



L'ÉVOLUTION DES CHONDRICHTYENS

par Philippe Janvier
directeur de recherche, paléontologue (CNRS – MNHN)

Tous les poissons ont-ils des os ?

Une arête de poisson, c'est un os. Une écaille de poisson, c'est aussi un os, avec parfois un peu de la dent à sa surface. La principale différence entre une arête et une écaille, c'est que l'arête forme le squelette intérieur du poisson, tandis que l'écaille forme son squelette extérieur. Nous, humains, n'avons plus qu'un squelette intérieur.

La plupart des poissons, comme le poisson rouge ou la sardine, ont ainsi des arêtes et des écailles formées de plus ou moins d'os. Certains poissons, comme la sardine, ont cependant des écailles très fines, pratiquement sans couche osseuse ; d'autres, au contraire, comme les esturgeons qui produisent le caviar, ont des écailles osseuses très épaisses, qui forment une sorte d'armure. L'os est-il donc toujours présent chez les poissons ? Est-il même la « marque de fabrique » de tous les vertébrés : poissons, mais aussi grenouilles, reptiles, oiseaux et mammifères qui en descendent ?

Non, l'os est une invention relativement tardive dans l'histoire des vertébrés. Les premiers vertébrés qui vivaient il y a environ 500 millions d'années n'avaient pas de mâchoires, pas d'os, pas d'écailles, mais seulement un squelette intérieur cartilagineux. Ils ont donc laissé peu de fossiles, mais certains de leurs descendants ont survécu jusqu'à nos jours : ce sont les myxines et les lamproies, qui se sont débrouillées en inventant des sortes de « dents » en corne, comme nos ongles, fixées sur un « bricolage » cartilagineux qui fonctionne un peu comme des mâchoires. Faites-vous mordre par une myxine...vous regretterez de n'avoir pas plutôt essayé avec un petit requin !

L'invention de l'os

Puis il y a environ 470 millions d'années, les vertébrés, toujours sans mâchoires, ont inventé l'os : un tissu formé de cellules capable de fixer les éléments minéraux comme le phosphate de calcium et de grandir au fur et à mesure que grandit l'animal. A quoi pouvait donc servir l'os au début ? Faire un squelette, oui, mais pas un squelette intérieur comme le nôtre. Plutôt un squelette extérieur, une armure d'écailles ou de grandes plaques couvrant la tête. Puisque le mécanisme des cellules permettant la minéralisation était là, ces vertébrés pourtant sans mâchoires ont inventé en même temps la dent, tissu plus minéralisé, plus dur, mais qui ne servait pas encore à mordre. L'os et la dent ont évolué ensemble sous la forme d'écailles osseuses recouvertes de petites dents qui les rendaient très résistantes aux frottements contre le sable. Eventuellement, cette armure d'écailles protégeait ces

vertébrés primitifs contre quelques grands prédateurs de l'époque, comme des grands crustacés ou des scorpions marins géants. Toutefois, le principal rôle de ce squelette osseux extérieur était, comme pour notre squelette intérieur, d'assurer l'ancrage des muscles et rendre plus efficaces les mouvements du corps.

Ce n'est qu'il y a environ 450 millions d'années qu'est apparu l'os dans le squelette interne : une fine lamelle d'os « périchondral » qui tapissait le cartilage, surtout dans le crâne. C'est aussi à cette époque qu'une autre innovation est apparue : les mâchoires, qui ont très vite « recruté » la dent à partir des écailles qui bordaient la bouche. Avec les mâchoires, mais aussi les nageoires paires apparues peu avant, les contraintes mécaniques imposées au squelette intérieur augmentaient. En plus de la fine lamelle d'os périchondral tapissant les cartilages, ceux-ci ont alors été progressivement envahis par de l'os « endochondral », l'« os spongieux » de notre squelette, qui caractérise les ostéichthyens, ou « poissons osseux » dans la nature actuelle (comme les esturgeons, les harengs, les gardons, le coelacanth, les dipneustes, mais aussi tous les vertébrés à quatre pattes, qui en sont les descendants terrestres). Ce perfectionnement du squelette s'est poursuivi avec d'une part l'organisation des écailles de la tête en une mosaïque complexe d'os superficiels, et d'autre part la modification des écailles couvrant les nageoires, s'organisant en fines rangées de « rayons », comme on en voit sur les nageoires d'un poisson rouge ou d'une sardine.

