

## Évolution

# Les premiers vertébrés et les premières étapes de l'évolution du crâne

Philippe Janvier<sup>a,\*,b</sup>

<sup>a</sup> UMR5143, CNRS, CP38, Muséum national d'histoire naturelle, 47, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, France

<sup>b</sup> Natural History Museum, Cromwell Road, London SW75BD, Royaume-Uni

Reçu le 12 août 2008 ; accepté après révision le 2 septembre 2008

Disponible sur Internet le 4 novembre 2008

Rédigé à l'invitation du comité éditorial

### Résumé

Les vertébrés sont l'un des rares groupes de métazoaires qui présentent un patron phylogénétique bien corroboré, un registre fossile important et informatif, et un développement ontogénétique relativement lent. Ils sont donc un taxon privilégié pour illustrer l'évolution en tant que processus historique, bien que les vertébrés souches restent mal documentés par les fossiles, à l'exception de quelques formes du Cambrien inférieur. De ce fait, la caractérisation des vertébrés repose actuellement avant tout sur un petit nombre de caractères du développement, dont des états précurseurs sont présumés chez les autres chordés. L'arbre des vertébrés apicaux présente aussi quelques lacunes morphologiques majeures dues à des extinctions anciennes, mais plusieurs taxons paléozoïques de gnathostomes souches permettent de documenter la transition évolutive entre agnathe-gnathostome. Toutefois, les cyclostomes souches restent inconnus. **Pour citer cet article : P. Janvier, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**The earliest vertebrates and the first steps of the evolution of the skull.** Vertebrates are one of the few metazoan taxa, which display a well-corroborated phylogenetic pattern, a good and anatomically informative fossil record, and a relatively slow ontogenetic development. They are thus a favourite taxon for illustrating evolution as a historical process, although the stem of the vertebrate tree remains poorly documented by fossils, except for some Early Cambrian forms. Therefore, the characterization of the vertebrates now rests essentially on a small number of developmental characters, mostly involved in the rise of the skull, and whose precursors may occur in other chordates. The tree of the crown-group vertebrates also shows some major morphological gaps due to early extinctions, but a number of Palaeozoic stem gnathostome taxa helps in documenting the agnathan-gnathostome evolutionary transition. However, stem cyclostomes remain elusive. **To cite this article: P. Janvier, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

*Mots clés* : Vertébrés ; Chordés ; Phylogénie ; Fossiles ; Lacunes morphologiques ; Transitions évolutives

*Keywords*: Vertebrates; Chordates; Phylogeny; Fossils; Morphological gaps; Evolutionary transitions

### Abridged English version

The importance given to the origin and evolution of vertebrates is sometimes regarded as largely anthro-

\* Auteur correspondant.  
Adresse e-mail : [janvier@mnhn.fr](mailto:janvier@mnhn.fr).

po-centric, righteously so. However, the concepts and methods of comparative biology that this question has triggered have later trailed in their wake all of evolutionary palaeontology. Few major groups share with vertebrates the same well-corroborated phylogenetic pattern, a good and anatomically informative fossil record, and a relatively slow ontogenetic development, which allow reciprocal illumination from these different data sources. Although vertebrate evolution is, for the public, a narrative based on morphology and spectacular fossils, new kinds of data provided by developmental genetics and functional genomics may soon help in understanding the rise of shape, on which natural selection acts.

Charles Darwin paid little attention to fossils and less so to the question of the origin of vertebrates, for which there was virtually no information, apart from debated comparative anatomical data. The earliest fossil vertebrates known in the 1860s were then considered as close relatives to bony fishes and elasmobranchs [1]. Later, Cope [11] demonstrated that some of these earliest fishes were jawless; thus comparable to living cyclostomes and diverging like them at the base of the vertebrate tree. Many zoologists of the late 19th and early 20th century have been obsessed by the search for a living vertebrate group that might have suggested relationships between vertebrates and any nonvertebrate metazoan taxon. Cephalochordates were intuitively regarded as possible relative of vertebrates, but early naturalists pointed out the contrast between their superficial resemblance to fishes and the paucity of reliable, point-for-point homologies they shared with the latter [35]. Like in the case of the cyclostome ‘degeneracy’, it was suggested that cephalochordates were ‘degenerate’ vertebrates, in which the head had become considerably reduced. However, Kowalewski’s [37] discovery of derived characters shared by tunicates, cephalochordates and vertebrates convinced early Darwinian zoologists that chordates were a clade. Only a few zoologists, such as Gaskell [21,42], resurrected old intuitions by suggesting an origin of the vertebrates from arachnids or xiphosurans, assumed to be supported by some resemblance between the latter and the earliest fishes [49].

Strangely, the Golden Jubilee of Darwin’s *Origin of species*, in 1910, has been marked by a two-day-long debate at the Linnean Society of London, on the origin of vertebrates [22]. This debate opposed supporters of the origin of vertebrates from ‘prochordates’ (tunicates and cephalochordates) and supporters of the origin of vertebrates from arthropods. Since then, the former theory has become largely accepted and confirmed by molecular data in the 1990s. Nevertheless, controversies

remain as to whether the sister group of vertebrates are tunicates or cephalochordates [13,24,25,35,46,53]. The morphological disparity between extant vertebrates and either of these two sister groups is enormous and it is difficult to conceive the aspect of their common ancestral morphotype. The earliest fossil tunicates are probably known from the Early Cambrian (–535 Ma) [54], but no undisputed fossil cephalochordate has even been reported [8]. The vertebrate fossil record is informative since the Ordovician (–470 Ma), but poorly informative soft-bodied vertebrates are known since the Cambrian. Bone and dentine, which are unique vertebrate tissues, have preserved complex anatomical structures, but these tissues only occur in part of the living vertebrates, the jawed vertebrates or gnathostomes, as well as some of their closest fossil jawless relatives, or “ostracoderms” [15,28,30,32,33]. A long segment of vertebrate phylogeny seems thus populated by taxa that are devoid of a mineralized skeleton, including living hagfishes and lampreys, and their preservation as fossils is only possible under particular conditions. Nevertheless, such exceptional cases of soft tissue preservations may provide data about vertebrate anatomy ‘before bone’.

