

LA TERRE ET LA VIE

REVUE MENSUELLE D'HISTOIRE NATURELLE

4^e Année. — N^o 9

Septembre 1934

L'HISTOIRE DU TISSU OSSEUX

par

JEAN PIVETEAU

On n'a guère tenté jusqu'ici de reconstituer l'histoire du tissu osseux, ce tissu si éminemment caractéristique des animaux vertébrés, que par des considérations théoriques appuyées sur l'embryogénie des espèces vivantes. Comme, au cours du développement, le cartilage se forme avant l'os, et comme les Vertébrés actuels les plus simples sont dépourvus de tissu osseux, on a conclu que l'os était une formation tardive et

que les premiers représentants des Vertébrés avaient eu un squelette mou, cartilagineux.

Les progrès remarquables de la Paléontologie au cours de ces dernières années ne pouvaient manquer de fournir, sur cet important sujet, des données nouvelles; ils ont même, comme nous allons le montrer, entièrement modifié l'aspect du problème: le tissu osseux nous apparaît maintenant comme très ancien: il

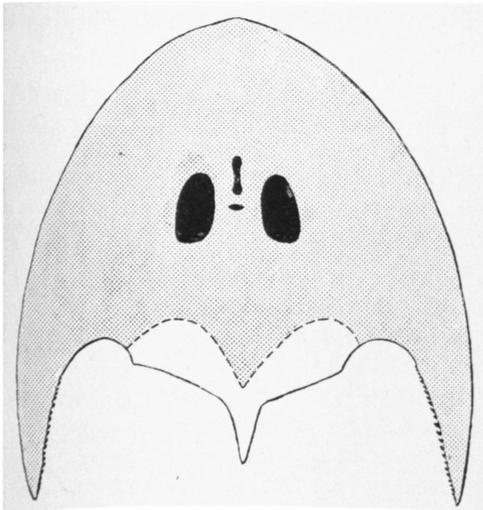


Fig. 1. — Bouclier céphalique d'un Céphalaspidé avec endosquelette (en grisé) et exosquelette ossifiés (STENSTÖ).

Entre les deux orbites, on observe la narine externe allongée et le trou pariétal.

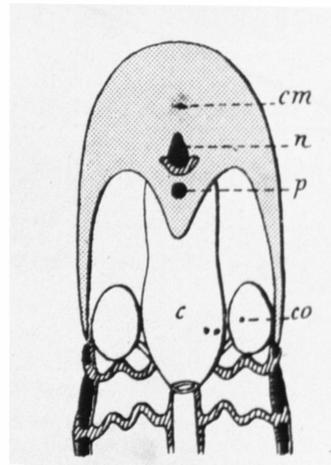


Fig. 2. — Endosquelette de la tête et de la région branchiale d'une larve de Lamproie (GASKELL).

cm, cartilage muqueux (en grisé); n, narine; p, trou pinéal; c, cavité cérébrale; co, capsule otique.

remonte sans doute à l'aurore de l'histoire des Vertébrés, et les espèces vivantes au squelette cartilagineux ne peuvent plus être considérées comme des formes primitives, mais comme des formes en régression.

Si nous suivons, en effet, l'histoire des principaux types de Vertébrés inférieurs, nous retrouvons toujours, au point de départ de chaque série, des formes plus ossifiées qu'au point d'aboutissement. Nous pouvons voir en outre assez facilement, par quel processus s'est faite la régression du tissu osseux, et proposer au moins des hypothèses sur le mécanisme de ce fait biologique.

Les plus anciens Vertébrés constituent le groupe des OSTRACODERMES, animaux sans mâchoires différen-

ciées, qui ont vécu du Silurien supérieur au Dévonien moyen, ayant atteint leur maximum de variété et de diversité à la fin des temps siluriens et au début des temps dévoniens (période downtonienne).

Grâce aux beaux travaux de M. Stensiö, nous avons maintenant une idée très complète de la structure de ces Vertébrés, en même temps que leur position systématique se trouve désormais bien définie.