L'os et le squelette il y a 425 millions d'années : mais où sont les requins ?

Il y a environ 425 millions d'années, pendant la période que les géologues appellent « Silurien », le tableau de la diversité des vertébrés était bien différent de celui que nous connaissons actuellement, ne serait-ce que parce qu'aucun vertébré n'avait accédé à la terre ferme. Quelques vertébrés primitifs, sans mâchoires et sans aucun squelette minéralisé vivaient encore. Certains d'entre eux, comme Jamoytius, rappellent les lamproies actuelles et en sont peut-être de lointains ancêtres. Toutefois, la majorité des vertébrés possédant un squelette osseux était aussi des vertébrés sans mâchoires, que l'on désigne sous le nom d'« ostracodermes ». Certains, comme les hétérostracés n'avaient qu'une carapace osseuse et leur squelette intérieur restait cartilagineux. D'autres, comme les ostéostracés ou les galéaspides, possédaient en plus d'une épaisse armure d'écailles et de plaques osseuses, un squelette intérieur faiblement minéralisé par de l'os périchondral. Quant au monde des vertébrés à mâchoires, encore à ses débuts, il ne comprenait que trois groupes, les placodermes, les acanthodiens et les premiers ostéichthyens.

Les placodermes, tous disparus il y a 360 millions d'années, possédaient encore une épaisse armure osseuse couvrant la tête et le tronc, d'épaisses écailles en forme de losange et leur squelette interne essentiellement cartilagineux était tapissé par une fine lamelle osseuse périchondrale. Les relations de parenté des placodermes sont encore débattues : ils seraient soit les plus primitifs des vertébrés à mâchoires, soit des précurseurs des ostéichthyens.

Les acanthodiens, disparus il y a 280 millions d'années ressemblaient à des petits requins pourvus de longues épines en avant de chaque nageoire. Ils étaient couverts de très petites écailles sur tout le

corps et la tête, et beaucoup possédaient de nombreuses petites dents, un peu comme les requins. On les a d'ailleurs longtemps rapprochés des requins, mais leur squelette interne était différent, aussi tapissé d'une lamelle d'os périchondral, comme celui des placodermes.

Les premiers ostéichthyens, comme Guiyu, récemment découvert dans le Silurien de Chine, possédaient un squelette externe constitué d'épaisses écailles en forme de losange et d'une mosaïque de petites plaques osseuses sur la tête. Leur squelette interne était, cette fois, renforcé par de l'os spongieux endochondral, et non plus seulement une lamelle périchondrale. Malgré un aspect assez « moderne », ces premiers ostéichthyens conservaient, comme les placodermes, une puissante armure osseuse couvrant la partie antérieure du corps et de grandes plaques sur le dos.

Un acteur important manque à ce tableau : un requin. Attestés il y a 400 millions d'années, ils auraient pu être là il y a 425 millions d'années, puisque leur plus proches parents, les ostéichthyens, étaient déjà là. Avaient-ils un autre aspect, qui nous empêche de les reconnaître ? Les acanthodiens pourraient-ils être des pré-requins ? Cette question est âprement débattue par les paléontologues.

A la recherche de l'os perdu

Les requins et leurs parents, les raies et les chimères, sont encore appelés « poissons cartilagineux », traduction littérale du nom scientifique de leur groupe zoologique : « chondrichthyens ». On a vu que les vertébrés les plus primitifs comme les myxines et les lamproies n'ont ni mâchoires, ni écailles et que leur squelette interne est entièrement cartilagineux. Les chondrichthyens ont des écailles qui ont un peu la structure de petites dents et ils ont aussi de vraies dents armant leurs mâchoires, mais leur squelette interne cartilagineux, comme celui des myxines et des lamproies, a donc longtemps été considéré comme « primitif », car cartilagineux. Avec la découverte des « ostracodermes », poissons fossiles sans mâchoires mais à squelette interne osseux, on a commencé à soupçonner que celui des chondrichthyens n'était peut-être pas si « primitif » qu'on l'avait pensé. D'ailleurs, le squelette des chondrichthyens n'est pas constitué uniquement de cartilage.

