

Le premier pied à terre

L'analyse des fossiles de tétrapodes éclaire d'un jour nouveau la transformation progressive, au Dévonien, de gros poissons en animaux aquatiques à quatre pattes bientôt capables de marcher.

Jennifer Clack

Depuis son apparition il y a quatre milliards d'années, la vie a produit nombre d'étonnantes métamorphoses. Celle qui, à partir de poissons munis de nageoires et ne vivant que dans l'eau, a produit des animaux vivant sur terre et pourvus de pattes et de doigts, est sans doute l'une des plus spectaculaires. Leurs descendants, c'est-à-dire les oiseaux, leurs ancêtres dinosaures, les reptiles, les batraciens et les mammifères, constituent le groupe des tétrapodes. Ce nom, qui signifie « à quatre pieds » n'est pas toujours approprié puisque certains tétrapodes – les baleines par exemple – ont cessé d'utiliser certains de leurs membres. Toutefois, le premier tétrapode sur terre, l'ancêtre commun de toutes les classes actuelles de tétrapodes, était pourvu de deux membres antérieurs et deux postérieurs, là où chez son ancêtre aquatique étaient implantées des nageoires.

L'une des étapes clés de l'évolution des poissons en tétrapodes est justement la transformation des nageoires en membres. Toutefois, elle est loin d'être la seule : le milieu terrestre est en effet si radicalement différent du milieu aquatique que les premiers tétrapodes ont dû innover sur de nombreux tableaux pour s'y adapter. Il leur fallut trouver les moyens de respirer de l'air, d'humidifier leurs yeux, de supporter leur propre poids, de voir une proie passer au loin tout en entendant le danger venir d'ailleurs, etc. Une colossale transformation, qui fit des tétrapodes les propriétaires des continents !

Il y a seulement 15 ans, on ignorait encore comment des poissons avaient pu se muer en tétrapodes. Que savait-on ? Essentiellement que les tétrapodes descendaient de certains poissons aux nageoires charnues. Nommés

sarcoptérygiens, ces poissons sont notamment les ancêtres des dipneustes – des poissons actuels ayant à la fois des branchies et des poumons – et les cœlacanthes – des poissons actuels dotés de branchies et d'un poumon non fonctionnel. L'Américain Edward Cope proposa cette parenté dès la fin du XIX^e siècle, mais les autres détails de l'évolution des tétrapodes sont ensuite restés flous. En outre, la sortie des eaux, c'est-à-dire l'apparition de tétrapodes terrestres, était très mal datée : entre -417 et -354 millions d'années, c'est-à-dire tout au long du Dévonien. Pareille imprécision s'expliquait par la pauvreté du registre fossile pertinent qui ne comprenait qu'un poisson aux nageoires charnues, *Eusthenopteron*, et un seul tétrapode dévonien, *Ichthyostega*, bien trop évolué pour donner des informations sur les « premiers pas » sur terre.

Scénarios évolutifs

Par conséquent, les paléontologues ne pouvaient que spéculer. Alfred Romer, de l'Université de Harvard, proposa le scénario évolutif le plus connu de cette époque. Selon lui, des poissons aux nageoires charnues ressemblant à *Eusthenopteron* auraient peu à peu appris à ramper à l'aide de leurs appendices pour retrouver l'eau vive quand ils étaient piégés dans une flaque. Et les poissons capables de parcourir de grandes distances afin d'atteindre des étendues d'eau éloignées auraient été sélectionnés, processus qui aurait favorisé les animaux ayant des membres. Ainsi, la sortie des eaux aurait précédé le développement des pattes.

Depuis cette première hypothèse, de nombreux fossiles ont renouvelé notre vision de l'évolution des tétrapodes, de leur diversité, de leur biogéographie et de leur paléo-



1. Promenade au petit matin de la vie : *Ichthyostega* est le plus ancien tétrapode connu adapté à la fois à la nage et à une forme de locomotion terrestre. Il semble qu'il se déplaçait à terre comme un phoque, c'est-à-dire en projetant en avant ses pattes antérieures et sa tête avant de traîner la partie arrière de son corps. Manifestement, l'ar-

rière du corps, avec sa large queue capable d'onduler et ses membres postérieurs en forme de pagaies, avait une vocation aquatique. On ignore, à ce stade, le mode de vie d'*Ichthyostega*, mais on peut imaginer que l'animal nichait et pondait à terre tout en continuant à chasser et à se nourrir dans l'eau.