Par leur organe olfactif impair, l'absence de mâchoires individualisées, le dessin de leurs canaux sensoriels aux éléments transverses nombreux, la présence de deux canaux semi-circulaires, les Ostracodermes se rangent auprès des Cyclostomes. L'analogie peut être poussée plus loin. Les uns, auxquels on doit réserver le nom de *Céphalaspidomorphes*

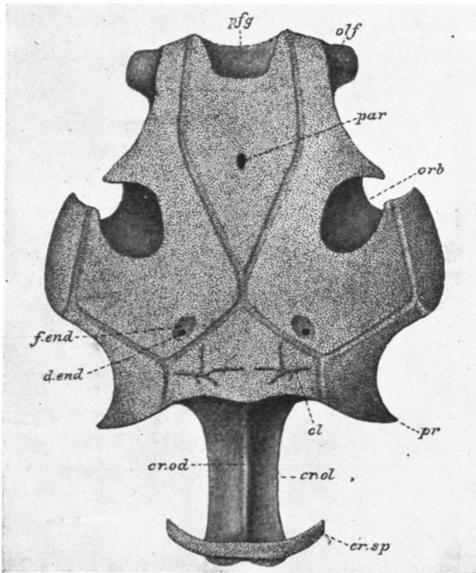


Fig. 3. — Crâne primordial ossifié d'un Placoderme de l'ordre des Arthrodermes le *Macropetalichthys rapheidolabis* (STENSIÖ).

olf. capsule olfactive ; orb. orbite ; par. trou pinéal ; f.end et d.end, fosse et conduit endolymphatiques ; cl, canal sensoriel ; cr.sp. crête spino-occipitale.

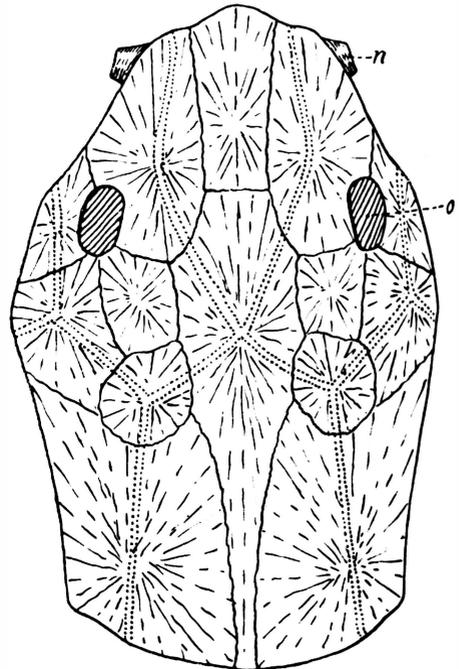


Fig. 4. — Crâne dermique de *Macropetalichthys rapheidolabis* (STENSIÖ).

n. narine ; o, orbite.

