

The Origin and Early Evolutionary History of Snakes supervisé par David J. Gower et Hussam Zaher

Ivan INEICH

Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISYEB)

Muséum national d'Histoire naturelle

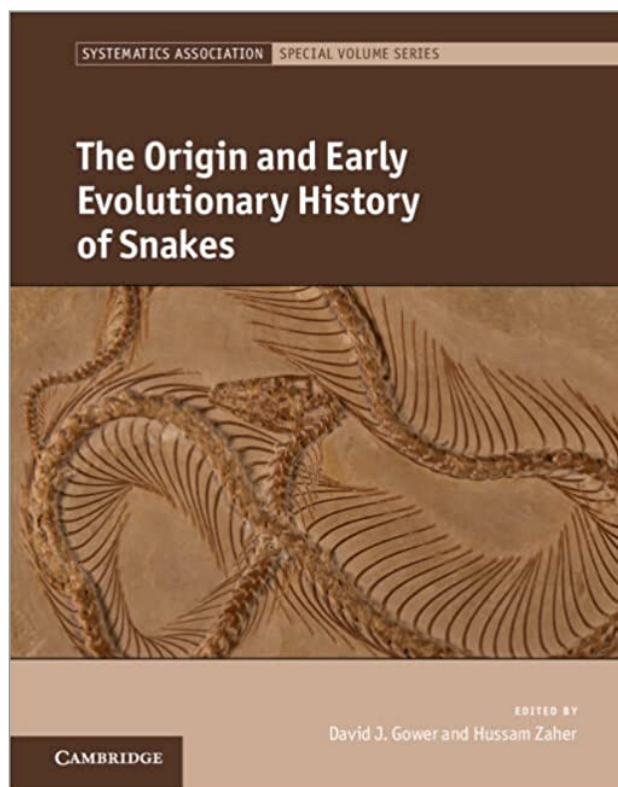
Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, CNRS

CP 30, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

The Origin and Early Evolutionary History of Snakes, supervisé par David J. Gower et Hussam Zaher. 2022 - Systematics Association Special Volume 90, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. xii + 472 pages. ISBN 978-1-108-83734-7 ; DOI : 10.1017/9781108938891. Prix : environ 98 €.

Cet ouvrage est le 78^{ème} d'une série prestigieuse initiée dès 1940 par l'Association de Systématique (*Systematics Association Special Volumes*). Il est dirigé par deux herpétologistes confirmés qui partagent leur intérêt de longue date pour l'origine et l'évolution des serpents et qui sont chacun coauteur de plusieurs des chapitres. David J. Gower est responsable du Département des Sciences de la Vie au *Natural History Museum* de Londres. Très impliqué dans les collections, il se passionne pour la biologie évolutive et l'histoire naturelle des amphibiens et des reptiles actuels et fossiles, tout particulièrement chez les espèces apodes fouisseuses. Hussam Zaher, dont la thèse s'est déroulée au Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), est responsable des collections herpétologiques et paléontologiques des vertébrés au Muséum de Zoologie de l'Université de São Paulo au Brésil. Très tôt attiré par la Biologie évolutive, plus particulièrement par la systématique, la paléontologie et l'anatomie comparée des reptiles, ses nombreux travaux, souvent novateurs et de qualité, se concentrent sur les serpents.

Les progrès récents réalisés dans nos connaissances sur l'origine et l'évolution des serpents sont considérables, bien que le sujet soit encore très largement discuté à chaque nouvelle découverte d'un fossile marquant ou lors de réinterprétations de résultats publiés. Les avancées sont toutefois significatives et principalement liées à la découverte régulière de nouveaux fossiles qui complètent les phylogénies, mais aussi à la mise au point de techniques de plus en plus performantes (imageries



par tomographie et morphométrie géométrique, biologie évolutive du développement ou 'evo-devo'¹, utilisation facilitée et accrue des collections herpétologiques, anatomie comparée et biologie moléculaire principalement) et aux missions sur le terrain bien plus fréquentes qui permettent des récoltes d'espèces rares et/ou non représentées et la prospection de zones géographiques nouvelles. La vitesse des progrès est impressionnante mais

¹ Une discipline qui n'est pas abordée dans l'ouvrage.

