

3

De la forme à la fonction

Jean-Pierre GASC

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France

« Non seulement toute activité se laisse discerner et définir dans la mesure où elle prend forme, où elle inscrit sa courbe dans l'espace et le temps, mais encore la vie agit essentiellement comme créatrice de formes. La vie est forme, et la forme est le mode de la vie. »

(Focillon 1996)

3.1. Forme : un concept au service de la connaissance

Le terme de forme renvoie-t-il à un concept ou bien à un phénomène de la réalité matérielle ? La citation mise en exergue émane d'un philosophe de l'esthétique, et il suffit de rappeler que Kant (1790) a traité en parallèle du jugement réflexif, empirique, et du jugement esthétique pour proposer que la notion de forme trouve sa source dans notre capacité de perception, à partir de laquelle nous bifurquons vers le plaisir esthétique ou bien vers une analyse empirique, dirigée vers la connaissance. Mais existe-t-il une forme « pure », sans contenu, sans évoquer autre chose qu'un contour, la limite dans l'espace entre deux champs, une figure relevant de la géométrie des arpenteurs du début de l'agriculture et devenue par abstraction une idée platonicienne ? Au contraire, toute forme n'implique-t-elle pas plutôt une histoire plus ou moins simple sur son origine et sa signification ? Une dimension temporelle que ne présentent pas les figures de la géométrie. Dans son traité *Les Parties des animaux*, Aristote donne à la forme une place prééminente : « la nature selon la forme a plus d'importance que la nature matérielle ». Les matériaux constitutifs sont ainsi relégués au second plan ; ce qui compte, c'est la

L'explosion des formes de vie,

coordonné par Georges CHAPOUTHIER et Marie-Christine MAUREL. © ISTE Editions 2020.

forme que présente l'être vivant. Cependant, pour le philosophe grec, la forme est une configuration, c'est-à-dire un système de relations entre figures dont la raison d'être est leur fonction. Cette interprétation sera reprise en tant que principe fondamental de l'organisation des êtres vivants par Georges Cuvier, fondateur de l'anatomie comparée, quand il énonce son principe des corrélations organiques (Gasc 2013). Quant à la question de l'origine des formes, c'est encore Kant qui fait un pas de plus en désignant les êtres vivants comme étant à la fois cause et effet d'eux-mêmes, et leurs parties « réciproquement cause et effet de leur forme ». Autrement dit, ils sont capables de reproduction, de régénération et d'auto-assemblage, contrairement aux objets non vivants. Ainsi, le concept de forme a été fondamental comme moyen de connaissance et de comparaison des êtres vivants, comme il le fut pour René-Just Haüy dans la classification des cristallisations minérales en 1783¹. La recherche d'un ordre est une constante de l'esprit humain. Les méthodes successives de classification se sont fondées sur l'analyse des formes dans le but d'en dégager des groupements par la ressemblance, d'aboutir à des invariants et d'ancrer des ensembles de formes autour de définitions, car il n'y a pas de classification sans intervention du langage sous forme de nomenclature hiérarchisée (Foucault 1966). Cependant, dans cette quête typologique qui a animé les esprits aux XVIII^e et XIX^e siècles, il a fallu surmonter d'inévitables débats sur la nature de la réalité : existe-t-il une classification « naturelle » ? La découverte d'invariants avec les études anatomiques comparatives de Daubenton et Vicq d'Azyr au XVIII^e siècle a suscité l'idée que les formes si diverses pouvaient n'être que des variations sur un ou plusieurs modèles idéaux (Gasc 2006). Entre discontinuité nécessitée par la nomenclature et continuité suggérée par l'existence d'invariants et de possibles transformations, c'est-à-dire de passage d'une forme à l'autre, il y avait une médiation possible : la justification des formes par leurs fonctions, un retour à Aristote. Ceci permettait d'expliquer la diversité des formes par une diversité des circonstances. S'introduit alors une nouvelle dimension, déjà évoquée par Buffon, celle du Temps, celui de l'histoire de la Terre. La conception transformationnelle exposée par Lamarck dans ses cours au Muséum dès 1802 apportait une conclusion théorique et matérialiste aux débats du siècle précédent et ouvrait le champ à la biologie comme science historique (Gayon 2005). La théorie proposée par Charles Darwin en 1859 est tout autre. Il la nomme « descendance avec modification ». S'il retient de Lamarck la transmission héréditaire des caractères acquis, il donne au milieu le rôle de tri dans le matériel offert par la variation spontanée et aléatoire des caractères, sans aucune direction vers un progrès, mais aboutissant simplement au succès temporaire que marque la reproduction d'un plus grand nombre de

1. Haüy établit la première classification rationnelle des structures cristallines en faisant l'hypothèse que la forme géométrique traduisait une organisation élémentaire (les « molécules intégrantes »). Il échappa au massacre des prêtres réfractaires en 1792 grâce à l'intervention d'Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, qui était son élève et devait devenir professeur de zoologie au Muséum créé en 1793.

descendants : c'est la sélection naturelle. Les invariants comme les ressemblances dans la composition qui avaient conduit les philosophes de la Nature allemands et Étienne Geoffroy Saint-Hilaire à défendre l'idée de l'unité de composition ne sont pour Darwin que la preuve d'une communauté d'ascendance. La morphologie, qui selon Goethe devait être la recherche des formes idéales, devient analyse des formes vivantes sous leur état adulte et dans leur développement, afin de reconstituer leur histoire, c'est-à-dire leur généalogie. C'est la grande période de l'anatomie comparée et de l'embryologie. Domine alors Ernst Haeckel (1866), grand défenseur de la théorie de l'évolution, qui se fonde paradoxalement sur les principes fondateurs de Cuvier et Von Baer, tous deux opposés à l'idée d'une évolution du monde vivant. Alors apparaissent les premiers arbres phylogéniques, censés représenter toute l'histoire des lignées vivantes. Mais, à la mort de Darwin, on ne sait à peu près rien des origines de la variation et de la transmission héréditaire. Ce sera le rôle de la génétique, dès les premières années du XX^e siècle, qui a pu substituer à la notion de « caractères » celle de « facteurs », bientôt nommés « gènes », dont on découvre la capacité à « muter ». Dès lors, ce sont des expérimentations sur des modèles de laboratoire qui vont ouvrir peu à peu le chemin de compréhension des règles responsables de la diversité des formes vivantes, en entrant non seulement dans les mécanismes de la variation mais aussi dans ceux de la sélection dans les conditions naturelles d'existence. L'inventaire des formes se poursuit et leur disposition dans le cadre de leur parenté s'enrichit progressivement avec des analyses pratiquées aux différents niveaux d'intégration, de l'organisme à la molécule.

3.2. Des éléments structuraux de base : de la molécule à la cellule

Aujourd'hui, les sciences de l'évolution progressent par la coopération d'un grand nombre de disciplines, dont certaines sont traditionnellement éloignées de la biologie, comme la cosmologie ou l'informatique. Les êtres vivants exercent toutes leurs activités – métabolisme, croissance et reproduction – dans un champ de forces (radiations, gravité, forces de surface), et dans les dimensions de l'espace et du temps. Les archées et les bactéries, deux ensembles de procaryotes qui se sont partagé le milieu aquatique originel ont des dimensions qui les soumettent surtout aux forces de viscosité et de tension superficielle sur la totalité de leur surface. Cependant, par association, ces êtres microscopiques ont créé une différence d'échelle, la formation d'un volume et d'une masse, sur lesquels gravité et courant vont s'exercer. Il faut encore attendre plus d'un milliard d'années pour voir apparaître des cellules compartimentées, les eucaryotes, avec un noyau contenant l'ADN isolé du cytoplasme, et des formes sophistiquées d'êtres unicellulaires, Radiolaires, Foraminifères, puis Diatomées, dont les enveloppes minéralisées aux formes stupéfiantes en se déposant au fond des océans ont composé des roches sédimentaires. Un nouveau type d'êtres vivants apparaît ensuite. Ils se construisent par auto-assemblage de cellules issues

des divisions successives, les mitoses. Ainsi, chez certains protistes (Buss 1987), les cellules s'agrègent, formant une colonie au sein de laquelle un groupe de cellules se différencie et donnent un nouveau clone, quelque chose qui se retrouve chez de véritables pluricellulaires comme les éponges (Porifera). Sur ce principe se sont constitués des organismes pluricellulaires dont certaines formes, les placozoaires, subsistent dans la nature actuelle (voir figure 3.1).