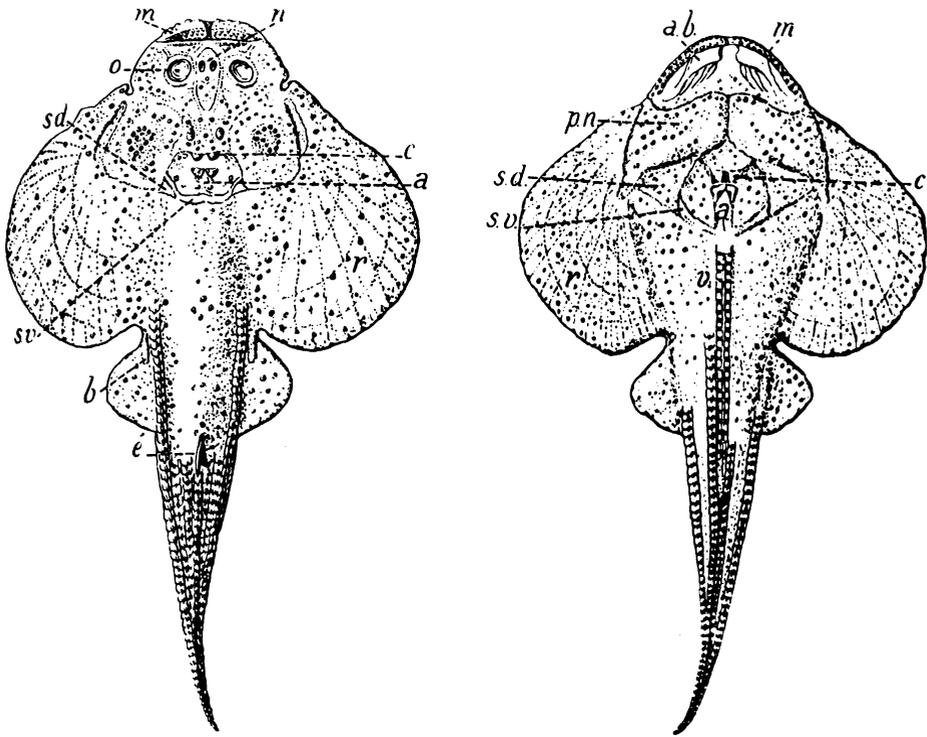


Fig. 5. — *Gemuendina Stürtzi* du Dévonien de la Prusse rhénane (BROILI).
Vues dorsale et ventrale.

m. mâchoires ; *n.* narines ; *o.* œil ; *pn.* plaque portant la nageoire pectorale ; *c.* condyle ; *a.* portion antérieure non segmentée de la colonne vertébrale ; *v.* portion postérieure segmentée de la colonne vertébrale ; *sd.* *sv.* portion de ceinture pectorale ; *b.* ceinture pelvienne ; *é.* épine caudale.

(Anaspidés et Céphalaspidés), appartiennent au groupe des Lamproies ; les autres, ou *Ptéraspidomorphes* (Hétérostracés et Palæospondylidés), au groupe des Myxines.

Si nous considérons plus particulièrement les Céphalaspidés (mais tout ce que nous allons dire à leur sujet s'appliquerait également aux autres Ostracodermes), nous voyons qu'ils sont en particulier caractérisés par le grand développement du squelette céphalique, formé d'un exosquelette de nature dermique, et d'un endosquelette à ossification de cartilage ou enchondrale, les deux étroitement liés (fig. 1).

Exosquelette et endosquelette sont nettement plus développés dans les genres du Silurien supérieur et du Dévonien inférieur que dans ceux du Dévonien moyen. Les Céphalaspidés constituent donc, au point de vue de l'ossification, une série régressive.

Si nous considérons maintenant une larve de Lamproie (*Petromyzon*), nous voyons, formant une sorte de voûte au-dessus de la portion antérieure de la tête, et descendant latéralement, une plaque cartilagineuse (*muco-cartilage*, fig. 2). Par sa position et ses relations avec les organes avoisinants (cerveau, organe auditif, yeux, organe olfactif, portion

céphalique de la notocorde, pronéphros etc.), par son contour général, ce muco-cartilage de la Lamproie est l'homologue du bouclier céphalique des Céphalaspides. Nous avons alors, au point de vue de la régression de l'ossification, une série très suggestive : bouclier céphalique osseux chez les Céphalaspides diminuant au cours des périodes géologiques ; plaque cartilagineuse chez la larve de Lamproie, qui disparaît au cours de la métamorphose aboutissant à la forme adulte.

On a pendant longtemps confondu avec les Ostracodermes, sous le nom vague de « Poissons cuirassés », des animaux revêtus d'une forte armure dermique et à endosquelette bien développé (fig. 3 et fig. 4) qui ont vécu dans les lagunes aux eaux saumâtres de la période dévonienne. Le nom de PLACODERMES doit leur être réservé. Ce sont de véritables Poissons. Les travaux classiques de

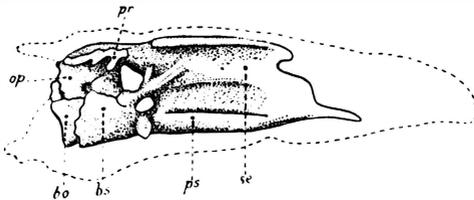


Fig. 6. — Crâne primordial ossifié de *Palæogyrinus*. Le trait discontinu correspond au contour du crâne dermique (WATSON, in ROMER).

op, opisthotique ; *pr*, prootique ; *bo*, basi-occipital ; *bs*, basisphénoïde ; *ps*, paraspheinoïde ; *se*, sphénothmoïde.

