

# Ontogenèse et hominisation : le point de vue de l'embryologiste

Stéphane LOURYAN

---

## Résumé

La théorie de la récapitulation de Haeckel a suscité nombre de travaux célèbres dans le domaine de l'embryologie comparée. Cependant, il apparaît que cette loi ne constitue pas un modèle valable de l'évolution biologique. Le phénomène de néoténie (ou pædomorphisme) réalise en revanche un paradigme utile à la confrontation entre ontogenèse et hominisation. La connaissance des gènes du développement (les gènes à homéoboxes) et de leurs mutations peut nous aider à formuler quelques hypothèses embryologiques relatives au phénomène de macroévolution. Malheureusement, de nombreuses questions demeurent sans réponse.

## Abstract

*The Haeckel's theory of recapitulation has been at the origin of various famous works on comparative embryology. However, it appears that this law does not represent a valuable model of biological evolution. The phenomenon of neoteny (or pædomorphosis) is a most useful paradigm to understand the close relationships between ontogenesis and hominisation. Knowledge of the genes of development (the homeobox genes) and their mutations may provide interesting ideas to understand macroevolution at the embryological point of view. Unfortunately, numerous questions remain to be solved.*

## 1. THÉORIE DE LA RÉCAPITULATION ET ÉVOLUTION

Formulée par Haeckel en 1866, la théorie de la récapitulation (loi biogénétique fondamentale) a longtemps constitué un dogme en biologie, et il n'est pas rare de la rencontrer encore de nos jours présentée sans critique dans l'un ou l'autre ouvrage scolaire. Frappé en effet par la ressemblance des divers embryons de vertébrés aux stades initiaux de leur développement, et particulièrement par l'existence d'un appareil branchial temporaire chez des embryons dont le stade adulte est dépourvu de branchies (Reptiles, Oiseaux, Mammifères), Haeckel a postulé que la succession des phases de l'ontogenèse représente une récapitulation sous forme abrégée et accélérée de la succession des formes ancestrales au cours de la phylogenèse. Cette théorie a connu son heure de gloire, et nul doute qu'elle a suscité nombre de travaux dans le domaine passionnant que constitue l'embryologie comparée. Les résultats de ces différents travaux ont cependant eux-mêmes contribué à démontrer les abus et les erreurs de la théorie proposée par Haeckel. L'observation attentive du système branchial embryonnaire des vertébrés terrestres, par exemple, nous montre qu'il ne s'établit jamais de communication entre les sillons branchiaux ectoblastiques et les poches endoblastiques correspondantes, au contraire de ce qui se produit chez les Poissons, où une telle communication est nécessaire à la genèse de branchies fonctionnelles. De surcroît, ces structures évoluent chez les embryons de vertébrés

supérieurs vers de nouveaux dérivés, qui n'ont plus rien de commun avec les branchies. Citons par exemple le conduit auditif externe, le tissu amygdalien, le thymus, les glandes parathyroïdes.

D'autres exemples aussi démonstratifs peuvent aussi être exhibés.

L'examen des données de cet ordre permet de conclure à un phénomène bien différent de ce qu'avait énoncé Haeckel, à savoir que l'ensemble des embryons de vertébrés possèdent un plan d'organisation similaire, et qu'à partir de ce schéma de base se développent des dérivés potentiellement différents selon les espèces. L'évolution opère ainsi par la modification de la destinée d'une ébauche primordiale au cours de l'ontogenèse. À titre d'exemple on sait depuis longtemps que le marteau et l'enclume, osselets de l'oreille mammalienne, sont les équivalents de l'articulaire et du carré, os de la suspension de la mâchoire chez les Reptiles. L'analyse de jeunes embryons de Reptiles et de Mammifères permet de démontrer l'aspect quasi superposable des ébauches primordiales de ces deux ensembles de structures dans les deux classes, en dépit des millions d'années qui les séparent (Louryan, 1989).

D'autres arguments à l'encontre de la théorie de Haeckel ont été soulevés. D'un point de vue plus général, Gould (1992) note que le fondement majeur de la théorie de la récapitulation repose sur la notion lamarckienne d'adjonction à l'ontogenèse de modifications apportées au cours de la vie adulte, concept difficilement compatible avec une vue darwinienne de l'évolution.