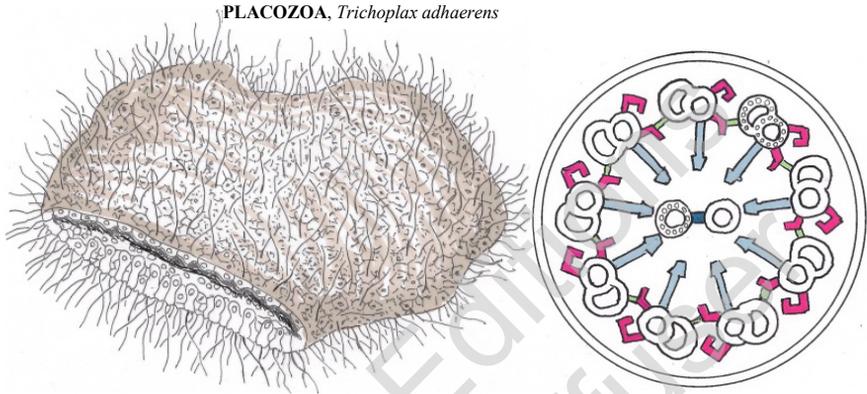


Figure 3.1. Des protéines contractiles (en rouge) fléchissent les microtubules (9+2) dans les cils et flagelles, assurant la mobilité cellulaire des eucaryotes

Ensuite, la réunion de deux cellules issues d'une division particulière impliquant le génome – la méiose qui produit les gamètes – inaugure la reproduction sexuée. Il ne s'agit plus d'une multiplication à l'identique, d'un clonage, mais du mélange de deux histoires individuelles. August Weismann introduit en 1885 l'idée que les organismes sont composés d'une lignée de cellules germinales passant d'une génération à la suivante et d'une lignée de cellules somatiques assurant l'intendance. Cependant, ce schéma général montre des variations considérables selon les divers phylums, révélant une évolution buissonnante. Leo Buss donne en 1987 un tableau récapitulatif des cas connus. D'un côté, chez les nématodes (vers ronds), les cellules germinales sont distinctes dès le début de l'ontogénèse, le plus souvent sous le contrôle d'agents génétiques d'origine maternelle, de l'autre, les Plantes dont toute cellule somatique est capable de reconstituer la dualité en produisant des gamètes. Enfin, on sait depuis 2006 que l'inhibition de quatre gènes rend possible la reprogrammation de cellules différenciées, des fibroblastes de souris, par exemple, qui retournent à un état pluripotent capable de produire des cellules germinales. Les opisthocontes, regroupant les champignons (mycota) et les animaux (métazoaires), se partagent, au moins à un stade de leur vie, la caractéristique de posséder un flagelle, organe complexe dérivé du cil (voir figure 3.1) situé à l'arrière de la cellule, dont la mobilité assure la propulsion

indispensable à la reproduction sexuée. L'embryon des Métazoaires est d'abord une balle creuse nommée « blastula ». Les cellules entrent dans la phase d'une différenciation en tissus, deux ou trois, qui sépare les Métazoaires en deux premiers sous-ensembles. Chez les diploblastiques, un feuillet est en contact direct avec le milieu, l'ectoderme ou ectoblaste, et un feuillet interne, l'endoderme, est refermé sur lui-même par la prolifération des cellules ectodermiques. La poursuite de ces divisions conduit au stade gastrula selon plusieurs modalités. L'endoderme vient s'accoler à la face interne de l'ectoderme, délimitant un intestin primordial, l'archenteron. Subsiste un orifice, le blastopore. Entre lui et le point qui lui est spatialement opposé passe un axe de symétrie radiaire. Cette symétrie initiale est perdue chez les éponges à l'état adulte, ballottées par les courants. En revanche, les Cnidaires et les Cténares orientent leur position vis-à-vis de la verticalité gravitaire. Certains des cnidaires se fixent sur le fond (benthique) après une phase larvaire de vie libre (pélagique), avec l'ouverture alimentaire garnie d'une couronne de tentacules, pôle oral, vers le haut. Ce sont les polypes et les anémones de mer. À ce stade apparaît un organe d'équilibration, les statocystes, utilisant l'inertie d'un corpuscule minéralisé dans l'excitation de cils reliés à une terminaison nerveuse, transduction d'un effet mécanique en influx nerveux. Pas d'organes, mais des catégories de cellules spécialisées, certaines contractiles, d'autres productrices de mucus, des cellules nerveuses et, chez les Cnidaires, des cellules urticantes, les cnidocytes, constituant chacune une sorte de mini-piège projetant un harpon venimeux. Les tentacules qui forment chez les Cnidaires une couronne autour de l'ouverture unique traduisent une symétrie radiaire d'ordre 4 ou 6, à laquelle s'ajoute une répartition en deux groupes divisés par un plan (symétrie biradiaire). Le développement passe par une phase larvaire mobile qui prend ensuite la forme d'une petite méduse. Cette forme d'organismes pluricellulaires est connue dès la faune fossile d'Ediacara datant de 680 millions d'années. Les espèces qui constituent des colonies de polypes sont à la base des récifs coralliens en fabriquant un exosquelette de carbonate de calcium. Les rubans des Cténares ou Cténophores sont plus discrets, complètement transparents ; ils ne fabriquent pas de squelette et possèdent des neurones (Bucher et Anderson 2015). Ce sont aussi des carnivores présents dans le plancton et ils se déplacent à l'aide de huit rangées de cils qui forment des peignes disposés selon une symétrie bilatérale. Ce mode de locomotion à l'aide de cils atteint avec eux les limites d'efficacité en taille. Leur forme rubanée ou globuleuse a suscité l'admiration esthétique de Haeckel (1886). Chez les organismes triploblastiques un troisième feuillet de cellules s'interpose entre ectoderme et endoderme, le mésoderme. Apparaissent des organes correspondant à une division du travail physiologique, par le regroupement de cellules spécialisées en îlots topographiquement déterminés. La ségrégation des cellules de l'embryon en feuillet s'accompagne de la perte de la symétrie radiaire au profit d'une symétrie bilatérale : il y a un côté gauche et un côté droit, ainsi qu'une face dorsale et une face ventrale. Les cellules enregistrent leur position par l'intermédiaire de glycoprotéines de contact. Ce caractère général suggère