M. Stensiö sur ce groupe ont démontré, en effet, que les Placodermes sont pourvus de mâchoires de même type que les Vertébrés gnathostomes, avec palatocarré et cartilage de Meckel. Les études du même auteur ont nettement établi les affinités des Placodermes et des

Elasmobranches cartilagineux, les premiers pouvant être considérés comme plus ou moins voisins des formes ancestrales des seconds.

Nous assistons donc, dans le groupe Placodermes + Elasmobranches, comme dans celui des Ostracodermes, à une régression des tissus osseux. On connaît d'ailleurs quelques formes qui, par la réduction moyenne de leur squelette, constituent, au moins à ce point de vue, une transition entre Placodermes et Elasmobranches. Le genre *Gemuendina* (fig. 5), du Dévonien inférieur de la Prusse rhénane, aux caractères extérieurs de Raie, conserve sur le crâne un reste de l'armure des Arthrodires. *Cratoste-luche*, du Carbonifère de Belgique, présente des analogies avec les Requins, mais la voûte légèrement ossifiée de son crâne montre une disposition assez voisine de celle d'un Arthrodire, le *Dinichthys*.

D'autres Elasmobranches, les Acanthodidés ont eu certainement un squelette ossifié. Leur tissu osseux (comme probablement d'ailleurs celui de beaucoup de Vertébrés inférieurs), offre une structure très simple : absence de canaux de Havers, de lamelles, d'espaces cellulaires, ce qui, pendant longtemps, en a fait méconnaître la nature véritable.

De même, et dans un ordre de faits comparables, on observe, dans les formes les plus anciennes d'Holocéphales (*Myriacanthus* du Lias, par exemple), des plaques osseuses bien développées, alors que les Chimères actuelles sont entièrement cartilagineuses.

Ainsi, la série Placodermes-Elasmobranches, dans ses diverses subdivisions zoologiques, nous montre la même régression du tissu osseux, au cours de son histoire, que les Ostracodermes.