## 2. PÆDOMORPHISME, NÉOTÉNIE ET HÉTÉROCHRONIE

Les données de la paléontologie humaine qui s'accumulent progressivement au cours de la première moitié du vingtième siècle ont permis à Garstang (1922), Bolk (1926), cité par De Beer (1948), de formuler une nouvelle théorie qui semble ne s'être imposée que très progressivement (Gould, 1992). La comparaison des crânes humains adultes avec des crânes juvéniles ou fœtaux de primates permet en effet d'observer maintes ressemblances, ce qui mène à la notion que l'aspect du crâne d'*Homo sapiens* pourrait évoquer un stade simien juvénile : l'hominisation réalisant ainsi un « ralentissement » de l'ontogenèse crânienne et un arrêt de celle-ci au stade infantile. C'est donc ici le descendant adulte qui ressemble à l'ancêtre embryonnaire. Cette théorie, appelée néoténie ou pædomorphisme s'est progressivement imposée comme plus féconde que la théorie de la récapitulation, et connaît encore actuellement de nombreux développements. Ainsi, on considère que l'évolution de l'espèce humaine se caractérise par un double phénomène de néoténie et d'hypermorphose (Chaline *et al.*, 1986). Le modèle de la néoténie s'inscrit dans le concept plus vaste d'hétérochronie de développement (Chaline *et al.*, 1986; Devillers et Chaline, 1989; Gould, 1977, 1992). À partir de la séquence normale du développement embryonnaire se crée une très large panoplie de changements potentiels de nature à modifier cette ontogenèse chez un organisme donné. Des modifications de la régulation de l'activité génétique au cours du développement constitueraient le « moteur » du changement (Prochiantz, 1988, p. 138). Une modification de type hétérochronique (comme, par exemple, l'arrêt du développement au stade larvaire) peut entraîner une modification « dramatique » susceptible de générer de nouvelles espèces, ce qui ouvre des horizons nouveaux à la compréhension des mécanismes de la macroévolution.

## 3. GÈNES DU DÉVELOPPEMENT ET ÉVOLUTION

L'étude de certaines mutations segmentaires (remplacements de segments spécialisés par d'autres, différemment orientés, par exemple substitution d'une patte à une antenne) chez la drosophile a permis d'identifier les gènes qui y sont impliqués (Boncinelli *et al.*, 1993). Au sein de ces gènes, dits homéotiques, se retrouvent des fragments quasi constants, appelés gènes à homéoboxes. Or, il est remarquable de constater

que ces mêmes gènes à homéoboxes, initialement identifiés chez la drosophile, s'expriment, quasi inchangés chez les embryons de Mammifères, avec un *pattern* segmentaire d'expression. De plus, leur gradient céphalo-caudal s'est révélé non modifié au cours de l'évolution, ce qui ne fait que confirmer la notion, parfois peu apparente, de la segmentation initiale des organismes supérieurs. Sans entrer dans les détails, on sait actuellement que ces gènes jouent un rôle fondamental dans les mécanismes qui président, chez les Mammifères, au développement du cerveau, de la région branchiale, du crâne, des bourgeons de membres, etc. Certains agents « morphogènes » endogènes, comme certaines substances tératogènes, peuvent interférer avec l'expression de ces gènes et entraîner ainsi des modifications phénotypiques. Il en va ainsi par exemple de l'acide rétinolique, à la fois morphogène endogène supposé (et contesté) et tératogène puissant. De surcroît, les techniques transgéniques permettent actuellement de générer chez la souris des mutations de ces gènes, et ainsi de susciter des malformations de type segmentaires, n'affectant qu'une zone limitée de l'embryon. Chez l'embryon de vertébré, les cellules dérivées des crêtes neurales céphaliques migrent en abondance dans le viscérocrâne et donnent lieu à des dérivés nombreux et variés (mésenchyme squelettogène de la face, odontoblastes, cellules de Schwann, gaines musculaires, mélanoblastes, etc.). Les modalités de leur émission à partir de la gouttière cérébrale en voie de fermeture sont placées sous le contrôle de la segmentation rhombomérique de l'ébauche cérébrale, qui est vraisemblablement elle-même dépendante de l'expression locale de certains gènes à homéoboxes (les gènes de la famille Hox 2), lesquels continuent à s'exprimer dans les populations dérivées des crêtes neurales en voie de migration. Une mutation potentielle d'un ou de plusieurs de ces gènes a des répercussions non seulement sur le développement de l'encéphale mais aussi sur l'ontogenèse de la face, et du crâne en général. La grosse majorité de ces mutations entraînent des malformations sévères, pour la plupart non viables. Cependant — mais ceci est loin d'être prouvé —, il n'est pas exclu qu'elles puissent exceptionnellement aboutir à des modifications viables d'ordre « catastrophique » ou plus simplement « macroévolutif ». Holland (1992), en particulier, émet l'hypothèse que des duplications de gènes à homéoboxes pourraient mener à des modifications de l'ontogenèse crânio-faciale. Du reste, bien avant la découverte des gènes à homéoboxes, cette hypothèse avait déjà été avancée par Dalcq (1954, 1959), qui avait