une origine commune à tous les métazoaires. Cette hypothèse, émise en son temps par Darwin a été confirmée par les plus récentes données moléculaires. Cependant, comme le souligne Buss (1987), la conservation des stades précoces du développement ne peut s'expliquer par la sélection d'individus, mais dépend des effets d'interactions de sélection opérant aux divers niveaux de l'organisation biologique, de la molécule à l'organisme en action dans son milieu. Les progrès sur la compréhension du fonctionnement des gènes ont bénéficié de travaux de biologie moléculaire effectués sur des procaryotes, bactéries et virus, qui ne présentent pas de compartimentation entre un noyau et un cytoplasme. Cette relative simplicité a permis de s'affranchir de la conception dualiste (noyau, siège de l'hérédité, et cytoplasme, siège du métabolisme) et de mettre en évidence le rôle prédominant des processus d'interactions, un monde d'échanges, de transfert de substances qui deviennent actives en rencontrant leurs cibles. On avait imaginé l'ADN comme la citadelle isolée dans le noyau, délivrant ses ordres au reste de la cellule. En réalité, non seulement ses messages sont interprétés par des agents qui deviennent eux-mêmes des messages, mais certains ont des effets en retour sur l'expression des gènes. Les acides ribonucléiques (ARN) (messagers, de transfert et ribosomiaux) sont les agents principaux, circulant grâce au cytosquelette de la cellule, à ses microtubules et aux propriétés des moteurs moléculaires (les molécules contractiles d'actine et de myosine). L'énergie nécessaire à ce tourbillon d'activité est procurée par des cycles d'oxydo-réduction qui se déroulent au sein des mitochondries, ces corpuscules cytoplasmiques que Lynn Margulis a identifié en 1970 comme d'anciennes bactéries introduites en symbiose chez les ancêtres des eucaryotes et qui font partie du bagage transmis à la cellule-œuf par l'ovocyte maternel.

3.3. Le poids du cadre physique

Dès le début de sa construction, à l'état de cellule d'origine, l'organisme vivant s'inscrit dans les trois dimensions de l'espace. Le gamète femelle des métazoaires bilatériens n'est pas isotrope. Au sein du cytoplasme de cette cellule volumineuse, des mouvements assurés par les éléments du cytosquelette créent une répartition des protéines « morphogènes » et d'ARN messagers qui aboutit à un axe entre un pôle dit « animal » et un pôle « végétatif », où se concentrent les réserves. Cette première disposition vis-à-vis de l'espace avec une symétrie radiaire constitue un référentiel pour les événements qui suivent. C'est la pénétration du spermatozoïde qui perturbe la symétrie originelle. Le centre cinétique de ce micromissile déstabilise le réseau d'actomyosine contractile du cytoplasme maternel, dont les pulsations vont distribuer des protéines activatrices et inhibitrices. D'où la ségrégation des deux puis trois feuillettes et la formation d'un orifice, le blastopore. Malgré la similitude de ces premiers stades chez les bilatériens, des différences majeures apparaissent ensuite qui

intéressent la polarité des symétries par le mécanisme de la gastrulation. En effet, l'apparition du blastopore ouvre deux voies futures : cet orifice devient l'ouverture antérieure du tube digestif chez les annélides, les vers ronds (nématodes), les mollusques et les arthropodes, ce qui représente une majorité des formes vivantes. Ce sont des protostomiens (bouche primaire). Chez les deutérostomiens (bouche secondaire), le blastopore devient l'extrémité postérieure du tube digestif et la bouche s'ouvre plus tard à l'extrémité antérieure. Il s'agit des échinodermes (oursins, étoiles de mer et holothuries ou concombres de mer), et des chordés (amphioxus ou lancelet et les vertébrés). Une autre distinction est essentielle dans la spécification des formes. Elle concerne la position relative du tube digestif et du système nerveux, opposant les chordés aux annélides et arthropodes. Les premiers sont épineuriens, leur axe nerveux s'étendant d'avant en arrière au-dessus du tube digestif, tandis que chez les seconds, hyponeuriens, cet axe formé par une paire de cordons s'étend au-dessous du tube digestif, à l'exception du pôle antérieur (celui de la tête). En effet, à ce niveau, les cordons forment un collier dont les ganglions constituent l'équivalent d'un cerveau. Lorsqu'il a été possible d'identifier les gènes qui, par le jeu de cascades, sont responsables de la mise en place des portions ventrale et dorsale de l'embryon chez la drosophile, gène *sog* (*short gastrulation*) pour le ventre et *ddp* (*decapenplegic*) pour le dos, on a recherché ceux qui intervenaient aussi dans cette polarité chez les vertébrés. Chez le xénope, cet amphibien anoure aquatique, sujet modèle des expérimentateurs, le gène dorsal est chordin et le gène ventral BMP4 (*Brown Morphogenetic Protein 4*). Or, l'analyse de la composition de ces gènes (leur séquençage) a révélé que *sog* est homologue de chordin, et *ddp* de BMP4 : le gène d'expression ventrale chez l'insecte est le même que celui à expression dorsale chez le vertébré (voir figure 3.2). La signalisation dorso-ventrale est inversée entre l'insecte et le vertébré, donnant raison à l'intuition que défendait Geoffroy Saint-Hilaire contre Georges Cuvier en 1830 (Le Guyader 1998).

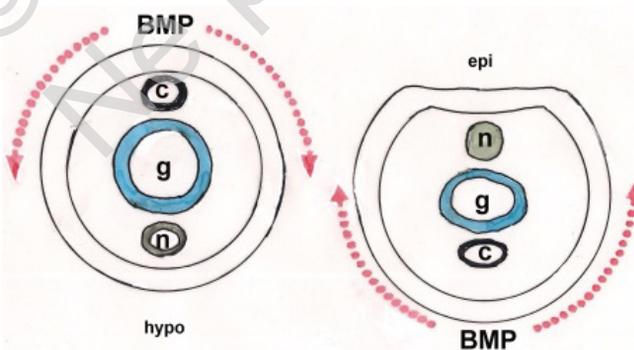


Figure 3.2. Secteur d'action du gène ventral BMP4. À gauche : insectes ; à droite : vertébrés. n : système nerveux ; g : tube digestif ; c : appareil circulatoire

3.4. Le mésoderme : matériau de base au service de gènes architectes

Le mésoderme est l'un des principaux responsables de la forme en construction. Il fournit les matériaux constitutifs des organes qui assurent l'armature et la mobilité de l'organisme. Dans les embryons de vertébrés, le mésoderme se différencie de part et d'autre de la corde dorsale, en produisant régulièrement des blocs de cellules, les somites, selon le rythme d'une horloge (Gasc et Renous 1989 ; Pourquoié 2001). Les somites vont donner les futurs éléments squelettiques (vertèbres), la musculature axiale, le tégument. La mise en place des grandes lignes de cette architecture est sous la dépendance d'un jeu de gènes particuliers, parmi lesquels se distinguent les gènes dits « homéotiques ». Leur découverte a bouleversé notre conception de la morphogénèse en révélant une solution au casse-tête qui préoccupait les généticiens confrontés à l'idée d'une combinatoire improbable entre gènes indépendants pour aboutir à la construction des organes dans toute leur complexité.