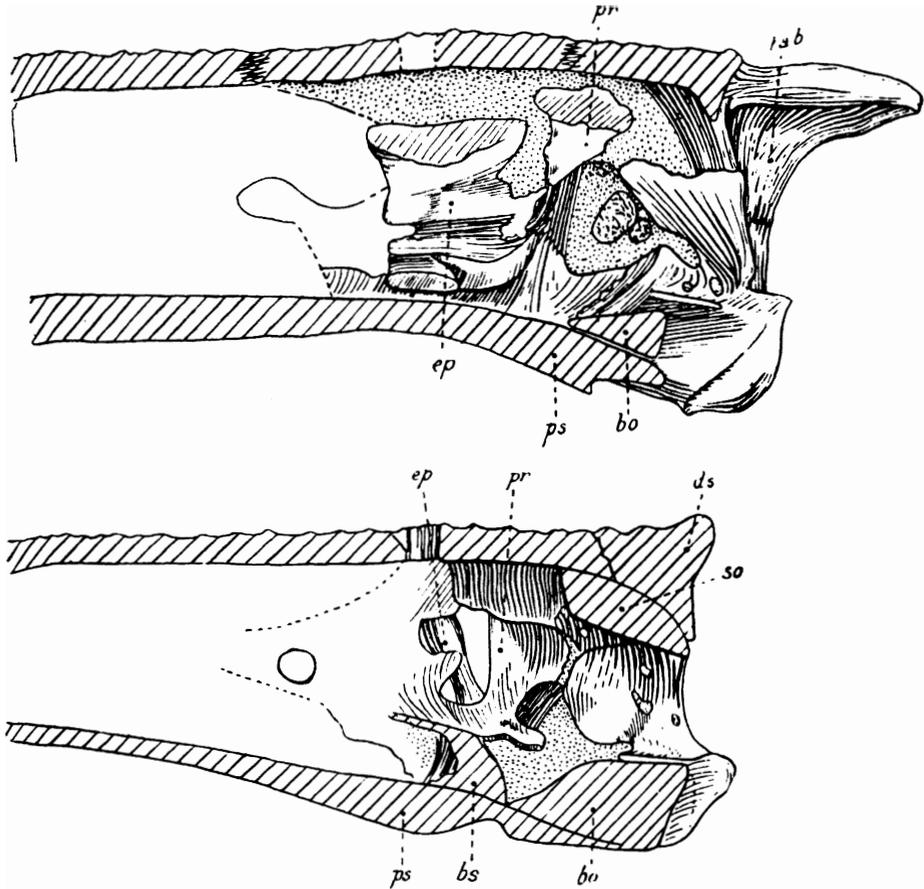


Fig. 7. — Variations de l'ossification dans les régions otique et occipitale entre un Labyrinthodonte permien (*Eryops*, en bas) et un Labyrinthodonte triasique (*Capitosaurus*, en haut) (d'après WATSON).

bo, basi-occipital : *bo*, basi-sphénoïde (il n'est pas ossifié dans *Capitosaurus*) ; *ep*, épitérygoïde ; *ps*, parasphénoïde ; *tab*, tabulaire ; *so*, supra-occipital ; *ds*, dermo-supra-occipital (ces deux derniers os ne sont pas ossifiés chez les *Capitosaurus*).

Toutes les recherches récentes sur les autres ordres de Poissons conduisent à des conclusions semblables.

Le crâne primordial des Dipneustes, bien ossifié dans les genres dévoniens (*Scaumenacia*, *Dipterus*), l'est à peine dans les formes carbonifères ou post-carbonifères. Le *Ceratodus* présente plusieurs points d'ossification dans la région occipitale chez une espèce du Lias : il n'y en a plus qu'un seul chez l'espèce actuelle.

Dans le groupe des Crossoptéry-

giens, une famille à grande longévité, celle des Coelacanthidés, montre d'une manière particulièrement nette le processus de réduction du tissu osseux. Chez un genre dévoniens, *Diplocercides*, le neurocrâne primordial est relativement bien ossifié ; chez les formes post-dévoniennes, il est formé en grande partie de cartilage, l'os étant limité à quelques points isolés.

La régression du tissu osseux s'observe aussi dans les familles d'Acti-

noptérygiens, dont l'étude a été suffisamment poussée. Chez les Paléoniscidés, les genres triasiques sont moins ossifiés que les genres permien, qui le sont moins eux-mêmes que les genres carbonifères.

Chez les Saurichthyidés, les formes du Trias sont généralement assez bien ossifiées; celles du Jurassique ont perdu à peu près complètement tout tissu osseux. Il en est de même des Pholidopleuridés.

De cette revue sommaire des principaux groupes de Vertébrés inférieurs, nous pouvons donc conclure que, dans une série déterminée, il y a régression du tissu osseux (qu'il s'agisse d'os de cartilage ou d'os dermiques) des formes les plus anciennes aux formes les plus récentes.

Le passage de la vie aquatique à la vie aérienne constitue une des phases principales de l'histoire des Vertébrés. Dans ce nouvel habitat, qui implique une physiologie toute différente, nous observons le même mode d'évolution du tissu osseux. Nous n'envisagerons d'ailleurs que le cas des Amphibiens, seuls Vertébrés terrestres dont les types fossiles se prêtent facilement à une telle étude.

Les représentants les plus primitifs du grand groupe des LABYRINTHODONTES, rangés sous le nom d'Embolomères, sont des animaux à crâne bien ossifié. Dans le genre *Palæogyrinus* (fig. 6), par exemple, du Carbonifère d'Angleterre, la cavité cérébrale, correspondant au crâne primordial, est entièrement ossifiée. Un crâne dermique à peu près continu recouvre le crâne primordial. Les Labyrinthodontes permien, comme *Eryops*, ont un crâne nettement moins ossifié que *Palæogyrinus*. Un

Labyrinthodonte du Trias inférieur, comme *Capitosaurus*, diffère d'*Eryops*, au point de vue de l'ossification, par les caractères suivants (fig. 7 et 8) :

1° réduction de l'ossification du basisphénoïde et du basioccipital, celui-ci ne prenant plus part à la formation du condyle. Le condyle, triple chez *Eryops*, est par suite double chez *Capitosaurus*.

