers ont effectivement développé des stratégies extrêmement diversifiées entre le développement dans des milieux aquatiques « occasionnels » (réserve d'eau naturelle dans une feuille repliée, dans un trou d'arbre à hauteur de la canopée,...) à l'incubation dans des poches tégumentaires voire dans l'estomac. L'étape fondamentale a été la formation d'annexes embryonnaires et notamment de l'amnios en combinaison avec l'accumulation de réserves vitellines et aqueuses le tout protégé dans une enveloppe organique imperméable renforcée ou non de dépôts calcaires. C'est alors seulement que l'affranchissement du milieu aquatique pour le développement de l'œuf est effectif, donc bien après la « sortie des eaux » !

Ainsi, la complexité peut naître de la relation hiérarchisée entre facteurs simples. Le génome est le siège d'interactions qui sont sources d'instructions. Ces instructions produisent des substances messagères qui semblent avoir été conservées au cours de l'évolution. Bien que non prévisible, l'évolution des organismes est soumise à des contraintes qui limitent le domaine du possible. La construction de l'organisme est effectuée par une cascade d'évènements liés par une chaîne causale. La théorie de l'évolution se trouve confortée par la cohérence des faits observés et par leur pouvoir explicatif. Les développements des recherches scientifiques que permettent les nombreuses spécialités de la Biologie *sensu lato*² s'inscrivent dans une volonté d'améliorer cette cohérence.

Bibliographie sommaire (pour le dossier annexe) :

P. Tort (Direct.), 1998. Dictionnaire du Darwinisme. PUF.

2 J'y inclus la Paléontologie, avec ses diverses spécialités, qui n'est autre que la biologie des animaux disparus.

P. Tort. 2005. Darwin et le Darwinisme. Que sais-je ? PUF.

H. Le Guyader (Direct.). 1998. L'évolution. Belin-Pour la Science, 192 p.1996.
Les fossiles témoins de l'évolution. Belin-Pour la Science, 249 p.