In most zoology textbooks, the vertebrate “body plan” is exemplified by a gnathostome, generally a shark. This misconception stems from the old idea that extant cyclostomes were ‘degenerate’, and that gnathostomes better expressed the presumed segmented structure of the vertebrate head [7,34]. However, choosing hagfishes or lampreys as a generalised vertebrate model poses other problems, notably that of the ancestral morphotype of the cyclostomes, or that of all vertebrates if cyclostomes are paraphyletic [32,33,42]. Therefore, there is an agreement over the definition of the vertebrates on the basis of only a few unique characters, all of them relating to development, and whose homoplasy is very unlikely [29,31,53]. Other characters, such as the partitioned brain, the endoskeleton or the massive genome duplication are also regarded as vertebrate innovations. Nevertheless, recent data suggest that markers of these characteristic embryonic vertebrate tissues (neural crest, placodes) also occur in tunicates or cephalochordates in structures that are not morphologically identical or obviously homologous to vertebrate ones. Such data are admittedly unavailable to palaeontologists, except for their end result in the adult phenotype, such as eyes, sensory capsules, placode-derived sensory-line canals, or neural crest-derived splanchnocranium [31]. Morphology-based vertebrate phylogeny shows that many classical characters of the ‘vertebrate body plan’ do not belong there, such as the jaws, paired (pectoral and pelvic) extremities, epicercal tail and der-

moskeleton [15,29,32]. Paradoxically, the degree of generality of the skull and vertebrae remains ambiguous, depending on the mono- or paraphyletic status of the cyclostomes. Hagfishes have a skull, but no vertebrae [26,27]. In contrast lampreys have a skull and dorsal neural arches homologous to those of gnathostomes. The hypothesis of a taxon Craniata including hagfishes as the sister group of lampreys and gnathostomes [26], thus the lack of vertebrae in the vertebrate morphotype, seems contradicted by molecular sequence data which strongly support cyclostome monophyly [18]. Development data may help in testing the loss of vertebrae in hagfishes [48].

Currently, biologists and palaeontologists agree on considering that the main vertebrate innovations are the migrating neural crests, placodes, brain, cartilage, bone, and teeth [31,41,53], and therefore provided vertebrates with a notable selective advantage by giving rise to a ‘new head’ [19]. Various neural crest markers have been identified in cephalochordates [24,25,53] and tunicates [13,36], but these taxa fail to show the characteristic cell migration seen in vertebrates, except for the pigment cells of tunicates [36]. The rise of neural crests probably occurred stepwise. Trunk and head crests have different fates and perhaps two different histories, which may have begun before the divergence between vertebrates and their sister groups [53].

Placodes are ectodermal thickenings, which give rise to various typical vertebrate organs. Sensory placodes give rise to the eye lens, otic and olfactory capsules, and lateral line system; neurogenic placodes give rise to sensory neurones of the vertebrate cranial ganglia. These two placode types may also have different histories and their possible homologues have been identified in cephalochordates and tunicates on the basis of molecular markers. Yet epibranchial and dorsolateral neurogenic placodes seem unique to vertebrates [53].

The vertebrate brain differs from the simple anterior vesicles of the cephalochordate and tunicate neural tube, but gene expression shows that the neural tube of all three chordate taxa shows the same tripartite pattern [57]. However, the vertebrate brain is unique in having very large forebrain and midbrain, a fundamental patterning role of the midbrain-hindbrain limit, and the rhombomeres.

Cartilage, bone and teeth (dentine and enamel) are unique to vertebrates, but the appearance of the latter two is late in vertebrate phylogeny and only known in gnathostomes among extant vertebrates. Fossils thus show that bone and teeth have preceded jaws [14,15,32].

Whatever its topology based on molecular and/or morphological data, the current chordate tree yields four major ‘morphological gaps’; that is, cases of impor-

tant disparity between two higher sister taxa, due to deep divergence time and extinctions of stem taxa, and where homology relationships are uncertain because of the lack of intermediate character states [14,32]. In chordates, one of these gaps is between either, the tunicates and euchordates (cephalochordates + vertebrates), or the cephalochordates and olfactoria (tunicates + vertebrates) [36]; another gap marks the divergence between either of these two presumed sister groups of vertebrates (i.e. tunicates or cephalochordates) and the vertebrates. Finally a last gap occurs between the cyclostomes (either mono- or paraphyletic) and the gnathostomes [32]. In the latter case, very few cranial primary homologies can be traced, apart from the otic capsules and splanchnocranium. Gene expression patterns often provide clues in this quest for homologies, but their message is still debated [38–40].

Fossils help in filling these gaps by real organisms and refining homology relationships based on extant taxa, but their age plays no role in this quest, apart from reducing the effect of disparity due to ancient extinctions [14], and providing character combinations that no longer exist [32,47]. The Early Cambrian yunnanozoans are presumed stem vertebrates preserved as imprints, but their anatomical structures, such as their metameric musculature or gill arches and filaments, allow some comparison to extant chordates [9,44,55]. Yet some structures of these fossils defy homology. In contrast, the coeval myllokunmingiids are more readily interpreted, as they show traces of eyes and olfactory capsules, which may serve as anatomical landmarks [31,56]. Myllokunmingiids provide us with the earliest example of a vertebrate head before the rise of mineralized tissues [15,31,32,56], and nothing precludes involvement of neural crests and placodes in their development. Yet they lack endoskeletal radials that are general to crown-group vertebrates (but lost in tetrapods) [32] (Fig. 1).

More convincingly, ‘ostracoderms’ (Fig. 1), or jawless armoured vertebrates, fill the gap between the cyclostomes and gnathostomes within crown-group vertebrates [15,29,31,32]. ‘Ostracoderms’ are a grade which comprises at least nine Lower Palaeozoic clades, all possessing a variously developed dermoskeleton and sometimes an ossified or calcified endoskeleton. Galeaspids and osteostracans are the most informative of them [30]. ‘Ostracoderms’ share with gnathostomes many characters that are absent in hagfishes and lampreys. Some of them possess pectoral and pelvic girdles homologous to those of gnathostomes and are therefore currently regarded as stem gnathostomes [29]. Yet, the position of the euconodonts (conodonts), thelodonts and anaspids remains debated [3,52] (Fig. 1).

Undoubted lampreys are known from the Devonian (360 Ma), Carboniferous and Cretaceous [6,33], and there are possible Carboniferous (300 Ma) hagfishes [5,33,50]. However, there is still no consensus over the hypothetical ancestral morphotype of the cyclostomes [33]. The soft-bodied Siluro-Devonian euphaneropids (Fig. 1), hitherto regarded as either stem lampreys or ‘naked anaspids’, thus stem gnathostomes, could be stem cyclostomes, though displaying a majority of lamprey characters [33].