2° il n'y a plus d'ossification du supra-occipital.

3° le prootique et le paroccipital se réduisent.

4° sur la voûte palatine, les vides inter-ptérygoïdiens s'élargissent considérablement.

5° alors que dans *Eryops*, la région otique est ossifiée en une masse continue, qui abrite les canaux semi-circulaires, dans *Capitosaurus*, cette même région demeure formée, en grande partie, par du cartilage.

Avec les Labyrinthodontes de la fin du Trias, le processus de réduction de l'ossification s'accroît. Dans *Cyclotosaurus*, par exemple, le basioccipital, très réduit, demeure cartilagineux; le basisphénoïde a complètement disparu, les espaces inter-ptérygoïdiens s'élargissent de plus en plus (fig. 8). Il n'y a également plus de supra-occipital dans les genres *Metoposaurus* et *Anachisma*, comparable à ce point de vue aux Amphibiens actuels. Aucune ossification ne se forme dans leur région otique.

Dans un autre grand groupe de Stégocéphales, celui des Phyllospondyles, animaux de petite taille ayant le port et l'allure des Salamandres, on observe la même réduction du tissu osseux. Le crâne d'un type évolué comme *Branchiosaurus*, du Permien, est beaucoup moins ossifié

que celui d'un type primitif, comme *Eugyrinus*, du Carbonifère. Le premier se trouve au même stade qu'un Labyrinthodonte du Trias supérieur, le second correspond à un Labyrinthodonte du Permien.

d'une manière un peu spéciale que nous observons aussi chez l'Esturgeon actuel. Mais, chez ce dernier, le phénomène se déroule d'une façon anormale et n'aboutit pas à l'ossification.

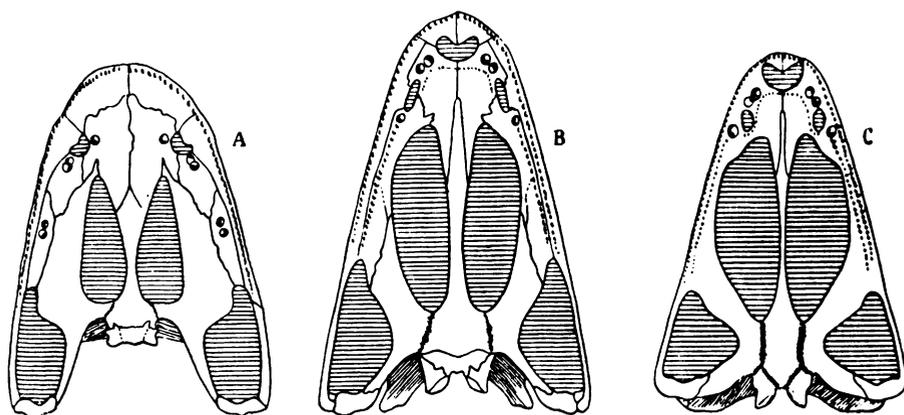


Fig. 8. — Réduction des éléments osseux de la voûte palatine, du Permien au Trias supérieur, chez les Stégocéphales (Watson).

A, *Eryops*, du Permien ; B, *Capitosaurus*, du Trias inférieur ; C, *Cyclotosaurus*, du Trias supérieur.

Tous les faits que nous venons de passer en revue relativement à l'histoire du tissu osseux chez les Vertébrés inférieurs ne concernent que le crâne. L'étude des ceintures nous conduirait à des conclusions analogues : il y a, par exemple, réduction au cours des temps des éléments dermiques et de cartilage dans la ceinture pectorale des Chondrostéens ; de même, la ceinture pectorale est plus développée chez les Stégocéphales du Permien que chez ceux du Trias.