Dès la fin du XIX^e siècle, William Bateson découvrit chez la drosophile des individus dont les appendices, antennes, pattes et ailes, ne se trouvaient pas à leur place. En particulier des mouches possédant deux paires d'ailes au lieu d'une seule, le fameux modèle *bithorax*. Il a nommé « homéose » ou « variation homéotique » ce type de morphologie. Mais c'est seulement à partir des années 1950 qu'Edward B. Lewis découvrit peu à peu la batterie des gènes responsables chez la drosophile de la mise en place des compartiments segmentaires de l'insecte, avec la spécialisation correspondant à des appendices. Ces gènes homéotiques se sont montrés généralisés chez les métazoaires. Chez les bilatériens, ils sont disposés sur les chromosomes dans la même position que celle des organes dont ils déclenchent la construction le long de l'axe antéro-postérieur (Duboule et Morata 1991). Ce système homéotique manifeste un principe d'ordre soumis à une régulation par le processus d'activation-répression. Le tout a été soumis d'une part à la variation, par le jeu de duplication du génome et les mutations, d'autre part à la sélection naturelle des dispositifs morpho-fonctionnels correspondants (organes liés à la nutrition, à la locomotion, etc.). Il s'agit donc d'une source de la diversité des formes qui se partagent l'environnement fluctuant au cours de l'histoire planétaire. Cette compréhension de l'origine de la segmentation des bilatériens a répondu à une interrogation des naturalistes et philosophes allemands autour du philosophe Friedrich Wilhelm Joseph Schelling et du poète Johann Wolfgang von Goethe, qui avaient proposé une règle générale de composition modulaire des organismes (Schmitt 2004). Malgré les extravagances de certains promoteurs de cette théorie, il en est resté une typologie : l'existence d'êtres composés d'unités, les métamères, se répétant de l'avant à l'arrière de l'axe définissant leur symétrie bilatérale. En effet, dès le cambrien, dans cette étonnante explosion de formes métazoaires qui se révèle dans les schistes de Burgess datant de 500 millions d'années (Gould 1989), les morphologies segmentées sont dominantes. Cependant, cette notion

de métamère repose sur une typologie idéale. Chaque métamère constitutif est supposé comprendre un ensemble de cellules spécialisées assurant par leur association les fonctions vitales essentielles : un élément de soutien, sa musculature, son innervation, son irrigation par le fluide nutritif, et même un organe d'excrétion. Or, seuls des annélides présentent complètement cette composition et seuls le mésoderme et l'ectoderme sont susceptibles d'être segmentés, tandis que les dérivés de l'endoderme (principalement le tube digestif) ne sont pas métamérisés. Le mécanisme de ségrégation des cellules en blocs de clones, découvert chez la drosophile en 1970 par Garcia-Bellido et son équipe, repose sur des protéines de surface qui créent la reconnaissance et l'adhérence des cellules issues d'un clonage par mitoses rythmées. Ce sont des séquences régulatrices qui interviennent selon une chronologie précise pour la mise en place et en forme des segments, donc de leur fonctionnalité : antenne, œil, pièces buccales, pattes et ailes. Ces mécanismes génétiques ont été généralisés à une majorité de bilatériens. Pourtant, sur ces bases simples est issue la multiplicité des formes. On peut penser que le plan modulaire initial a précisément permis une grande diversité par sélection, sans nécessiter des bouleversements coûteux ou impossibles dans la construction de l'organisme. Même chez les arthropodes, où la segmentation est évidente, Alessandro Minelli (2003) remarque un certain nombre d'exceptions, des perturbations dans l'ordre, des fusions ou des effacements de segments, aboutissant parfois à des formes adultes insolites en rapport avec des modes de vie particuliers, comme chez les crustacés parasites, réduits à des sacs reproducteurs. Même chez les meilleurs élèves de la classe, comme les annélides et les myriapodes, où la segmentation est manifeste, diverses dispositions sont observées. Certains annélides produisent des segments nouveaux à partir de l'arrière du corps. Au contraire d'autres espèces, qui ont un nombre fixe de segments. Les myriapodes montrent à la fois un grand éventail dans le nombre de segments dotés d'appendices locomoteurs, et une grande fixité de ce nombre dans chaque taxon. Pour Buss (1987), cette diversité est le signe de la qualité d'un champ soumis à la sélection naturelle au cours de l'évolution.

Une autre cause de la diversification des formes adultes est l'activation différée des gènes au cours du développement. C'est le processus d'hétérochronie, qui peut par exemple produire des larves qui se reproduisent (néoténie), éliminant ainsi la forme adulte, comme le cas de l'axolotl chez les vertébrés.

Enfin, ces processus étant sous la dépendance d'une cascade de séquences régulatrices qui se déroulent après la mise en place des grands axes de polarité, ils sont soumis aux influences épigénétiques. Ceci expliquerait les exemples de fusion ou de simplification associés à des spécialisations fonctionnelles. Ainsi, le patron métamérique a ouvert la possibilité d'un bricolage morpho-fonctionnel à partir des variations du génome, dont les sources sont diverses, y compris les effets épigénétiques opérés tout au long de l'ontogénèse (Deutsch 2012) et qui sont

stabilisés par la sélection naturelle au cours de la diffusion des métazoaires dans les divers milieux de la planète.

3.5. Les appendices et les lois de la mécanique

Protostomiens et deutérostomiens montrent des excroissances latérales, plus ou moins perpendiculaires à l'axe principal du corps et répondant à la succession des segments. Les onychophores ou péripates, organismes discrets dont l'organisation et la répartition géographique signent le caractère ancien, ainsi qu'un fossile (*Ayscheiaia pedunculata*) datant du cambrien, possèdent une première paire d'appendices en forme d'antenne, puis une suite de protubérances molles au nombre de 17 à 43 paires, les lobopodes, qui sont terminées par des griffes. Leur mouvement, coordonné selon un train d'onde modulable, assure la progression de l'animal dans la litière des forêts tropicales (voir figure 3.3). Chez les annélides, les appendices ou parapodes sont rigidifiés par la cuticule, revêtement de chitine, un polymère résistant aux forces de compression (Wainwright *et al.* 1976). Ils sont constitués par deux axes dans lesquels se prolongent des diverticules de la cavité générale. Le corps des arthropodes est plus ou moins clairement divisé en régions (tête, thorax, abdomen, tagmes, nettes chez les Insectes) et leurs appendices sont eux-mêmes segmentés.

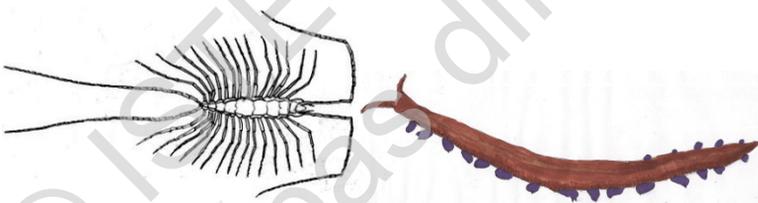


Figure 3.3. Un scutigère (myriapode) et un péripate (onychophore)

La segmentation finale et l'identité morpho-fonctionnelle de chaque segment étant sous le contrôle du complexe homéotique, on a pu proposer un scénario pour les événements génétiques expliquant le passage d'un ancêtre chez qui tous les segments auraient été identiques à des formes montrant une spécialisation régionale dont même les myriapodes ne sont pas exclus². Avec les appendices, la segmentation est au service d'une division du travail, des organes sensoriels, du traitement de la nourriture, de la locomotion aquatique ou terrestre, du vol ou de la reproduction par fécondation

2. Chez les « mille-pattes », le nombre des segments, de 191 à 325, peut être fixe à la naissance (c'est le cas des scolopendres et des géophiles de nos jardins) ou bien ce nombre s'accroît avec l'âge (comme chez les scutigères que l'on trouve dans les maisons).