Lorsque l'on croque dans le cartilage d'une aile de raie au beurre noir, on est surpris de sentir quelque chose crisser sous la dent. Y aurait-il du sable dans le plat ? Aurait-on oublié de « peler » l'aile de raie pour en éliminer les minuscules écailles ? Non. Ce qui crisse sous la dent ce sont de minuscules grains d'un minéral, le phosphate de calcium, qui tapissent la surface du cartilage. On appelle ce tissu « cartilage calcifié prismatique » car il est fait d'innombrables petits prismes de phosphate de calcium disposés comme des pavés. Ce cartilage calcifié prismatique joue le même rôle que la lamelle d'os périchondral qui tapisse le cartilage des autres vertébrés mais il a l'avantage d'être plus souple. C'est un caractère unique aux chondrichthyens, leur « marque de fabrique » qui, avec quelques autres caractères plus ambigus, permet de les reconnaître même à l'état fossile et fragmentaire.

C'est en recherchant l'origine de ce cartilage calcifié prismatique que, dans les années 1980, des chercheurs du Muséum ont découvert que celui-ci est parfois tapissé d'une très fine couche d'os périchondral, même chez les requins actuels. Les chondrichthyens auraient donc gardé un « souvenir

» de l'époque où, comme les autres vertébrés, ils étaient capables de fabriquer de l'os dans leur squelette interne ? Cette couche d'os périchondral recouvrant le cartilage calcifié prismatique a d'ailleurs été retrouvé depuis chez des requins fossiles de plus de 300 millions d'années.

Il semble donc que l'ancêtre commun de tous les chondrichthyens actuels a progressivement perdu, il y a environ 400 millions d'années, la capacité de produire de l'os dans son squelette interne, mais l'a remplacé par la capacité de produire en abondance, juste sous la surface du cartilage, les petits prismes de phosphate de calcium qui constituent le cartilage calcifié prismatique. L'avantage sélectif de cette modification du squelette reste obscur. Permet-elle une croissance plus rapide ? Assure-t-elle une plus grande souplesse du cartilage tout en renforçant sa solidité ? Toujours est-il que c'est probablement l'absence de ce caractère avant 400 millions d'années qui nous empêche d'identifier clairement les chondrichthyens fossiles. Peut-être certains acanthodiens sont-ils à la souche des chondrichthyens, avant cette révolution survenue dans la structure de leur squelette. En tout cas, c'est ce retour à un squelette cartilagineux qui a fait des chondrichthyens des animaux rarement conservés à l'état fossile, hormis leurs dents, leurs épines et leurs écailles.

Une histoire de 400 millions d'années

Ce que nous appelons « requins » est un ensemble de poissons actuels qui descendent tous d'un ancêtre commun unique. Ils appartiennent donc à un groupe monophylétique, ou « clade », les néosélaciens, dont les plus proches parents actuels sont les raies, ou batomorphes. Néosélaciens et batomorphes constituent le clade des élasmobranches, dont les plus proches parents actuels sont les holocéphales, ou chimères. Cet ensemble représente, dans la nature actuelle, le clade des chondrichthyens ou « poissons cartilagineux ».

Malgré la diversité spécifique des élasmobranches, les chondrichthyens actuels ont une forme générale relativement homogène. Pour le grand public, rien ne ressemble plus à un requin qu'un autre requin, qu'une raie à une autre raie. Quant aux chimères, rares sont ceux qui les connaissent ! C'est un peu comme si le monde des vertébrés terrestres se limitait à des espèces, même nombreuses, de grenouilles, de passereaux et de rongeurs. Les chondrichthyens actuels ne nous offrent que les maigres restes d'une diversité de formes éteinte depuis 250 millions d'années, longtemps insoupçonnée, mais que quelques nouvelles découvertes paléontologiques nous font maintenant entrevoir.

Reconnaître un chondrichthyen

Les chondrichthyens partagent au moins deux caractères uniques dans la nature actuelle, caractères que l'on observe aisément sur toutes les espèces. Le premier est la couche de cartilage calcifié prismatique, dont les minuscules prismes tapissent les cartilages et s'observent aisément à la loupe. Aucun autre groupe de vertébré ne présente un tel tissu minéralisé. Le second est la modification de la partie arrière des nageoires pelviennes en un organe copulateur mâle, le myxiptérygium ou « clasper » pelvien. Toutefois, une structure comparable, mais peut-être pas identique, existe aussi chez

les placodermes, groupe de vertébrés cuirassés à mâchoires éteint depuis 360 millions d'années et dont les relations de parenté avec les chondrichthyens, jadis suggérées, ne sont plus admises par les chercheurs.