La colonne vertébrale paraît également suivre, dans son évolution, les mêmes lois. On a pu étudier, d'une façon précise, la formation des corps vertébraux chez un Poisson Chondrostéen, *Australosomus*, du Trias de Madagascar et du Groënland. L'ossification des vertèbres s'y fait

Après cette revue sommaire des données paléontologiques montrant que l'évolution des Vertébrés inférieurs s'est déroulée dans le sens d'une régression du tissu osseux, il serait d'un très grand intérêt de donner une explication de ce fait si curieux et en somme assez inattendu.

C'est ce que nous allons tenter maintenant, en présentant d'ailleurs les considérations qui vont suivre non pas même comme des hypothèses, mais sous forme de simples suggestions.

Il faut immédiatement écarter toute analogie avec certains faits pathologiques comme le rachitisme. Un rapprochement s'impose, au contraire, avec les phénomènes de *néoténie*, c'est-à-dire les cas où les traits juvéniles de la forme ancestrale per-

sistent. dans l'âge adulte, chez le descendant.

Il est à peu près certain que le tissu osseux des Vertébrés paléozoïques a traversé les mêmes phases de développement que le tissu

cents. par une multiplication du nombre des plaques osseuses. Or on sait que les points d'ossification de l'embryon, à cause de la fusion des éléments auxquels ils donnent naissance, sont plus nombreux que les

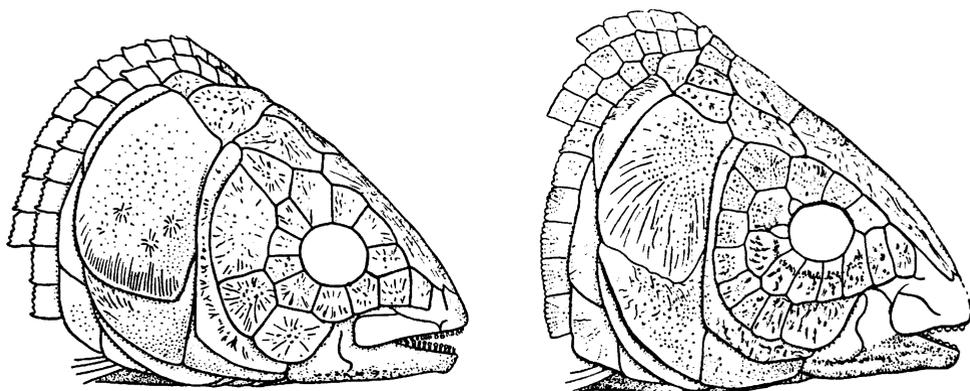


Fig. 9. — Evolution des éléments osseux dermiques chez les *Lepidotus*.
A gauche, *L. minor*, du Lias ; à droite, *L. Mantelli*, du Jurassique supérieur.
On remarquera la multiplication des éléments osseux chez *L. Mantelli*.

osseux des Vertébrés actuels. Par suite, les Vertébrés cartilagineux vivants ou fossiles que l'on rattache à des types plus anciens et mieux ossifiés, correspondent, à ce point de vue, dans leur âge adulte, à un stade juvénile de ces derniers.

Considérons d'abord le cas de l'ossification de cartilage ou enchondrale. Chez les Poissons actuels cartilagineux, Esturgeon, Polyodon, le crâne primordial commence à s'ossifier dans les sujets très âgés, ce qui paraît bien indiquer que le tissu osseux pourrait toujours apparaître, si le développement ontogénique était plus long.

Considérons ensuite le cas de l'ossification dermique. Sa régression se manifeste le plus souvent, des types les plus anciens aux plus ré-

os de l'adulte. Ainsi la régression du tissu osseux d'origine dermique a pour résultat de donner aux types adultes une apparence embryonnaire. L'histoire des Ostracodermes de la famille des Paléaspides et des Poissons du genre *Lepidotus* (fig. 9) est particulièrement démonstrative à cet égard.

En somme, tout se passe comme s'il y avait eu, au cours des temps géologiques, diminution relative de la vitesse de développement du corps ou *soma*, par rapport à celle des glandes sexuelles ou *germen* ; par suite, au cours de l'ontogenèse, le corps du descendant ne peut atteindre, à cause d'une maturité sexuelle plus précoce, une ossification aussi complète que le corps de l'ancêtre.