interne, et même d'organes venimeux de défense et d'attaque. Tout en écartant les interprétations finalistes, on doit reconnaître que la sélection du patron segmentaire avec la possession d'appendices mobiles chez certains bilatériens a joué dans leur capacité, en régime de concurrence, à exploiter les ressources de nouveaux espaces, ceux que créent les épisodes géologiques de l'écorce terrestre. Un de ces épisodes est bien documenté : l'installation progressive de marges continentales stables, qui a permis aux êtres vivants de sortir du milieu aquatique dans lequel ils étaient jusqu'alors cantonnés. Oublions le slogan « la sortie des eaux » ! L'expansion de formes vivantes dans les milieux continentaux s'est en réalité échelonnée sur des millions d'années et par vagues successives, avant tout pour des raisons écologiques : des chaînes trophiques devaient se constituer avec les organismes qui pouvaient quitter le milieu aquatique. Il a fallu, entre le cambrien et le dévonien, soit en 130 millions d'années, que les diverses lignées de métazoaires présentent des formes capables de surmonter des contraintes physico-chimiques tout à fait nouvelles. La vie hors de l'eau impose tout d'abord la disparition périodique de l'élément sur lequel reposent la plupart des réactions chimiques. L'eau devient un facteur limitant. Le milieu atmosphérique est beaucoup plus fluctuant que les eaux océaniques : les facteurs physiques (intensité et composition des radiations) et les facteurs chimiques (composition en gaz, principalement azote, dioxyde de carbone et oxygène) sont sujets à des variations d'origine planétaire et cosmique. Après des phases mouvementées qui ont accompagné les débuts de l'évolution biologique (Maurel 1994) et avec l'intervention croissante des formes vivantes ne dépendant que de l'eau et du dioxyde de carbone (organismes photosynthétiques), la composition de l'atmosphère en oxygène s'est progressivement stabilisée autour des valeurs actuelles de 20,9 %. Or, cet élément intervient en tant que récepteur final de l'hydrogène dans les métabolismes énergétiques aérobies dominants. On comprend alors l'avantage que représente la vie à l'air libre par comparaison avec le milieu aquatique, car l'eau ne peut pas dissoudre plus de 1 % d'oxygène. Les surfaces continentales ont été d'abord un support pour des cyanobactéries capables de résister à une dessiccation temporaire et qui forment encore aujourd'hui un biofilm sur les rochers des inselbergs de Guyane, où les conditions climatiques – exposition au soleil équatorial, températures élevées, pluies torrentielles – ne sont sans doute pas très éloignées de celles qui régnaient au silurien, il y a 400 millions d'années³. Au début, tout ce monde est au ras du sol. En effet, à l'air libre, la gravité s'exerce sans ménagement, contrairement au milieu aquatique où elle est à peu près équilibrée par la pression hydrostatique. C'est pourquoi les cyanobactéries n'ont pu bâtir sur terre l'équivalent des stromatolithes du précambrien et les polypes des cnidaires n'ont pu sortir pour construire l'équivalent des

3. Ce biofilm, tantôt imbibé et gluant, tantôt desséché, constitue le producteur primaire d'une matière organique disponible pour d'autres micro-organismes, et de minuscules arthropodes et annélides qui les consomment (Vaçulik *et al.* 2004).

gigantesques massifs coralliens dont on trouve les traces fossiles dans les montagnes. La gravité, contrainte verticale, se décline selon deux modalités mécaniques auxquelles les organismes doivent répondre structurellement : une modalité statique et une modalité dynamique (Clark 1964). Il faut d'abord résister à l'effondrement en incorporant dans la structure des matériaux offrant une résistance à la compression avec un minimum de déformation. Les structures vivantes sont dès leur origine riches en collagènes, éléments fibreux résistant à la tension. Apparaissent ensuite des matériaux biologiques résistant à la compression fondés sur le principe de la mise en chaîne (polymérisation) à base de molécules à six atomes de carbone, dont le module est le glucose. Ainsi, la chitine (glucosamine acétylée) est très largement répandue chez les métabolites, qui partagent la chitine avec leurs frères champignons. Associée à une protéine dans la cuticule, elle constitue la matière d'un exosquelette, une véritable armure qui suit le plan de segmentation de l'organisme, et doit se renouveler périodiquement pour permettre une croissance (mue). Elle peut être tannée en surface ou enrichie en carbonate de calcium (comme par exemple chez les crabes), gagnant ainsi à la fois en compression et flexion (Wainwright *et al.* 1976). Les arthropodes ont pu franchir sans difficulté la limite entre eau et air libre grâce à cette armure. Il se peut que les scorpions aient été parmi les premiers, car leur résistance étonnante aux radiations à très forte énergie issues d'explosions nucléaires laisse penser qu'ils ont connu une période où le bouclier d'ozone protecteur n'était pas complètement installé. Parmi les deutérostomiens, les échinodermes ou ambulacraires (oursins et étoiles de mer) n'auraient pu gagner la terre ferme malgré leur système locomoteur fondé sur la régulation de la pression interne. De plus, leur symétrie radiaire de type 5 chez les adultes, une innovation de la vie car aucun minéral ne présente cette symétrie dérivant d'une disposition bilatérale, paraît plus adaptée au milieu tridimensionnel aquatique qu'aux surfaces accidentées des sols émergés⁴. Parmi les chordés, le mésoderme segmenté des vertébrés qui se sclérifie en axe vertébral a permis plusieurs modes de nage par la flexion latérale sous l'action de muscles métamérisés, mais aussi le déplacement sur les fonds à l'aide d'appendices (Renous et Gasc 2011). Nous abordons alors la seconde contrainte gravitaire d'ordre dynamique.

3.6. La locomotion « appendiculaire » sur la terre ferme

Tous les organismes qui associent dans leur structure symétrie bilatérale, métamérie, appendices latéraux et matériaux résistant à la compression ont pu s'aventurer hors de l'eau. En effet, chaque appendice rigidifié par un squelette externe ou interne

4. Beaucoup d'animaux aquatiques deviennent rigides grâce à la pression interne modulée par la contraction de muscles périphériques (squelette hydrostatique). Ce principe n'a pu être applicable en milieu terrestre que pour les formes fouisseuses qui évitent la perte en eau. C'est le cas des vers de terre (lombrics).

et mu par une musculature segmentaire constitue un levier capable d'exercer localement une force extérieure dont il recevra la réaction du milieu environnant, selon le principe newtonien de toute locomotion, à condition de ne pas déraiper⁵.

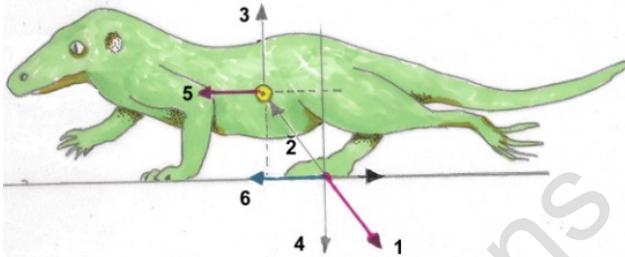


Figure 3.4. Propulsion arrière des tétrapodes. 1 : poussée sur le sol ; 2 : sa réaction ; 3 : composante verticale équilibrant la masse ; 4 : composante verticale de la poussée ; 5 : composante motrice horizontale agissant sur le centre de masse ; 6 : force de frottement statique assurant l'adhérence.