## 1. Introduction

L’importance que les paléontologues donnent, depuis près de 150 ans, à la question de l’origine des vertébrés et aux grandes étapes de leur évolution est parfois jugée anthropocentrique. Elle l’est sans doute, mais elle a jadis entraîné dans son sillage l’ensemble de la paléontologie évolutionniste. L’élucidation de l’histoire évolutive des vertébrés a probablement été, au XIX<sup>e</sup> siècle, le plus bel exemple du pouvoir heuristique du « triple parallélisme » d’Agassiz [1,2], recyclé ensuite par Haeckel [23] : la concordance entre la hiérarchie de la distribution des caractères des taxons actuels, l’ordre d’apparition de ces mêmes caractères au cours du développement ontogénétique de ces mêmes taxons, et enfin l’âge de l’apparition de ces derniers dans le registre fossile. Peu de grands groupes, à l’exception peut-être des plantes vasculaires et des arthropodes, partagent avec les vertébrés cette capacité d’illustrer par les fossiles et la hiérarchie des caractères morphologiques le processus historique de l’évolution du vivant. L’histoire des vertébrés est en effet un remarquable cas d’étude pour les évolutionnistes. Leur structure est complexe mais bien documentée par une grande diversité actuelle et, surtout, leur registre fossile est abondant et leur squelette conserve des traces précises de leurs fonctions et adaptations. De plus, leur diversification a été relativement tardive, étalée dans le temps depuis au moins le Cambrien inférieur (535 Ma). De ce fait, et sous l’influence de deux siècles de recherches, la paléontologie a progressivement supplanté, aux yeux du public, la biologie comparative traditionnelle en tant qu’illustration de l’évolution des vertébrés. Cependant, de nouvelles sources de données issues de la génétique du développement, viennent éclairer les mécanismes complexes qui régissent la construction de la forme au sein du clade qui est le nôtre. Indirectement, elles éclairent d’une nouvelle lumière les fossiles qui ont longtemps raconté l’« histoire des vertébrés ». La génétique du développement, la génomique fonctionnelle seront peut-être la clé de la diversité morphologique des espèces qui ont fait l’histoire des ver-

tébrés et de la forme sur laquelle s’exerce la sélection naturelle. Les fossiles deviendront-ils alors un simple support anecdotique à une vision narrative d’un processus complètement expliqué ? La diversité des vertébrés, depuis leur origine, a été émondée par diverses extinctions, progressives ou brutales, et leur diversité actuelle fait apparaître des lacunes qu’une biologie comparative sans fossile ne laisseraient que deviner [14]. Cette discontinuité est encore plus apparente, lorsqu’on considère l’ensemble des chordés ou des deutérostomes dont, pourtant de nombreux caractères, notamment moléculaires, scellent le monophylétisme. Nous montrons ici que l’édifice de l’histoire et de l’évolution des vertébrés, tel que nous le concevons aujourd’hui, ne repose que sur quelques piliers, que sont l’homologie, la distribution des caractères et la parcimonie [47]. Les processus et mécanismes qui viennent en expliquer les grandes transitions évolutives sont généralement fondés sur des études de cas actuels et, dans ce domaine, le rôle des fossiles se limite à illustrer ce qui est « anatomiquement possible ».

## 2. Darwin, les fossiles et l’origine des vertébrés

Charles Darwin, dont le souci était la démonstration d’un mécanisme de l’évolution et de l’émergence des espèces, plus que la corroboration de relations de parenté entre les grands taxons fossiles et actuels alors connus, s’est peu intéressé à l’origine des vertébrés, qu’il considérait comme inaccessible à la connaissance en raison des lacunes du registre fossile. Les plus anciens vertébrés fossiles connus dans les années 1860 et décrits deux décennies plus tôt par Agassiz [1] étaient en effet considérés comme proches, soit des poissons osseux modernes (en particulier les chondrostéens et siluriformes), soit des élasmobranches. De plus, Darwin n’avait que peu de considération pour ces fossiles et les conceptions d’Agassiz, élève de Cuvier, étaient alors considérées sans doute abusivement comme fixistes. Il faudra attendre Cope [11] pour reconnaître certains de ces premiers vertébrés comme étant dépourvus de mâchoires, donc comparables aux cyclostomes (myxines et lamproies) actuels et formant avec ces derniers un groupe des « agnathes » qui, en accord avec Haeckel [23], aurait divergé dès la racine de l’arbre des Vertébrés. La quête d’un taxon actuel suggérant un lien de parenté entre les vertébrés et un quelconque groupe d’invertébrés a été l’obsession de nombreux des zoologistes du XIX<sup>e</sup> siècle, jusqu’à l’aube du XX<sup>e</sup> siècle. Les céphalocordés avaient été intuitivement considérés comme proches ou apparentés aux vertébrés, mais nombre de naturalistes étaient frappés par le contraste entre leur ressemblance superficielle avec les poissons

et la rareté des homologies partagées avec ces derniers dans le détail, notamment au niveau de ce que l'on pouvait supposer être la tête [35]. Comme jadis dans le cas des cyclostomes, l'idée que les céphalocordés étaient des vertébrés « dégénérés », chez lesquels la tête avait régressé, s'était imposée peu à peu. Par ailleurs, la découverte, par Kowalevski [37], de caractères communs à la larve des tuniciers et aux vertébrés a conforté l'idée du monophylétisme des chordés chez premiers zoologistes darwiniens [20]. Pourtant, cette série de modèles actuels représentés par les tuniciers et les céphalocordés qui, faute de fossiles, jalonnaient la base de l'arbre des chordés, n'était pas acceptée de manière consensuelle. Un petit groupe de naturalistes, comme Gaskell [21] renouaient avec les intuitions d'Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, invoquant une origine des vertébrés à partir des arthropodes, en particulier des arachnides et des xiphosures. Ces théories, essentiellement fondées sur l'anatomie et l'embryologie trouvaient également quelques justifications dans la vague ressemblance entre la morphologie des plus anciens poissons fossiles alors connus, comme les ostéostracés, et les xiphosures [42,49].

Étrangement, le cinquantième anniversaire (*Golden Jubilee*) de *l'Origine des espèces* de Darwin a été marqué en 1910 par deux mémorables jours de débat sur l'origine des vertébrés, au siège de la Linnean Society of London. Ces débats remarquablement résumés par Gee [22], opposaient alors les partisans de l'origine des vertébrés à partir des 'prochordés' (tuniciers et céphalocordés), comme E.W. MacBride, E.S. Goodrich, H. Gadow, A. Dendy ou E.R. Lankester, et les partisans de l'origine des vertébrés à partir des arthropodes (W. Gaskell et quelques physiologistes). Depuis, la première de ces deux théories a été largement admise et confirmée par l'avènement de la phylogénie moléculaire dans les années 1990. Des controverses subsistent néanmoins quant au groupe frère des vertébrés au sein des chordés, à savoir, soit les tuniciers, soit les céphalocordés [13,24,25,36,46]. Dans l'un et l'autre cas, la disparité morphologique entre les vertébrés actuels et l'un ou l'autre de leurs groupes frères possibles reste immense et il est difficile de concevoir l'aspect de leur ancêtre commun. Quant aux étapes de cette divergence qui a conduit respectivement aux tuniciers (ou aux céphalocordés) et aux premiers vertébrés, elles ne sont guère documentées par les fossiles. Il existe des tuniciers fossiles très probables dès le Cambrien inférieur (–535 Ma) [10,54], mais aucun céphalocordé fossile (à l'exception de *Palaeobranchiostoma* du Permien, actuellement considéré comme un fossile énigmatique [8]). En revanche, le registre fossile des vertébrés est relative-