elle ne permet toutefois pas encore l'obtention de conclusions non équivoques : une ancienne famille de serpents afro-asiatiques (*Micrelapidae*) au sein de la superfamille des *Elapoidea* vient d'être décrite juste après la parution de l'ouvrage analysé ici (Das *et al.* 2023) ! Cette famille avait pourtant déjà été nommée par Hoser (2013) comme *Micrelapiidae* en accord avec les règles du Code International de Nomenclature Zoologique (H. Zaher, comm. pers., 15 janvier 2023). Elle n'a toutefois pas été acceptée (même volontairement ignorée) par la grande majorité des herpétologistes car les méthodes employées par Raymond Hoser font l'objet de profonds désaccords au sein de la communauté herpétologique (voir par ex. Wüster *et al.* 2021). L'index de l'ouvrage analysé ici n'indique pas ce taxon (*Micrelapidae*) au niveau familial ou subfamilial, ce qui semble impliquer que les auteurs partagent le rejet des travaux de R. Hoser. De la même façon, les auteurs mentionnent « près de 4000 espèces actuelles » sur la quatrième page de couverture de leur ouvrage daté de 2022 alors que ce nombre atteint au moins 4038 dès le 26 décembre 2022 (Uetz *et al.* 2022).

Ce livre, destiné à synthétiser les connaissances acquises et les débats en cours sur l'origine et l'évolution des serpents à l'aube de l'année 2022, s'appuie sur les résultats récents obtenus à la fois en paléontologie (espèces fossiles) et en néontologie (espèces actuelles). Son contenu a été initié à l'issue des communications faites lors d'une rencontre scientifique organisée en juin 2019 par la Société Linnéenne de Londres, puis considérablement élargi. Le volume est dédié au fils de H. Zaher, Gaël, décédé bien trop jeune à l'âge de 16 ans. Un total de 34 auteurs² provenant de 13 pays a participé à sa rédaction, surtout réalisée durant les premiers temps de la pandémie COVID-19, parmi lesquels six sont brésiliens et neuf seulement (26%) sont des femmes.

Le livre, qui comprend 19 chapitres (en incluant l'introduction), est scindé en cinq parties. La première (4 chapitres) est consacrée à une présentation des Squamates et des Serpents fossiles, la seconde (4 chapitres) aborde les données issues de la paléontologie et discute de l'hypothèse d'une origine marine des serpents, largement rejetée par les auteurs de ces chapitres, la troisième (3 chapitres) analyse les apports récents de la génomique, la quatrième (3 chapitres) présente les perspectives issues de la neurobiologie et enfin, la cinquième (4 chapitres) synthétise les résultats de

l'anatomie et de la morphologie fonctionnelle.

Le premier chapitre, rédigé par les deux directeurs de l'ouvrage, présente le contenu et la conception de l'ouvrage. Le lecteur est ici prévenu que les opinions divergent encore grandement quant à l'origine des serpents (terrestre ou marine) mais aussi sur la position phylogénétique de certains fossiles et que tous les points de vue ne sont pas présentés par leurs défenseurs dans ce livre. Des opinions contradictoires sont d'ailleurs défendues par des auteurs différents dans l'ouvrage. Un hommage est également rendu dans ce chapitre à deux personnalités du domaine dont les contributions furent remarquables, le britannique Garth Leon Underwood (1919-2002) et le français Jean-Claude Rage (1943-2018).

Le chapitre 2 (Susan E. Evans) présente les Squamates depuis leur origine possible au début du Triasique (250 millions d'années [Ma]) jusqu'aux premiers fossiles non équivoques du groupe (174-163 Ma). Il développe ensuite leur évolution ultérieure durant le Crétacé. Les trois chapitres suivants de la partie I abordent la diversification des serpents durant les premiers pas de leur histoire évolutive entre le Crétacé et le Miocène. Le chapitre 3 (Jason J. Head, Alexandra F.C. Howard et Johannes Müller) présente les 80 premiers millions d'années de l'évolution des serpents. L'utilité des restes fossiles les plus fréquents que sont les vertèbres est discutée, tout comme l'origine probable du corps allongé au sein des serpents. Le chapitre 4 (Kristen T. Smith et Georgios L. Georgalis) aborde la diversification des serpents durant le Paléogène en soulignant cette fois encore le rôle prépondérant des vertèbres (restes fossiles les plus fréquents car souvent bien conservés du fait de leur solidité) dans l'établissement des relations au sein du groupe. Une classification détaillée des serpents fossiles du Paléogène est fournie et les grands sites de découverte de restes fossiles sont localisés sur plusieurs cartes géographiques. L'écologie de ces reptiles est discutée. Le chapitre 5 (Martin Ivanov) est consacré aux serpents du Miocène d'Eurasie et à l'influence du climat sur leur diversification.