L'organisation segmentaire du système nerveux assure la mise en action séquentielle des appendices qui sont chacun alternativement tirés en arrière (appui) et ramenés en avant vers un nouvel appui. Toute l'évolution et la diversification de ces animaux ont reposé sur l'apparition de dispositifs biomécaniques tendant à une plus grande efficacité, un meilleur rendement dans la production des forces extérieures et de la composante motrice résultante qui est transmise au centre de masse de l'organisme. Entre un guépard et un scutigère, les mêmes lois fondamentales de la mécanique sont appliquées ; la différence est celle de l'échelle et du degré d'efficacité juste nécessaire à la vie quotidienne de chacun (Weibel *et al.* 1998). L'apparition et la construction des appendices pairs des bilatériens sont sous la dépendance de complexes génétiques, *distal-less* (Dll) de la drosophile, et son homologue Dix des Vertébrés (Panganiban *et al.* 1997), leur position et identité sous la dépendance du complexe homéotique. Cependant, la généralité de l'expression de ces complexes chez les métazoaires, y compris dans la construction de structures fonctionnellement éloignées (comme les arcs branchiaux et le système nerveux) font penser que ce complexe génétique a été « co-opté » au cours de l'évolution. Chez les vertébrés, le mésoderme se différencie le long de la chorde dorsale, un axe flexible qui s'étend de l'arrière de la tête à l'extrémité postérieure. De l'interaction entre ces trois éléments (chorde, somites et ébauche du système nerveux central) vont naître

5. La molécule de kératine de l'épiderme sous diverses configurations assure l'adhérence entre l'appui et le sol (Gasc *et al.* 1982 ; Abdel-Aal 2017).

les structures mobilisatrices de l'organisme, l'axe vertébral, sa musculature et son innervation. Comme les arthropodes, les vertébrés possèdent des appendices articulés, c'est-à-dire composés d'une suite d'articles mobilisés par des muscles. Ce mécanisme se résume à un ensemble dont les angles alternés forment des leviers qui offrent un grand éventail de mode d'action et d'efficacité. Les membres pairs de vertébrés qui se sont dispersés à la surface des continents définissent leur qualité de « tétrapodes », car ils n'ont que deux paires d'appendices (voir figure 3.4). Cependant, ces membres dans leur composition et position étaient déjà présents chez des formes aquatiques parmi les sarcoptérygiens du dévonien (Laurin 2011).

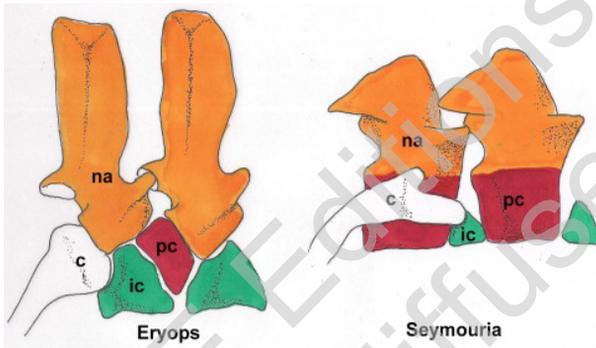


Figure 3.5. *Le passage à une vie aérienne s'accompagne d'une consolidation des vertèbres articulées directement soumises à des forces musculaires*

Il est à présent évident que les premiers vertébrés terrestres possédaient déjà des poumons et des membres capables d'exercer des forces locomotrices en régime gravitationnel. En revanche, on observe une consolidation ultérieure des vertèbres par la fusion des trois parties initialement présentes chez les ancêtres aquatiques (arc neural, pleurocentre et intercentre) en relation avec la nécessité de constituer une colonne articulée d'unités résistant à la compression (voir figure 3.5) Au niveau des membres, l'ouverture des angles alternés sous l'action de muscles détermine une extension de l'ensemble qui exerce sur le sol une force dont la composante verticale équilibre la gravité par réaction. C'est ainsi que la portion antérieure du corps peut être soulevée et servir au mécanisme de progression grâce à l'action d'ondulation de l'axe vertébral. En effet, cette onde fait basculer l'appui d'un côté à l'autre. Ce mécanisme locomoteur repose donc sur une commande nerveuse simple, rythmée et alternée entre deux acteurs opposés, fléchisseur et extenseur, couplant l'onde de contraction qui parcourt la musculature axiale et le mouvement des appendices. Une première modification intervient lorsque les membres postérieurs deviennent solidaires de l'axe vertébral par l'intermédiaire de la ceinture pelvienne dont l'ilion,

élément le plus dorsal, vient s'ancrer sur les côtés de vertèbres (Boisvert 2005). Cette liaison ilio-sacrée permet la transmission au centre de masse du corps de la réaction du sol à l'extension du membre postérieur, grâce à la rigidité de l'axe vertébral qui est comprimé. D'une traction avant, l'animal est devenu un propulseur arrière, ce qui lui assure la capacité d'élever le centre de masse situé en avant des appuis et de manœuvrer des virages. La seconde modification intéresse l'orientation des membres dans l'espace. Le premier segment, appelé « stylopode », l'humérus à l'avant et le fémur à l'arrière, est disposé plus ou moins perpendiculairement à l'axe du corps chez les premiers tétrapodes. Cette position transversale place la masse du corps en porte-à-faux et une grande énergie musculaire est absorbée pour soulever la masse corporelle au-dessus du sol ; ce qui se manifeste par la massivité de l'os sculpté par les insertions de gros muscles.

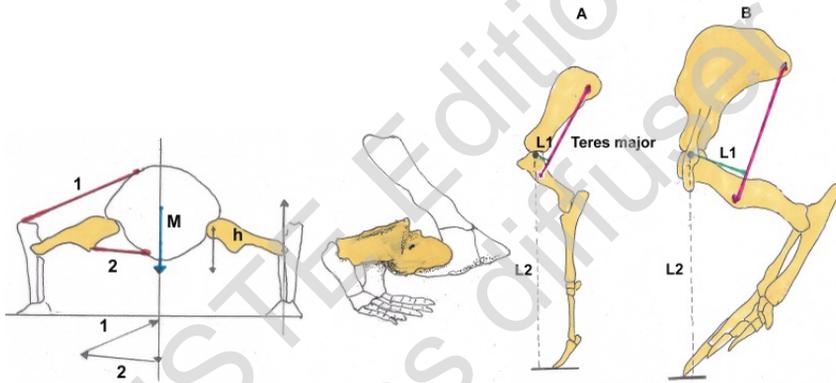


Figure 3.6. *h* : humérus transversal des premiers tétrapodes ; 1 et 2 : muscles équilibrant la masse *M* et membre antérieur parasagittal ; A : cheval où le muscle grand rond agit en vitesse ; B : tatou où le muscle agit en puissance ; L1 : bras de levier du muscle ; L2 : bras de levier résistant.

De cette position transversale, les stylopodes passent à une position parallèle au plan sagittal, celui qui passe par l'axe du corps. C'est le cas de beaucoup de sauropsidés, dont les dinosaures (y compris les oiseaux) pour le membre postérieur, ainsi que parmi les synapsidés d'où sortent les mammifères. Le membre parasagittal présente des avantages mécaniques (voir figure 3.6). Tous les échanges de forces s'effectuent dans un plan unique qui est celui des composantes motrices, les effets latéraux « parasites » étant équilibrés par l'action simultanée du côté opposé grâce aux phases du patron moteur. L'extension agit à la fois contre la pesanteur et dans la propulsion, et la flexion et accélération du membre fléchi, phase non motrice, s'effectue avec économie de manière pendulaire. La forme générale de l'organisme

se trouve considérablement modifiée par cette nouvelle disposition des membres et a ouvert tout un champ d'adaptations. Les membres deviennent les acteurs principaux dans la locomotion, et leur géométrie en relation avec le mode de vie traduit des exigences mécaniques. La longueur relative des segments, le site d'insertion des moteurs musculaires déterminent des degrés d'efficacité dans des actions précises : vitesse ou puissance (voir figure 3.6). La position parasagittale permet une meilleure résistance des os à la compression par augmentation du diamètre et surtout par la formation de colonnes avec les stylopoies verticaux, et des organismes très massifs apparaissent sur les continents (des grands dinosaures aux mastodontes).