ment informatif à partir de l'Ordovicien (–470 Ma), avec toutefois quelques formes dépourvues de squelette minéralisé dès le Cambrien (–535 Ma) [10,56]. Évidemment, l'apparition de l'os et de la dentine, tissus durs spécifiques des vertébrés, a été un événement crucial en permettant la conservation de structures anatomiques complexes, mais les recherches récentes ont montré que ces tissus ne sont propres qu'à une partie des vertébrés, les vertébrés à mâchoires ou gnathostomes, ainsi qu'à quelques-uns de leurs plus proches parents fossiles sans mâchoires [15,27–33,43]. Un long segment de la phylogénie des vertébrés ne comprend donc que des taxons sans squelette minéralisé, dont les myxines et lamproies actuelles, et leur conservation n'est possible que dans des conditions particulières. Ces conservations exceptionnelles de tissus mous révèlent toutefois des informations importantes sur l'anatomie des vertébrés « avant l'os » et les premières étapes de leur divergence avec leur groupe frère.

### 3. Les caractères des vertébrés

Dans la plupart des traités de zoologie, le « plan d'organisation » des vertébrés est illustré par l'exemple d'un gnathostome et généralement un élasmobranche. Cette conception erronée a ses racines dans l'idée ancienne d'une anatomie prétendument « dégénérée » des cyclostomes actuels, ainsi que dans la conception segmentaliste de la structure fondamentale du crâne des vertébrés, mieux illustrée par les gnathostomes que par les cyclostomes [7]. Cependant, prendre les myxines ou les lamproies comme modèles d'un vertébré généralisé pose d'autres problèmes, notamment celui du morphotype ancestral des cyclostomes, s'ils sont monophylétiques [18,38,39,45,48,58], ou celui de tous les vertébrés, si les cyclostomes sont paraphylétiques [17,26–33,42,51]. Face à cette incertitude quant au « plan d'organisation » des vertébrés et, donc, la définition du groupe, il est actuellement convenu de ne retenir à cette fin que quelques caractères uniques à l'ensemble des vertébrés, mais qui relèvent, pour la plupart, du développement et dont l'homoplasie est extrêmement improbable [53]. D'autres caractères, comme le cerveau antérieur plus développé, l'endosquelette, ou une duplication massive du génome sont aussi considérés comme des innovations uniques aux vertébrés [14]. Toutefois, les données récentes de la génétique du développement suggèrent la présence de marqueurs de ces tissus embryonnaires caractéristiques des vertébrés (crêtes neurales ou placodes) dans des structures anatomiques des tuniciers et des céphalocordés, qui ne sont pas morphologiquement identiques, voire clairement homo-

logues, de celles des vertébrés. Ces types de données sont, bien entendu, inaccessibles aux paléontologues, sauf sous la forme de leur expression dans le phénotype adulte, comme la présence de yeux, de capsules sensorielles ou de canaux de la ligne latérale qui dérivent des placodes, ou d'un endosquelette viscéral et dermique qui dérivent des tissus des crêtes neurales. L'état actuel de la connaissance de la distribution des caractères dans la diversité des vertébrés actuels et fossiles – et donc de leurs relations phylogénétiques – montre clairement que beaucoup des caractères du classique « plan d'organisation des vertébrés » n'y trouvent plus leur place. C'est notamment le cas des mâchoires, des extrémités paires (pectorales et pelviennes), de la nageoire caudale épicerque, ainsi que du squelette dermique. Paradoxalement, le degré de généralité de deux des principales structures anatomiques des vertébrés, le crâne et les vertèbres, reste ambigu et dépend largement du statut mono- ou paraphylétique des cyclostomes. Les myxines ont un crâne, bien que partiellement fibreux, mais sont dépourvues de vertèbres. En revanche, les lamproies possèdent un crâne qui enferme plus complètement le cerveau et ont également des ébauches de vertèbres, sous la forme d'arcs neuraux (basi- et interdorsaux) homologues de ceux des gnathostomes. L'hypothèse d'un taxon des Craniata incluant les myxines comme groupe frère des Vertebrata (lamproies et gnathostomes) [28,29,42], et donc de l'absence de vertèbres chez l'ancêtre commun hypothétique de tous les vertébrés, semble réfutée par les données de la phylogénie moléculaire qui soutiennent fortement le monophylétisme des cyclostomes [18,38–40,45]. Il reste donc à tester, par la biologie du développement, l'hypothèse d'une perte des vertèbres chez les myxines [48].

Actuellement, biologistes et paléontologues s'accordent pour considérer que les principales innovations des vertébrés sont les crêtes neurales, les placodes, le cerveau, et les tissus squelettiques que sont le cartilage, l'os et les dents [53]. Les cellules ectodermiques des crêtes neurales ont pour origine la limite entre la plaque neurale et l'ectoderme de surface et migrent ventralement au cours du développement, pour contribuer à la formation d'organes aussi divers que les arcs viscéraux, les dents, les ganglions des nerfs sensoriels ou les cellules pigmentaires. Ces cellules ont ainsi un rôle fondamental dans la formation de la tête et apparaissent ainsi, dans l'évolution des chordés, comme une « nouvelle tête » qui a assuré aux premiers vertébrés un avantage sélectif notable [4,12,19,41]. Divers marqueurs moléculaires des cellules des crêtes neurales ont été mis en évidence chez les céphalocordés [25] et les tuniciers [36], au niveau de l'ectoderme de la

plaque neurale et de divers autres territoires. Toutefois, le développement de ces taxons ne montre pas la migration caractéristique de ces cellules, hormis le cas des cellules pigmentaires des tuniciers. Il est probable que la mise en place des tissus issus des crêtes neurales s'est faite progressivement, en plusieurs étapes qui se sont succédées, mais dont nous n'avons plus guère de trace. Les crêtes neurales du tronc et de la tête, par exemple, ont un destin différent et ont peut-être deux histoires indépendantes. Enfin, il est possible que les vagues de migration (précoces ou tardives) des cellules des crêtes neurales correspondent à des « grades » différents dans l'histoire évolutive de cette structure, peut-être antérieurs à la divergence entre les vertébrés et soit les tuniciers, soit les céphalocordés [53].