La seconde partie débute par le chapitre 6 (Olivier Rieppel) consacré à l'histoire du mythe devenu paradigme sur l'origine marine des serpents (« sea serpentism ») qui s'oppose à une origine terrestre au sein d'un groupe de lézards fouisseurs. Ce chapitre s'achève sur une question qui me semble fondamentale et que pose l'auteur : plutôt que de débattre sur les énormes incongruences

² 33 auteurs indiqués par erreur (page xii).

entre les arbres phylogénétiques des serpents issus des données de la morphologie et ceux issus de la génomique, ne serait-il pas plus enrichissant de savoir pourquoi ces divergences existent ? Le chapitre 7 (Michael J. Polcyn, Bruno G. Augusta et Hussam Zaher) analyse de façon critique les bases morphologiques de l'hypothèse d'une origine des serpents au sein des Pythonomorphes. Cette hypothèse se fonde sur des liens morphologiques entre serpents et mosasaures et ce chapitre conclut à une convergence pour les expliquer, éliminant ainsi une origine marine des serpents. Le chapitre 8 (Bruno G. Augusta, Hussam Zaher, Michael J. Polcyn, Anthony R. Fiorillo et Louis J. Jacobs) réinterprète, à l'aide de techniques modernes, les données issues d'une étude comparative entre les restes fossiles des reptiles Mosasauriens non-Mosasauridae (Dolichosaures et Aigialosaures) et leurs liens phylogénétiques avec les serpents. Les deux hypothèses sur l'origine des serpents sont discutées à partir de nombreux cladogrammes et les auteurs optent cette fois également pour une relation serpents/mosasaures éloignée et donc également en contradiction avec l'hypothèse d'une origine marine des serpents. Le chapitre 9 (Hussam Zaher, Bruno G. Augusta, Rivka Rabinovich, Michael J. Polcyn et Paul Tapporeau) révisé par les techniques d'imagerie les plus modernes l'anatomie crânienne et les affinités phylogénétiques des serpents marins Pachyophiidae. Ce groupe ancien représente une divergence au sein des Alethinophidia possédant à la fois des caractères archaïques et dérivés qui n'existent plus chez aucun serpent actuel.

La partie III débute par le chapitre 10 (Sara Ruane et Jeffrey W. Streicher) consacré à l'historique des données issues de la génomique comparative appliquées à la résolution de l'origine des serpents au sein des Squamates. Après une revue historique de la discipline qui montre la grande uniformité des résultats obtenus au cours des temps, les auteurs attendent beaucoup des nouvelles technologies permettant à présent d'utiliser les génomes complets mais également d'obtenir de l'ADN à partir des spécimens fixés au formol et conservés en alcool dans les collections, souvent des espèces très rares ou éteintes. Ils affirment toutefois dans leurs conclusions que seuls de nouveaux fossiles permettront de résoudre le mystère de l'origine des serpents, ce que je partage. L'auteur du chapitre 11 (Christopher A. Emerling) utilise l'évolution de certains gènes permettant la digestion de la chitine au sein des reptiles Squamates pour mettre en évidence la transition d'un régime insectivore vers un régime carnivore durant les débuts de

l'histoire évolutive des serpents. A la fin de ce chapitre, on trouve 16 pages de figures en couleur qui se rapportent à différents chapitres, les autres figures sont ailleurs au bon emplacement dans chaque chapitre mais en noir et blanc uniquement. Le chapitre 12 (Vivek Suranase, Ashwin Iyer, Timothy N.W. Jackson et Kartik Sunagar) est consacré à l'origine et à l'évolution du venin au sein des serpents. La distribution des principales toxines est discutée, tout comme la diversification des toxines à trois doigts ou des protéines du venin. L'hypothèse d'une origine unique ou multiple du venin au sein des Squamates (clade des Toxicofera), elle aussi très largement débattue, est décortiquée sans toutefois apporter de réponse définitive.

La partie IV débute par le chapitre 13 (Hongyu Yi) qui utilise les nouvelles techniques d'imagerie pour appréhender l'évolution de l'oreille interne des serpents actuels et fossiles afin de tenter de découvrir l'écologie des premiers serpents. Les nouvelles techniques d'imagerie 3D ont permis des avancées notables dans cette discipline. Le chapitre 14 (Agustín Scanferla) présente l'évolution du cerveau à travers la reconstitution digitale en 3D de la boîte crânienne et de son contenu chez les serpents actuels et fossiles, sans toutefois aboutir à des conclusions claires sur la paléoécologie de ces derniers. Le chapitre 15 (David J. Gower, Einat Hauzman, Bruno F. Simões et Ryan K. Schott), très riche et agréable, actualise les premiers résultats obtenus par Garth L. Underwood sur l'origine des serpents à partir de leurs yeux et de leur vision très diversifiés. D'importants travaux restent à accomplir dans ce domaine.