3.7. Les sans pattes

Une des surprises de l'évolution est présentée par l'apparition, à de nombreuses reprises et très tôt, de formes de vertébrés dépourvues de pattes. À la forme en long cylindre des serpentiformes, Carl Gans (1975) a attribué l'avantage évolutif de pouvoir pénétrer des sites interdits à ceux qui à masse égale possèdent des pattes. On peut ajouter que leur mode de locomotion tend à supprimer le mouvement alternatif des membres, qui est coûteux en énergie, au profit d'un glissement continu. Les formes apodes sont présentes dans tous les milieux et leur spécialisation peut être étonnante, serpents lianes dans les arbres, serpents marins, serpents fouisseurs. Un ordre de lissamphibiens, les gymnophiones, et parmi les reptiles squamates, les amphisbènes, les serpents et plus d'une dizaine de familles de lézards entrent dans ce patron qui se singularise à la fois par la perte du rôle locomoteur des membres et par un nombre accru de vertèbres. L'axe vertébral est en effet l'unique mécanisme de locomotion pour les vertébrés serpentiformes et son efficacité dépend de sa longueur et du nombre de segments articulés. L'augmentation de ce nombre repose sur un « emballement » de l'horloge qui produit les somites à partir d'un bourgeon de mésoderme situé dans la queue de l'embryon. La fréquence du rythme de cette production est quatre fois plus haute chez un serpent que chez la souris (Woltering 2012). Le dernier contingent postérieur de gènes homéotiques, Hox 13, semble avoir perdu son rôle de signal de fin du processus. De plus, l'ensemble des gènes Hox ont apparemment perdu leur capacité à régionaliser les somites, d'où une relative homogénéité dans la forme des vertèbres. En revanche, le facteur morphogénétique qui relierait la multiplication somitique à la réduction des membres reste inconnu. S'agit-il de l'acide rétinoïque ? Dans quelle mesure les prolongements somitiques gagnant l'ébauche des membres (Raynaud et Vasse 1968) constituent ce lien, en supposant une déficience somitique dans l'induction à la formation de la crête apicale du bourgeon appendiculaire (Gasc 1970) (car plus les somites produits sont nombreux plus ils sont pauvres en cellules) ? La question reste ouverte.

3.8. Et la tête

Les métazoaires bilatériens, qu'ils soient visiblement segmentés ou non, sont fortement polarisés par la concentration au pôle antérieur des organes d'information et de prise de nourriture, c'est-à-dire au niveau du front pionnier de l'être vivant vis-à-vis de l'environnement. Selon cette définition, la présence d'une tête est très générale et ce trait morphologique a été appelé « céphalisation ». Cependant, les formes et les processus formateurs sont différents selon les phylums de bilatériens (Gasc 2004). Chez les mollusques, on rencontre deux extrêmes : les céphalopodes, seiches, pieuvres et calmars, qui paraissent tout tête, et les lamellibranches, huîtres et moules, qui ont perdu la leur. La tête des arthropodes est complexe et résulte de la coalescence de segments, avec des appendices spécialisés. La transformation est plus nette chez les insectes, criquets, mouches ou papillons : les pièces buccales peuvent former des outils broyeurs, lécheurs ou suceurs. Il s'agit de l'effet d'un programme particulier du complexe homéotique. Le cas des vertébrés se présente différemment. La portion antérieure de la tête se forme en avant de l'extrémité de la corde, et les structures initiales du crâne, boîte qui caractérise cette lignée appelée « crâniates », ne montrent pas de segmentation. Pourtant, une double segmentation est apparente en avant de l'appareil de l'audition : ventralement au niveau du pharynx par la répétition de poches branchiales (branchiométrie) et dorsalement au niveau du système nerveux central dans le futur cerveau (rhombomérie) et dans la séquence des nerfs crâniens.

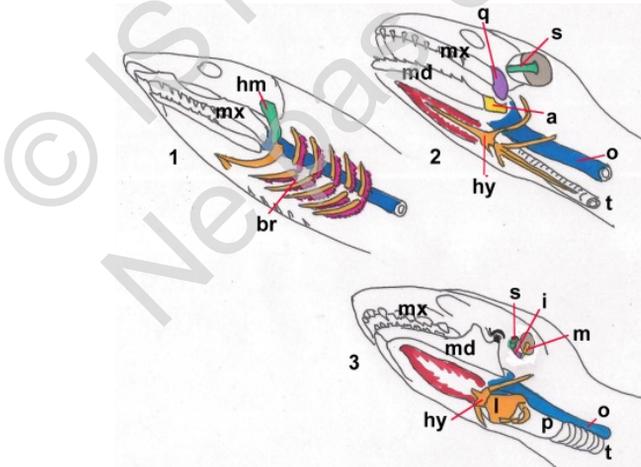


Figure 3.7. Transformation de l'appareil hyobranchial. 1 : respiration aquatique ; 2 : tétrapode aérien ; 3 : mammifère ; a : articulaire ; br : branchies ; hm : hyomandibulaire ; hy : hyoïde ; i : enclume ; m : marteau ; o : œsophage ; q : carré ; s : étrier ; t : trachée

Des structures essentielles sur le plan fonctionnel et ayant eu une incidence sur la diversité des formes de vertébrés reposent ainsi sur le principe des modules. Au cours du développement, des cellules issues des crêtes ectodermiques du sillon formant le futur axe nerveux (crêtes neurales) (Le Douarin 1982) migrent vers l'intérieur en suivant des trajets segmentaires et, par leur association avec les éléments du mésoderme, donnent naissance à l'essentiel du squelette viscéral, ou hyobranchial (Gasc 1967). À partir de ce matériau comprenant os, muscles, vaisseaux sanguins et nerfs, l'évolution a bricolé des appareils propres à chacun des grands groupes de vertébrés : corbeille branchiale des vertébrés à respiration aquatique, mâchoires et appareil hyoïdien de ceux qui respirent l'air ambiant. De la corbeille branchiale des agnathes qui ont peuplé les mers de l'ère primaire, et dont les seuls représentants actuels sont les myxines marines et les lamproies fluviales, aux mâchoires des mammifères adaptées aux divers régimes alimentaires, c'est un fantastique carnaval de formes qui est issu d'un bricolage et de quelques innovations. Les mâchoires, suspendues sous la boîte crânienne ou fermement soudées à elle (Schmalhausen 1924), se forment à partir des éléments du premier segment ou arc mandibulaire. Elles sont innervées par le 5^e nerf crânien, le trijumeau. Tant que les vertébrés vivent dans ce milieu, les arcs suivants constituent l'appareil assurant la capture de l'oxygène dissout dans l'eau : les branchies. Le passage à une respiration aérienne s'accompagne de la formation de poches pulmonaires à partir de diverticules ventraux du tube digestif, où s'effectuent les échanges gazeux. Ceci réduit le rôle des arcs branchiaux, observation faite chez les dipneustes ou « poissons à poumons ». Leur matériau est « recyclé » dans d'autres fonctions. L'expansion en milieu continental a modifié les conditions de prise de nourriture. Il n'est plus question d'aspirer les proies, mais de les saisir puis de les transporter à l'intérieur de la cavité buccale jusqu'au carrefour avec les voies aériennes. Tel est le rôle des structures qui suivent l'arc mandibulaire en formant l'os hyoïde et les cartilages du larynx, sous le contrôle des 7^e, 9^e et 10^e nerfs crâniens. Le bricolage s'est aussi poursuivi à l'air libre par le passage de la charnière entre les parties supérieure et inférieure des mâchoires dans la sphère fonctionnelle de l'audition. Les vibrations sonores sont concentrées par une baguette osseuse, le stapes ou étrier, entre la membrane du tympan, qui est une innovation, et la fenêtre ovale, ouverture vers les récepteurs nerveux de l'oreille interne. L'embryologie a montré que cet os dérivait d'une pièce assurant chez les aquatiques la liaison entre arc mandibulaire et arc hyoïdien (hyomandibulaire) (Schmalhausen 1924). La transformation s'accroît dans la lignée des therapsidés. On a pu la suivre chez les fossiles pendant plusieurs millions d'années, jusqu'aux premiers mammifères (Benton 1997). C'est toute la charnière des mâchoires de type reptilien entre l'articulaire en bas et le carré en haut qui devient marteau (articulaire) et enclume (carré), complétant ainsi la chaîne des osselets de l'oreille moyenne (voir figure 3.7). Parallèlement, la musculature mobilisant les mâchoires se modifie, change d'orientation

et libère des contraintes mécaniques la charnière ancienne. Des dents complexes apparaissent permettant un engrenage, un articulé constituant un nouveau pivot (Bramble 1978). Une nouvelle articulation (temporo-mandibulaire) se forme entre l'os dentaire de la mandibule formant le condyle et l'os squamosal de la boîte crânienne qui le reçoit. Pour des raisons évidentes de fonctionnalité, les deux articulations ont subsisté en parallèle pendant une très longue période.