Les placodes sont des épaisissements ectodermiques qui sont à l'origine de divers organes caractéristiques des vertébrés. Les placodes sensorielles sont à l'origine des yeux, de l'oreille interne, de l'organe olfactif et du système de la ligne latérale. Les placodes neurogéniques sont à l'origine des neurones sensoriels des ganglions des nerfs crâniens. Là aussi, il est possible que ces deux types de placodes soient des structures de natures fort différentes et apparues à différents stades de l'histoire des chordés. Des homologues possibles des placodes ont été suggérés, sur la base de marqueurs moléculaires, chez les céphalocordés et les tuniciers. Cependant, les placodes neurogéniques épibranchiales et dorsolatérales semblent uniques aux vertébrés [53].

Le cerveau des vertébrés diffère en apparence des simples vésicules qui marquent la partie antérieure du tube neural des céphalocordés et des tuniciers, mais tous présentent des patrons d'expression similaires pour certains gènes, ce qui suggère une organisation tripartite de la partie antérieure du tube neural commune à tous les chordés [57]. Ces trois domaines correspondent respectivement, chez les vertébrés, aux ensembles télencéphale–mésencéphale, isthmo–cérébelle, et bulbe–moelle épinière (rhombencéphale). Toutefois, le cerveau des vertébrés se distingue par de nombreux caractères propres, comme l'important développement de l'ensemble télencéphale–mésencéphale, le rôle fondamental de la limite mésencéphale–rhombencéphale dans la régionalisation du cerveau et la subdivision du rhombencéphale (cervelet, pont, myélocéphale) en rhombomères.

Le cartilage, l'os et les dents (dentine et émail) sont des tissus uniques aux vertébrés, mais l'apparition des deux derniers est tardive dans la phylogénie et ne sont connus chez les vertébrés actuels que chez les gnathostomes. Les fossiles corroborent cette répartition, mais montrent que l'os et la dentine ont précédé l'apparition des mâchoires [14,15,26–32].

#### 4. Disparité, lacunes morphologiques et fossiles

Quelle que soit la topologie retenue sur la base des données moléculaires et/ou morphologiques, l'arbre phylogénétique des chordés actuels fait apparaître quatre grandes « lacunes morphologiques » [32]. Par ce terme certes vague, les morphologistes désignent classiquement les cas d'importante disparité entre deux taxons frères, souvent en raison de leur divergence extrêmement ancienne, d'extinctions massives [14], et où les relations d'homologies sont particulièrement difficiles à établir faute de taxons présentant des états de caractères intermédiaires [32]. Chez les chordés, par exemple, l'une de ces lacunes se situe, soit entre les tuniciers et les euchordés (céphalocordés et vertébrés) [24,25], soit entre les céphalocordés et les olfactoria (tuniciers + vertébrés) [13,36]; une autre marque la divergence entre l'un ou l'autre des deux groupes frères présumés des vertébrés (tuniciers ou céphalocordés) et les vertébrés eux-mêmes, et enfin une entre les cyclostomes (mono- ou paraphylétiques) et les gnathostomes [14,15,32,38–40]. Dans ce dernier cas, par exemple, très peu d'homologies primaires claires peuvent être décelées au niveau du squelette crânien, hormis les capsules otiques et le splanchnocrâne dans son ensemble [26–32]. Les patrons d'expression de gènes du développement offrent souvent des pistes dans cette quête des homologies, mais leur message précis reste encore débattu [38–40].

L'une des propriétés des fossiles est de permettre de combler ces lacunes et, parfois, de mettre en question les relations d'homologie (et donc phylogénétiques) inférées à partir des taxons actuels. L'âge des fossiles n'intervient pas dans cette propriété, si ce n'est en réduisant l'effet de la disparité créée par les extinctions successives [14]. Les fossiles ne sont que des taxons supplémentaires qui viennent compléter une séquence phylétique en montrant des associations de caractères qui n'existent plus dans la nature actuelle, si tant est que l'observation de ces caractères ne soit pas ambiguë. Les vertébrés souches (ou « basaux ») présumés, tels les *Yunnanozoaires* (*Yunnanozoon*, *Haikouella*) [9,44,55] du Cambrien inférieur du Yunnan sont presque exclusivement conservés à l'état d'empreinte, mais la précision spectaculaire des contours des structures anatomiques qu'ils présentent, bien qu'effondrées au cours de la décomposition, permet de proposer des homologies avec l'organisation des chordés actuels, comme la structure métamérique de la musculature somitique ou les arcs et filaments branchiaux [44]. Néanmoins, la tête de ces fossiles présente plusieurs structures qui défient toute tentative raisonnable d'homologie avec les chordés actuels. Cet exercice est sans doute un peu plus

aisé dans le cas des Myllokunmingiides des mêmes gisements, car ils présentent la trace très probable de capsules optiques et olfactives qui servent de points de repère anatomiques. Les Myllokunmingiides nous fournissent la plus ancienne image d'une tête de type vertébré avant l'apparition de tissus minéralisés [31,32,56]. Bien que nous n'en ayons aucune preuve directe, rien n'interdit de supposer que la formation de la tête des Myllokunmingiides impliquait des tissus issus des crêtes neurales et des placodes sensorielles. Les traces de la musculature du tronc et des nageoires impaires des Myllokunmingiides suggèrent une morphologie assez générale, partagée au moins par les céphalochordés et les vertébrés, sans doute héritée de l'ancêtre commun le plus récent des euchordés. En revanche, ils ne montrent aucune trace claire d'un endosquelette postcrânien, notamment de radiaux qui sont partagés par tous les Vertébrés apicaux, sauf les tétrapodes post-dévonien [31,32] (Fig. 1).

De manière plus convaincante, les « ostracodermes » (Fig. 1) comblent la lacune morphologique qui sépare les cyclostomes des gnathostomes au sein des vertébrés. Les « ostracodermes », ou vertébrés cuirassés sans mâchoires, sont un grade comprenant au moins neuf clades, dont presque tous présentent à divers degrés un dermosquelette, voire un endosquelette, minéralisés (calcifiés ou ossifiés) qui conservent la trace tridimensionnelle de l'organisation du crâne. Les galéaspides et les ostéostracés sont, à ce titre, les taxons les plus informatifs [17,27–30,32] (Fig. 1). Longtemps considérés comme apparentés aux cyclostomes sur la base de caractères plésiomorphes [11,34,51], les « ostracodermes » partagent avec les gnathostomes nombre de caractères qui n'existent, ni chez les lamproies, ni chez les myxines. Certains d'entre eux (pituriaspides et ostéostracés) possèdent notamment des nageoires et ceintures pectorales paires, anatomiquement très semblables à celles des gnathostomes les plus primitifs, comme les placodermes [27,30–33]. Il existe actuellement un consensus relatif sur la place des « ostracodermes » en tant que gnathostomes souches [14–15,17,25–33,43] (Fig. 1), seuls restant débattues la position des euconodontes (conodontes), dont les denticules minéralisés ne sont pas unanimement reconnus comme homologues du dermosquelette des autres vertébrés [3,32,52], et celle de quelques groupes à l'anatomie mal connue, comme les thélodontes et les anaspides [28,32].