L'organisation des dents en « familles » et leur remplacement de l'intérieur de la bouche vers la lèvre est un caractère des élasmobranches, mais il est probable que les chimères, dont les dents sont adhérentes au cartilage, ont perdu ce caractère au cours de leur évolution. Le mode de remplacement des dents que l'on voit chez les élasmobranches pourrait donc être un caractère primitif des chondrichthyens. L'existence d'un mode de remplacement dentaire comparable chez certains acanthodiens a aussi été invoquée pour les rapprocher des chondrichthyens.

Enfin, les petites écailles « placoïdes » des requins sont classiquement invoquées comme un caractère unique des chondrichthyens. Pourtant, des écailles très semblables existent aussi chez des vertébrés sans mâchoires du Paléozoïque, les thélodontes. De plus, tous les premiers chondrichthyens possèdent des écailles capables de croître par adjonction de nouveaux denticules, contrairement aux écailles placoïdes. Au mieux, les écailles placoïdes pourraient être une structure primitive pour tous les vertébrés pourvus d'un squelette externe.

Si un seul caractère morphologique simple, le cartilage calcifié prismatique, permet bien de caractériser un chondrichthyen sans ambiguïté, le monophylétisme du groupe est aussi parfaitement soutenu par les analyses basées sur les séquences moléculaires de nombreux gènes. Par contre, notre connaissance de l'histoire paléontologique des chondrichthyens est largement biaisée par la faible capacité de conservation des structures du squelette interne. Le cartilage disparaît lors de la fossilisation et la fine couche de cartilage calcifié prismatique qui en conserve un moment la forme s'effondre rapidement comme une meringue mal cuite. Seul un sédiment très fin ou des concrétions rapidement formées par des bactéries permettent d'en conserver quelques rares éléments. D'innombrables collectionneurs s'enorgueillissent de leurs collections de dents du « plus grand requin qui ait jamais vécu dans les mers », *Carcharodon megalodon*, vieux d'environ 15 millions d'années. Pourtant, personne n'a jamais trouvé un crâne complet de cette espèce conservé en trois dimensions et n'a pu en estimer sérieusement sa taille.

Les premiers chondrichthyens

Les tout premiers chondrichthyens identifiés sur la base du cartilage calcifié prismatique sont datés d'environ 405 - 410 millions d'années. Certains, comme *Doliodus*, sont connus par des parties de squelettes effondrées dans des couches géologiques ; d'autres, comme *Pucapampella*, par des crânes conservés en trois dimensions dans des concrétions au sein d'argiles. Le crâne de *Doliodus* porte des dents d'élasmobranches typiques, tandis que celui de *Pucapampella* porte des dents coniques étrangement fixées directement sur le cartilage des mâchoires. Avant ces deux formes, on connaît seulement quelques dents évoquant clairement celles des élasmobranches, comme *Leonodus*, daté de 415 millions d'années, mais qui n'est associé à aucun élément de squelette portant du cartilage calcifié prismatique.

Doliodus est un élasmobranche assez typique (un « requin primitif ») mais, contrairement à tous les autres chondrichthyens connus, il possède des épines osseuses en avant de toutes ses nageoires, comme un acanthodien, groupe éteint depuis 280 millions d'années mais qui pourrait être la souche des chondrichthyens. Par la forme de son crâne et de ses dents, il se placerait cependant parmi les xénacanthiformes, un groupe de requins très abondant de 400 à 250 millions d'années et dont les derniers représentants ont colonisé les eaux saumâtres.

Pucapampella, en revanche est un chondrichthyen qui ne ressemble à rien...ou peut-être à tout ! Son crâne présente un étrange mélange de caractères d'élasmobranches primitifs et d'ostéichthyens (« poissons osseux »). Faute de mieux, il est considéré provisoirement comme le plus proche parent de l'ensemble de tous les autres chondrichthyens, c'est-à-dire des élasmobranches et des holocéphales.

Les xénacanthiformes et les « requins cladodontes »

On a longtemps pensé que les xénacanthiformes étaient un clade. Depuis que l'on connaît mieux leur morphologie et leur diversité, on commence à en douter. Ils pourraient n'être qu'un ensemble d'élasmobranches primitifs. Leurs principaux caractères distinctifs sont une région otique du crâne très allongée (peut-être un caractère primitif des vertébrés à mâchoires) et des dents « diplodontes » présentant chacune deux grandes cuspides divergentes, séparées par une ou deux cuspides minuscules. Abondants dans les mers jusqu'à il y a 260 millions d'années, ils colonisèrent peu à peu les eaux saumâtres et les lacs, notamment dans le Massif Central il y a 300 millions d'années. Ils disparurent au début du Trias, il y a 250 millions d'années.