La partie V de l'ouvrage débute par le chapitre 16 (Giovanna G. Montingelli, David J. Gower et Hussam Zaher), consacré aux hémipénis des Squamates. Très richement illustré par des photographies de grande qualité, fournissant une terminologie clarifiée et définie, ce chapitre est une merveille à la fois par son contenu et par sa clarté. Le chapitre 17 (Henrique B. Braz et Selma M. Almeida-Santos) présente les structures permettant le stockage de sperme chez les Squamates et plus particulièrement chez les serpents. L'analyse faite sur les espèces actuelles permet de formuler des hypothèses sur ces structures anatomiques chez les premiers serpents. Le chapitre 18 (Leonardo de Oliveira et Hussam Zaher), très complet, est consacré aux glandes orales chez les serpents. Le chapitre 19 (David Cundall et Frances Irish), le dernier de l'ouvrage, présente l'importance de la macrostomie et de la microphagie au cours de l'évolution des serpents.

Un index de 18 pages incluant les taxons (classés alphabétiquement génériquement et supra-génériquement, puis au sein de chaque genre alphabétiquement par espèce), les os, les personnes, les lieux géographiques et d'autres thématiques permet très facilement de retrouver les informations recherchées. Seuls deux chapitres (5 et 13) contiennent un résumé en fin de texte. J'aurais apprécié qu'un tel résumé soit présent à la fin de chaque chapitre afin de montrer l'apport du texte pour permettre de répondre à la question implicitement posée à tous les auteurs : qu'apportent vos données pour répondre au débat sur une origine marine ou terrestre des serpents ? Cette lacune n'est toutefois pas imputable aux directeurs de l'ouvrage et comme toujours elle est liée à des contraintes de place imposées par l'éditeur. Notons toutefois que les résumés de chaque chapitre sont disponibles en ligne sur le site de *Cambridge University Press* à l'adresse : <https://www.cambridge.org/br/academic/subjects/life-sciences/evolutionary-biology/origin-and-early-evolutionary-history-snakes?format=HB&isbn=9781108837347>.

Chaque chapitre possède sa propre bibliographie, ce qui en fait un travail indépendant qui peut être envoyé sous format pdf en étant complet. Une quantité considérable d'informations originales et utiles est aussi disponible sous la forme de « supplementary files » sur le site de l'éditeur mais leur accès n'est pas des plus faciles comme c'est malheureusement souvent le cas maintenant pour les informations associées à un travail. La perte de temps pour la recherche des documents associés sur un autre support à un travail est quelquefois importante et peut en dissuader plus d'un ! C'est, semble-t-il, le progrès, mais un progrès qui arrange surtout l'éditeur, pas forcément les auteurs et encore moins les lecteurs qui souhaitent disposer de précisions ou des données brutes.

Rédigé par certains des plus grands spécialistes du domaine, paléontologues et néontologues, ce livre constitue une mise au point actualisée sur l'un des domaines les plus mystérieux et les plus débattus de l'herpétologie, l'origine et l'histoire évolutive des serpents. Richement illustré, très bien rédigé, clair et complet, il saura répondre à toutes vos questions et ne manquera pas de susciter d'autres questions. Cette synthèse nous manquait terriblement !

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Das, S., Greenbaum, E., Meiri, S., Bauer, A.M., Burbrink, F.T., Raxworthy, C.J., Weinell, J.L., Brown, R.M., Brecko, J., Pauwels, O.S.G., Rabibisoa, N., Raselimana, A.P. & Merilä J. (2023) Ultraconserved elements-based phylogenomic systematics of the snake superfamily Elapoidea, with the description of a new Afro-Asian family. *Molecular Phylogenetics and Evolution*: Article 107700. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107700>

Hoser, R.T. (2013) Stopping the shuffle between families: Six new Colubroid snake families named. *Australasian Journal of Herpetology*, **17**: 3-21.

Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. & Hošek, J. (eds.) (2022) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, mise à jour le 26 décembre 2022, consultée le 10 janvier 2023.

Wüster, W., Thomson, S.A., O'Shea, M. & Kaiser, H. (2021) Confronting taxonomic vandalism in biology: conscientious community self-organization can preserve nomenclatural stability. *Biological Journal of the Linnean Society*, **133**(3): 645-670.

Date de soumission : lundi 16 janvier 2023

Date d'acceptation : mardi 14 mars 2023

Date de publication : lundi 5 juin 2023