Que les cyclostomes soient un clade ou non [18,42,48,51,58], la reconnaissance de leurs représentants fossiles se heurte aux mêmes biais de conservation que dans le cas des vertébrés souches du Cambrien. Ces formes sans squelette minéralisé ne sont conservées que dans des conditions particulières et les

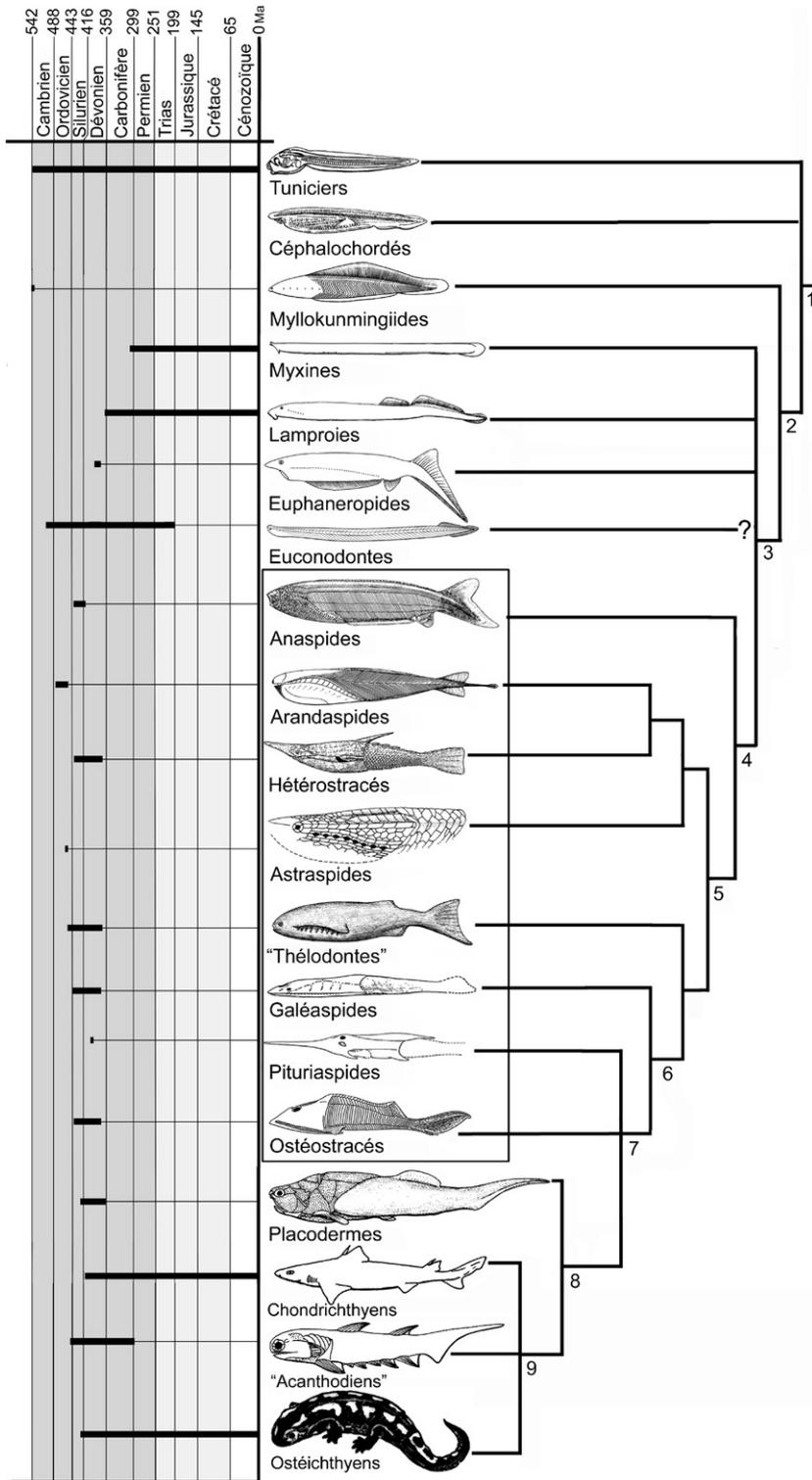


Fig. 1. Arbre phylogénétique simplifié des chordés (à droite) et répartition stratigraphique des principaux taxons terminaux (barres larges). Paléozoïque en gris foncé, Mésozoïque en gris clair. Le monophylétisme des « thélodontes » et des « acanthodiens » est actuellement controversé. Les yunnanozoaires ont une position phylogénétique controversée au sein de l'ensemble des deutérostomiens et ne sont pas illustrés ici. Les taxons encadrés sont informellement désignés sous le nom d'« ostracodermes ». Les nœuds non résolus indiquent, soit les relations très mal soutenues, soit les cas de conflits entre données morphologiques et données moléculaires, voire entre différentes sources de données moléculaires. Sélection

quelques fossiles qu'on leur rapporte sont parfois sur-interprétés. Il existe toutefois des lamproies fossiles indubitables depuis le Dévonien supérieur (*Priscomyzon*), au Carbonifère (*Mayomyzon*, *Hardistiella*) et au Crétacé (*Mesomyzon*) et deux myxines très probables au Carbonifère (*Myxinikela*, *Myxineides*) [5,6,33,50]. L'hypothèse du monophylétisme des cyclostomes, qui admet généralement une réversion massive des caractères morphologiques chez les myxines [16,32,45,48,58] n'est aucunement précise quant à la composition du morphotype ancestral du clade. Certains vertébrés sans mâchoires du Siluro-Dévonien, dépourvus de dermosquelette, mais pourvus d'un endosquelette de cartilage calcifié (euphaneropides: *Euphanerops*, *Endeiolepis*, *Achanarella* et probablement *Jamoytius*), partagent quelques caractères dérivés avec les lamproies (cartilage annulaire), mais aussi avec tous les cyclostomes (cartilage piston) [32,33]. Ces formes sont actuellement considérées comme étant, soit des lamproies souches, soit des gnathostomes souches n'ayant pas encore développé de dermosquelette, soit enfin de possibles cyclostomes souches [33].