Il y a environ 370 millions d'années apparurent dans les mers des requins un peu plus grands que les xénacanthiformes mais dont les dents présentaient cette fois une seule cuspide centrale, flanquée de plusieurs petites cuspides, la dent « cladodonte ». Ce type de dent deviendra la règle chez les élasmobranches presque jusqu'à nos jours, à l'exception des raies. Les « requins cladodontes », comme les xénacanthiformes, ne sont certainement pas un clade c'est sans doute parmi eux que s'enracinent au moins les eusélaciens.

Les eusélaciens

Les eusélaciens comprennent les élasmobranches modernes, ou néosélaciens, et leur groupe fossile le plus proche, les hybodontes. Les hybodontes apparurent il y a 350 millions d'années et probablement bien avant. Ils sont caractérisés par de grandes épines en avant des nageoires dorsales et surtout d'étranges épines en crochet en arrière de la tête. Ce sont eux qui peuplaient les mers et parfois les eaux douces à l'époque des dinosaures.

Les holocéphales

Cela semble un monde parallèle aux requins et aux raies ! Si différents par leur aspect, leur anatomie et leur écologie, bien que possédant la « marque de fabrique » du cartilage calcifié prismatique. Pourtant, les holocéphales étaient là il y a au moins 350 millions d'années, presque identiques aux chimères actuelles, comme *Echinochimaera* du Carbonifère du Montana. C'est d'ailleurs dans ce gisement de Bear Gulch, où a été découvert ce fossile admirablement conservé, que l'on a aussi découvert pour la première fois l'aspect de chondrichthyens que l'on ne connaissait que par leurs dents isolées, dans des roches allant jusqu'à 380 millions d'années. On les reconnaissait comme « probablement apparentées aux holocéphales » en raison de la structure tubulaire de leur tissu dentaire, qui rappelait celle des dents des chimères actuelles. Voir la forme de leur corps fut une autre surprise. On a découvert ainsi une diversité que pratiquement personne n'avait soupçonné.

Les Inioptérygiens étaient des poissons de fond, comme des grondins, armés d'une batterie de dents acérées. Les Pétalodontides ressemblaient à des rascasses, avec des dents de poisson-perroquet et devaient se nourrir de coquillage. Les Edestides, pourvues d'étranges dents en forme de scie circulaire sur la mâchoire inférieure ressemblaient alors à des murènes et devinrent 100 millions d'années plus tard, les plus grand chondrichthyens du monde, décorant ammonites et calmars. Quant aux plus pervers, c'était les Cochliodontides, qui avaient l'obsession de développer sur leur tête d'étranges appendices en forme de pinces de crabe ou de brosse. A la fin du Permien, il y a 250 millions d'années, tout ce petit monde disparut des mers et l'évolution des chimères fut un long fleuve tranquille, au rythme d'une évolution presque sans concurrence.

D'où viennent les holocéphales ?

La divergence entre les holocéphales et les chondrichthyens reste une énigme. Certains chondrichthyens vieux d'environ 370 millions d'années, et qui ressemblent à des « requins », comme *Cladoselache*, longtemps considéré comme « le plus vieux requin » partagent plus de caractères anatomiques avec les holocéphales qu'avec les élastrorhanches (perte des écailles, forme de la boîte crânienne). Il est donc possible que la divergence entre ces deux groupes de chondrichthyens soit survenue au cours du dévonien. Mais en l'absence de données fossiles aussi claires que celles de Bear Gulch, il est difficile de l'affirmer. On rêve encore d'un Bear Gulch de 50 millions d'années plus ancien !

L'histoire récente des élastrorhanches

Il y a 200 millions d'années, tout est joué pour l'histoire des requins et des raies. Les Hybodontes disparaissent progressivement. La seule question reste celle de l'origine des raies, torpilles et poissons-scie, qui forment le clade des batomorphes. Ce groupe est-il enraciné dans les requins actuels les plus primitifs, comme les squales, ou a-t-il une origine plus ancienne ? Les données

moléculaires semblent confirmer que toutes les raies et tous les requins sont deux groupes séparés depuis au moins 200 millions d'années, ce que confirment les fossiles.