ainsi appelé « ontomutations » les modifications susceptibles d'affecter l'ontogenèse et de susciter un bond évolutif. La modification qualitative ou quantitative des phénomènes inducteurs a été invoquée comme « moyen d'action » de ces processus évolutifs, de même que des modifications des équilibres endocriniens, notamment ceux qui contrôlent la croissance et la maturité.

Nous avons déjà évoqué la « néoténie hypermorphique » qui semble caractériser le genre *Homo* par rapport aux pongidés (Chaline *et al.*, 1986). Il semble que ce phénomène ne concerne pas que l'émergence du genre *Homo* (transition australopithèques/*Homo*), mais puisse également être considéré à l'intérieur même de l'évolution humaine (De Beer, 1948), notamment lors de la transition *habilis/erectus*. Un autre point intéressant concerne les relations crânio-encéphaliques au cours de l'ontogenèse humaine et de l'hominisation. Un angle sphénoïdal fermé, tel qu'il existe chez *Homo sapiens*, offre un volume endocrânien supérieur aux possibilités offertes par un crâne caractérisé par un angle sphénoïdal plus proche de l'horizontale. On sait que la fermeture de cet angle est liée à l'horizontalisation du trou occipital associée à la bipédie. L'hominisation va donc de pair avec une fermeture de l'angle, qui pourrait elle-même dépendre de la rotation du tube cérébral (Dambricourt-Malassé, 1988). Cette bascule s'opérerait parallèlement au modelage précoce du tube cérébral chez le jeune embryon. Or, il est intéressant d'observer que chez le fœtus plus âgé, l'angle proche de 90° au 3<sup>e</sup> mois s'ouvre ensuite progressivement, parallèlement à l'ossification du sphénoïde et de l'occipital (Kjaer, 1990; Chansigaud *et al.*, 1992). La confrontation phylogénèse-ontogenèse dans ce cas fort particulier s'avère donc complexe et demande, pour être intelligible, l'ajout d'informations nouvelles qui restent à collecter.

#### 4. EN GUISE DE CONCLUSION

L'évolution est une succession d'ontogenèses qui, différant parfois l'une de l'autre, génèrent de nouvelles espèces. Comme le disait Brien (1974), « l'ontogenèse est une autocréation du vivant autant que l'évolution et pour la même raison; toutes deux sont des manifestations de l'organogenèse et répondent aux mêmes facteurs de la physiologie ontogénétique ». En dépit de cette évidence, et comme naguère entre les paléontologues et les biologistes moléculaires, un fossé a longtemps séparé les anthropologues et les embryologistes, qui ne réunissaient parfois leurs points de vues