## 5. Conclusions

Le crâne des vertébrés, protecteur du cerveau et des capsules sensorielles, mais aussi reflet des grandes adaptations qui ont conduit à la diversité des vertébrés, en représente le principal et plus évident caractère morphologique. Les taxons traditionnellement inclus dans les vertébrés possèdent tous un crâne, mais certains cyclostomes, les myxines, ne possèdent pas les vertèbres qui ont historiquement servi de définitions à ce groupe de chordés. Pourtant, le monophylétisme des cyclostomes semble désormais bien soutenu par les données de la phylogénie moléculaire. La définition actuelle des vertébrés sur la base de caractères développementaux (crêtes neurales, placodes) se heurte aux mêmes

ambiguïtés. Tous semblent montrer des états précurseurs divers chez les tuniciers et céphalocordés et suggèrent que les processus fondamentaux de la formation de la tête des vertébrés se sont mis en place par étapes successives, peut-être même bien avant la divergence entre les vertébrés et leurs groupes frère actuels présumés, soit les tuniciers, soit les céphalocordés. Quelques fossiles cambriens donnent un aperçu de l'aspect des vertébrés souches, mais des fossiles plus récents, d'âge Ordovicien à Dévonien et constituant notamment le grade des « ostracodermes », illustrent mieux, par leur squelette minéralisé, l'assemblage progressif du « plan d'organisation » des vertébrés à mâchoires. Cependant, outre quelques fossiles aux tissus mous exceptionnellement conservés, ils restent pratiquement muets quant à l'origine des cyclostomes, si ces derniers sont un clade. Le grand problème actuel de la phylogénie des vertébrés reste néanmoins celui de l'origine des mâchoires, qui leur ont assuré un avantage sélectif majeur depuis au moins 445 Ma, et celui des relations entre les différents clades de gnathostomes fossiles et actuels, dont la radiation évolutive semble avoir été rapide, au cours des 35 Ma du Silurien.

## Références

- [1] L. Agassiz, Recherches sur les poissons fossiles (5 vols and atlas), Imprimerie Petitpierre, Neuchâtel, 1833–1844 (8 vol. + planches).
- [2] L. Agassiz, De l'espèce et de la classification en zoologie, Baillière, Paris, 1869, 400 p.
- [3] R.J. Aldridge, M.A. Purnell, The conodont controversies, Trends Ecol. Evol. 11 (1996) 463–467.
- [4] C. Baker, M. Bronner-Fraser, The origin of the neural crest. Part II: an evolutionary perspective, Mechan. Dev. 69 (1997) 13–29.
- [5] D. Bardack, First fossil hagfish (Myxinoidea): A record from the Pennsylvanian of Illinois, Science 254 (1991) 701–703.
- [6] D. Bardack, R. Zangerl, First fossil lamprey: A record from the Pennsylvanian of Illinois, Science 196 (1968) 1265–1267.

de caractères morphologiques aux nœuds : 1, notochorde, tube neural dorsal et creux, queue post-anale, endostyle ; 2, tête ou crâne enfermant les capsules sensorielles, arcs et filaments branchiaux ; 3, cellules des crêtes neurales migrantes, placodes neurogéniques épibranchiales et dorsolatérales, cerveau, cartilages radiaux ; 4, os, dermosquelette couvrant la tête et le corps ; 5, capsules nasales paires et séparées, cervelet ; 6, endosquelette calcifié ou ossifié ; 7, nageoires paires pectorales ; 8, mâchoires, canal semicirculaire horizontal ; nageoires pelviennes ; 9, lame dentaire, muscle oblique supérieur de l'œil en position antérieure (modifié d'après [29,32,33]).

Fig. 1. Simplified phylogenetic tree of the chordates (right) and stratigraphical distribution of the main terminal taxa (bold bars). Palaeozoic in dark grey, Mesozoic in light grey. The monophyly of “thelodonts” and “acanthodians” is currently debated. The relationships of yunnanozoans among deuterostomes are highly controversial, and they are not represented in this tree. The framed taxa are informally referred to the “ostracoderm” grade. Unresolved nodes indicate cases of either poorly supported relationships, conflicts between morphological and molecular sequence data, or conflicts between different sources of molecular data. Selected morphological characters at nodes: 1, notochord, hollow dorsal neural tube, post-anal tail, endostyle; 2, head or skull enclosing sensory capsules, branchial arches and filaments; 3, migrating neural crest cells, epibranchial and dorsolateral neurogenic placodes, brain radial, cartilage; 4, bone, extensive dermoskeleton; 5, paired and separate nasal capsules, cerebellum; 6, ossified or calcified endoskeleton; 7, pectoral paired fins; 8, jaws, horizontal semicircular canal, pectoral pelvic fins; 9, dental lamina, superior oblique eye muscle in anterior position (modified from [29,32,33]).