Ainsi, déchiffrer la forme d'un être vivant, c'est rechercher la place qu'elle tient dans les conditions de sa survie, sonder les archives de son histoire et dérouler les mécanismes responsables de sa construction. C'est seulement à la lumière de cette triade de recherches que l'on peut espérer comprendre la réalité de toute forme.

3.9. Bibliographie

- Abdel-Aal, H.A. (2018). Surface structure and tribology of legless squamate reptiles. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, 79, 354–398.
- Benton, M.J. (1997). *Vertebrate Palaeontology*. Chapman & Hall, Londres.
- Boisvert, C.A. (2005). The pelvic fin and girdle of Panderichthys and the origin of tetrapod locomotion. *Nature*, 438, 1145–1147.
- Bramble, D.M. (1978). Origin of the mammalian feeding complex: Models and mechanisms. *Paleobiology*, 4, 271–301.
- Bucher, D., Anderson, P.A.V. (2015). Evolution of the first nervous system – What can we surmise?. *The Journal of Experimental Biology*, 216, 501–503.
- Buss, L.W. (1987). *The Evolution of Individuality*. Princeton University Press, Princeton.
- Clark, R.B. (1964). *Dynamics In Metazoan Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Cohn, M.J., Tickle, C. (1999). Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature*, 399, 474–479.
- Deutsch, J. (2012). *Le gène. Un concept en évolution*. Le Seuil, Paris.
- Duboule, D., Morata, G. (1991). Colinearity and functional hierarchy among genes of the homeotic complexes. *Trends Genet.*, 10, 358–364.
- Focillon, H. (1996). *Vie des formes*. 6^e édition. PUF, Paris.
- Foucault, M. (1966). *Les mots et les choses*. Gallimard, Paris.
- Gans, C. (1975). Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. *Am. Zool.*, 15, 455–467.

- Gasc, J.-P. (1967). Squelette Hyobranchial. Dans *Traité de Zoologie*, tome 16, Grassé P.-P. (dir.). Masson, Paris, 550–583.
- Gasc, J.-P. (1970). Réflexions sur le concept de « régression » des organes. *Revue des questions scientifiques*, 141, 2, 175–195.
- Gasc, J.-P. (2004). *Histoire naturelle de la tête. Leçon d'anatomie comparée*. Vuibert, Paris.
- Gasc, J.-P. (2006). Form, function, transformation. *C. R. Palevol*, 5, 489–498.
- Gasc, J.-P. (2013). Le dilemme de Cuvier : reconstituer les histoires de vie ou découvrir l'histoire de la vie. *Revue de Paléobiologie*, 32, 2, 3303–314.
- Gasc, J.-P., Renous, S. (1989). Les données ontogéniques peuvent-elles expliquer l'origine évolutive des squamades apodes ?. Dans *Ontogénèse et évolution. Colloque international CNRS, Geobios*. Lyon, 173–186.
- Gasc, J.-P., Renous, S., Diop, A. (1982). Structure microscopique de l'épiderme palmaire du saurien *coleodactylus amazonicus* (Andersson 1918) (sphaerodactylinae), comparée à celle de l'épiderme des feuilles de la litière, substrat locomoteur de l'animal. *Comptes Rendus – Académie Sciences Paris*, 294, 169–174.
- Gayon, J. (2005). De la biologie comme science historique. *Les Temps modernes*, 630–631, 55–67.
- Gould, S.J. (1989). *Wonderful Life*. Norton and Company, Londres/New York.
- Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der Organismen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformite Descendent Theorie*. G. Reimer, Berlin.
- Haeckel, E. (1898). *Kunstformen der Natur*. Bibliographisches Institut, Leipzig.
- Kardong, K.V. (1998). *Vertebrates, Comparative Anatomy, Function, Evolution*. WCB McGraw-Hill, Boston.
- Laurin, M. (2011). Paleontological evidence : origin and early evolution of limbed vertebrates. Dans *How vertebrates moved onto land*, Bels, V., Casinos, A., Davenport, J., Gasc, J.-P., Jamon, M., Laurin, M. Renous, S. (dir.). Publications scientifiques du Muséum, Paris.
- Le Douarin, N. (1982). *The Neural Crest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Le Guyader, H. (1998). *Geoffroy Saint-Hilaire*. Belin, Paris.
- Maurel, M.C. (1994). *Les origines de la vie*. Syros, Paris.
- Minelli, A. (2003). *The Development of Animal Form*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Panganiban, G., Irvine, S.M., Lowes, C., Roehl, H., Corley, L.S., Sherdon, B., Grenier, J.K., Fallon, J.F., Kimble, J., Walker, M., Wray, G.A., Swalla, B.J., Martindale, M.O., Carroll, S.B. (1997). The origin and evolution of animal appendages. *Proc. Natl. Sci. USA*, 94, 5162–5166.
- Pourquié, O. (2001). The Vertebrate segmentation clock. *Journal of Anatomy*, 169–175.
- Raynaud, A., Vasse, J. (1968). Les relations entre les somites et les ébauches des membres antérieurs, chez l'embryon d'orvet (*anguis fragilis* L.). *Archives. Anatomie, microscopique. Morphologie Expérimentale*, 57, 227–254.
- Renous, S., Gasc, J.P. (2011) Terrestrial locomotion of lower extant vertebrates. Dans *How vertebrates moved onto land*, Bels, V., Casinos, C., Davenport, J., Gasc, J.-P., Jamon, M., Laurin, M., Renous, S. (dir.). Publications scientifiques du Muséum, Paris, 129–170.
- Schmalhausen, I.I. (1924). *Origine des vertébrés terrestres*. Nauka, Moscou.
- Schmitt, S. (2004). *Histoire d'une question anatomique : la répétition des parties*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Vaçulik, A., Kounda-Kiki, C., Sarthou, C., Ponge, J.-F. (2004). Soil invertebrate activity in biological crusts on tropical inselbergs. *European Journal Soil Science*, 55, 539–549.
- Wada, H., Garcia-Fernandez, J., Holland, P.W.H. (1999). Colinear and segmented expression of amphioxus Hox genes. *Developmental Biology*, 213, 131–141.
- Wagner, G.P. (1996). Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *American Zoologist*, 36, 36–43.
- Wainwright, S.A., Biggs, W.D., Currey, J.D., Gosline, J.M. (1976). *Mechanical Design in Organisms*. Princeton University Press, Princeton.
- Weibel, E.R., Taylor, C.R., Bolis, L. (1998). *Principles of Animal Design*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Woltering, J.M. (2012). From Lizard to Snake ; Behind the Evolution of an Extreme Body Plan. *Current Genomics*, 13, 289–299.

© ISTE Editions
Ne pas diffuser