qu'à la lumière de paradigmes schématiques et erronés, comme la théorie de la récapitulation. L'examen attentif des fossiles par des regards nouveaux et l'apport de nouvelles techniques à la biologie du développement ont permis une nouvelle alliance entre nos disciplines respectives, en vérité méthodologiquement si proches puisqu'elles tirent leur fondement de la morphologie comparée additionnée du facteur chronologique. Il reste à espérer que le dialogue pourra se poursuivre et s'avèrera fécond. Les multiples et rapides progrès enregistrés ces dernières années dans la compréhension des mécanismes du développement incitent à l'optimisme. Ainsi que l'écrit Edgar Morin (1969, p. 74) à propos de l'anthropologie générale : « Nous voyons donc se proposer à l'anthropologie à la fois une sorte de phylogénèse, conception logico-génétique de l'histoire de l'humanité, et une sorte d'onto-génèse, conception logico-génétique du développement de l'individu. »

#### Remerciements

L'auteur remercie R. Orban, J. Milaire et J. Mulnard pour les intéressantes discussions autour de ce sujet et pour leurs conseils avisés.

#### Bibliographie

- BRIEN, P., 1974. *Le vivant*. Bruxelles, Éditions de l'Université de Bruxelles, 154 p.
- BONCINELLI, E., SIMEONE, A., ACAMPORA D. & GULISANO M., 1993. Homeobox genes in the central nervous system. *Ann. Génét.*, **36** : 30-37.
- CHALINE, J., MARCHAND, D. & BERGE C., 1986. L'évolution de l'homme : un modèle gradualiste ou ponctualiste. *Bull. Soc. roy. belge Anthropol. Préhist.*, **97** : 77-97.
- CHANSIGAUD, J.-P., RICHER, J.-P., SCEPI, M., MONTAZ, L., LAUDE, M. & KAMINA, P., 1992. Évolution *in utero* de l'angle sphénoïdal embryo-fœtal : étude anatomo-échographique complémentaire. *C.R. deuxièmes rencontres d'Anatomie et d'Imagerie*, Lille : 35.
- DALCQ, A. M., 1954. Les ontomutations à l'origine des mammifères. *Bull. Soc. zool. de France*, **79** : 240-255.
- DALCQ, A. M., 1959. Brèves réflexions d'un embryologiste sur les problèmes de l'évolution. *L'âge nouveau*, **105** : 1-7.
- DAMBRICOURT-MALASSÉ, A., 1988. Hominisation et fœtalisation (Bolk, 1926). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **107** : 199-204.

- DE BEER, F.R.S., 1948. Embryology and the evolution of man. In: *Robert Broom Commemorative volume*, London : 181–190.
- DEVILLERS, C. & CHALINE, J., 1989. *La théorie de l'évolution*. Paris, Dunod, 310 p.
- GARSTANG, W., 1922. The theory of recapitulation: a critical re-statement of the biogenetic law. *J. Linn. Soc. Zool.*, **35** : 81–101.
- GOULD, S.J., 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA, Harvard University Press : 352–409.
- GOULD, S.J., 1992. Ontogeny and phylogeny-revisited and reunited. *BioEssays*, **14** : 275–279.
- HAECKEL, E., 1866. *Generelle Morphologie der Organisme*. Vol. 2. Berlin, Georg Thieme.
- HOLLAND, P., 1992. Homeoboxes genes in Vertebrate evolution. *BioEssays*, **14** : 267–273.
- KJAER, I., 1990. Ossification of the human fetal basicranium. *J. Craniofac. Genet. Devel. Biol.*, **10** : 29–38.
- LOURYAN, S., 1989. Développement des ébauches squelettiques du complexe mandibulo-otique chez *Mabuia megalura* (Lacertilia : scincidae). *Ann. Soc. roy. zool. Belg.*, **119** : 47–57.
- MORIN, E., 1969. *Le vif du sujet*. Paris, Seuil.
- PROCHIANTZ, A., 1988. *Les stratégies de l'embryon*. Paris, P.U.F.

Adresse de l'auteur :

S. LOURYAN  
Laboratoire d'Anatomie et Embryologie Humaines  
Université Libre de Bruxelles, Faculté de Médecine  
Route de Lennik, 808 (C.P. 619)  
B-1070 Bruxelles