- [7] H.C. Bjerring, Major anatomical steps toward craniotiedness: a heterodox view based largely on embryological data, *J. Vert. Paleont.* 4 (1984) 17–29.
- [8] A. Blicek, At the origin of chordates, *Geobios* 25 (1991) 101–113.
- [9] D.-Y. Chen, D.-Y. Huang, C.W. Li, An Early Cambrian craniate-like chordate, *Nature* 402 (1999) 518–522.
- [10] S. Conway Morris, *The Crucible of Creation*, Oxford, Oxford University Press, 1998, 276 p.
- [11] E.D. Cope, Synopsis of the families of Vertebrata, *Am. Naturalist* 23 (1889) 1–29.
- [12] G. Couly, S. Creuzet, S. Bennaceur, C. Vincent, N. Le Douarin, Interactions between Hox-negative cephalic neural crest cells and the foregut endoderm in patterning the facial skeleton in the vertebrate head, *Development* 129 (2002) 1061–1073.
- [13] F. Delsuc, H. Brinkmann, D. Chourrout, H. Philippe, Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates, *Nature* 439 (2006) 965–968.
- [14] P.C.J. Donoghue, M.A. Purnell, Genome duplication, extinction and vertebrate evolution, *Trends Ecol. Evol.* 20 (2005) 312–319.
- [15] P.C.J. Donoghue, I.J. Sansom, Origin and evolution of vertebrate skeletonization, *Microsc. Res. Techn.* 59 (2002) 352–372.
- [16] P.L. Forey, P. Janvier, Agnathans and the origin of jawed vertebrates, *Nature* 361 (1993) 129–134.
- [17] R.F. Furlong, P.W.H. Holland, Bayesian phylogenetic analysis supports monophyly of Ambulacraria and of cyclostomes, *Zool. Sci.* 19 (2002) 593–599.
- [18] C. Gans, R.G. Northcutt, Neural crest and the origin of vertebrates: a new head, *Science* 220 (1983) 268–274.
- [19] W. Garstang, The morphology of the Tunicata, and its bearings on the phylogeny of the Chordata, *Quart. J. Microsc. Sci.* 72 (1928) 51–187.
- [20] W.H. Gaskell, On the origin of vertebrates from a Crustacean-like ancestor, *Quart. J. Microsc. Soc.* 31 (1890) 379–444.
- [21] H. Gee, *Before the Backbone. Views on the Origin of the Vertebrates*, Chapman & Hall, London, 1996, 346 p.
- [22] E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen*, Georg Reimer, Berlin, 1866, 574 p.
- [23] N.D. Holland, J. Chen, Origin and early evolution of the vertebrates: new insights from advances in molecular biology, anatomy, and palaeontology, *Bioessays* 23 (2001) 142–151.
- [24] L.Z. Holland, N.D. Holland, Evolution of neural crest and placodes: amphioxus as a model for ancestral vertebrate? *J. Anat.* 199 (2001) 85–98.
- [25] P. Janvier, The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of fossil “agnathans”, *J. Vert. Paleont.* 1 (1981) 121–159.
- [26] P. Janvier, Patterns of diversity in the skull of jawless fishes, in: M. Hanken, B.K. Hall (Eds.), *The Skull*, University of Chicago Press, Chicago, 1993, pp. 131–188.
- [27] P. Janvier, The dawn of the vertebrates: Characters versus common ascent in the rise of current vertebrate phylogenies, *Palaeontology* 39 (1996) 259–287.
- [28] P. Janvier, *Early Vertebrates*, Oxford, Oxford University Press, 1996, 393 p.
- [29] P. Janvier, Ostracoderms and the shaping of the gnathostome characters, in: P.E. Ahlberg (Ed.), *Major Events in Early Vertebrate Evolution*, Taylor and Francis, London, 2001, pp. 172–186.
- [30] P. Janvier, Vertebrate characters and Cambrian vertebrates, *C. R. Palevol* 2 (2003) 523–531.
- [31] P. Janvier, Homologies and evolutionary transitions in early vertebrate history, in: J.S. Anderson, H.-D. Sues (Eds.), *Major Transitions in Vertebrate Evolution*, Indiana University Press, Bloomington, 2007, pp. 57–121.
- [32] P. Janvier, Early jawless vertebrates and cyclostome origins. *Zool. Sci.* (in press).
- [33] E. Jarvik, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, vol.1, Academic Press, London, 1980, p. 575.
- [34] R.P.S. Jefferies, *The Ancestry of the Vertebrates*, British Museum (Natural History), London, 1986, 376 p.
- [35] W.R. Jeffery, Ascidian neural-crest cells: phylogenetic relationships to larval complexity, and pigment cell fate, *J. Exp. Zool. A Mol. Biol. Evol.* 306B (2006) 470–480.
- [36] A. Kowalevsky, *Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien*, *Mem. Acad. Sci. St Petersburg* 7 (11) (1886) 1–19.
- [37] S. Kuratani, Evolution of the vertebrate jaw – homology and developmental constraints, *Paleont. Res.* 7 (2003) 89–102.
- [38] S. Kuratani, Evolution of the vertebrate jaw: comparative embryology and molecular developmental biology reveals the factors behind evolutionary novelty, *J. Anat.* 205 (2004) 335–347.
- [39] S. Kuratani, Y. Nobusada, N. Horigome, Y. Shigetani, Embryology of the lamprey and evolution of the vertebrate jaw: Insights from molecular and developmental perspectives, *Phil. Trans. R. Soc. B356* (2001) 15–32.
- [40] N. Le Douarin, C. Kalcheim, *The Neural Crest*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 1999, 445 p.
- [41] S. Løvtrup, *The Phylogeny of the Vertebrata*, Wiley, New York, 1977, 330 p.
- [42] J.G. Maisey, Heads and tails: a chordate phylogeny, *Cladistics* 2 (1986) 201–256.
- [43] J. Mallatt, J. Chen, Fossil sister group of craniates: predicted and found, *J. Morphol.* 258 (2003) 1–31.
- [44] J. Mallatt, J. Sullivan, C.J. Winchell, The relationships of lampreys to hagfishes: a spectral analysis of ribosomal DNA sequences, in: P.E. Ahlberg (Ed.), *Major Events in Early Vertebrate Evolution*, Taylor and Francis, London, 2001, pp. 106–118.
- [45] F. Mazet, J.A. Hutt, J. Milloz, J. Millard, A. Graham, S.M. Shimmel, *Dev. Biol.* 282 (2005) 494–508.
- [46] G. Nelson, Homology and systematics, in: B.K. Hall (Ed.), *Homology: the Hierarchical basis of Comparative Biology*, Academic Press, San Diego, 1994, pp. 101–149.
- [47] K. Ota, S. Kuratani, Cyclostome embryology and early evolutionary history of vertebrates, *Integr. Comp. Biol.* 47 (2007) 329–337.
- [48] W. Patten, *The Evolution of the Vertebrates and their Kin*, Blakiston, Philadelphia, 1910, 486 p.
- [49] C. Poplin, D. Sotty, P. Janvier, Un Myxinoïde (Craniata, Hyperotreti) dans le Konservat-Lagerstätte Carbonifère supérieur de Montceau-les-Mines (Allier, France), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 332 (2001) 345–350.
- [50] B. Schaeffer, K.S. Thomson, Reflections on agnathagnathostome relationships, in: L.L. Jacobs (Ed.), *Aspects of Vertebrate History*, University of northern Arizona Press, Flagstaff, 1980, pp. 19–33.
- [51] H.-P. Schultze, Conodont histology: an indicator of vertebrate relationship, *Modern Geol.* 20 (1996) 275–285.
- [52] S.M. Shimmel, P.W.H. Holland, Vertebrate innovations, *PNAS* 97 (2000) 449–4452.
- [53] D. Shu, L. Chen, J. Han, X.-L. Zhang, An Early Cambrian tunicate from China, *Nature* 411 (2001) 472–473.
- [54] D. Shu, S. Conway-Morris, J. Han, L. Chen, X.-L. Zhang, Z.-F. Zhang, H.-Q. Liu, Y. Li, J.-N. Liu, Primitive deuterostomes from

- the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China), *Nature* 414 (2001) 419–424.
- [56] D. Shu, S. Conway Morris, J. Han, Z.F. Zhang, K. Yasui, P. Janvier, L. Chen, X.L. Zhang, J.N. Liu, Y. Li, H.K. Liu, Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*, *Nature* 421 (2003) 526–529.
- [57] H. Wada, H. Saiga, N. Satoh, P.W.H. Holland, Tripartite organization of the ancestral chordate brain and the antiquity of placodes: insights from ascidian Pax-2/5/8, Hox and Otx genes, *Development* 125 (1998) 1113–1122.
- [58] D.W. Yalden, Feeding mechanisms as evidence of cyclostome monophyly, *Zool. J. Linn. Soc. London* 84 (1985) 291–300.