écologie. L'une de ces découvertes fut celle de *Acanthostega* (voir la figure 1), une espèce de tétrapode qui, il y a 360 millions d'années, vivait dans une région qui fait aujourd'hui partie de l'Est du Groenland. *Acanthostega* a été décrit dès 1952 par Erik Jarvik, du Muséum d'histoire naturelle de Stockholm, mais seulement à partir de deux voûtes crâniennes incomplètes, de sorte qu'il a fallu attendre 1987 avant que nous en trouvions des spécimens à peu près complets.

Des pattes à l'avant, des nageoires à l'arrière

À certains égards, *Acanthostega* semble être un stade intermédiaire entre les poissons et les tétrapodes, mais, bien que dotée de pattes, la bête était en réalité peu adaptée à la vie sur la terre ferme. Dépourvus de chevilles, les membres d'*Acanthostega* ressemblaient à des pagaies plutôt qu'à des pattes. L'animal avait des poumons, mais ses côtes, trop courtes, n'auraient pas suffi à éviter l'effondrement de sa cage thoracique une fois hors de l'eau. Par ailleurs, beaucoup des caractéristiques d'*Acanthostega* restent indéniablement celles d'un poisson. Ainsi, les os de ses membres antérieurs ressemblent trait pour trait à ceux de la nageoire pectorale d'*Eusthenopteron*. L'arrière de son squelette était constitué d'une queue aplatie latéralement renforcée de longs

rayons osseux servant d'armature. Enfin, *Acanthostega* avait des poumons, mais aussi des branchies! Cette morphologie si proche de celle des poissons suggère qu'*Acanthostega*, bien que faisant partie des tétrapodes, était avant tout un animal aquatique, dont les ancêtres immédiats étaient des poissons ne vivant que dans l'eau. Cette constatation faite, les paléontologues durent reconsidérer la séquence des événements qui ont abouti à une modification du squelette. L'étude d'*Acanthostega* suggérait que les tétrapodes n'ont pas développé leurs nouvelles caractéristiques squelettiques à cause de leur vie terrestre, mais plutôt lorsqu'ils étaient encore aquatiques. Ce n'est qu'ensuite qu'ils ont adapté leurs membres à la marche. Cette constatation reposait la question des pressions environnementales ayant sélectionné les membres de tétrapodes.

Ces développements ont conféré à *Acanthostega* le rôle remarquable de chaînon reliant les vertébrés terrestres et les poissons. Pourtant, une caractéristique de l'animal ne correspondait ni aux poissons ni aux vertébrés terrestres: ses pattes à huit doigts. Rappelons que les tétrapodes terrestres, et leurs descendants, ont au plus cinq doigts à chaque patte (ou main!). Aussi, les huit doigts d'*Acanthostega* semblaient d'autant plus curieux d'un point de vue anatomique que les paléontologues pensaient que les extrémités de membres à cinq doigts dérivait directement des os constituant la nageoire d'*Eusthenopteron* ou des autres poissons

tétrapodomorphes. Certes, les paléontologues auraient pu s'imaginer face à un spécimen aberrant, une sorte de cul-de-sac évolutif. Toutefois, le squelette incomplet d'un autre tétrapode primitif – *Tulerpeton* – avait été entre-temps découvert en Russie. Or son pied était doté de six doigts... En outre, les nouveaux spécimens d'*Acanthostega* découverts au Groenland comportaient aussi un pied à plus de cinq doigts.

La biologie du développement nous a heureusement permis depuis d'expliquer partiellement le phénomène. Nous savons aujourd'hui que certains gènes, dont les gènes *Hox* et *Sonic Hedgehog*, commandent plusieurs aspects du développement des nageoires et des membres. Les mêmes ensembles de gènes interviennent à la fois chez les poissons et chez les tétrapodes, mais ne jouent pas les mêmes rôles. *Hoxd 11* et *Hoxd 13*, par exemple, jouent, semble-t-il, un plus grand rôle chez les tétrapodes (actuels du moins), puisque les domaines du bourgeon de membre dont ils contrôlent la formation sont élargis par rapport à leur équivalent

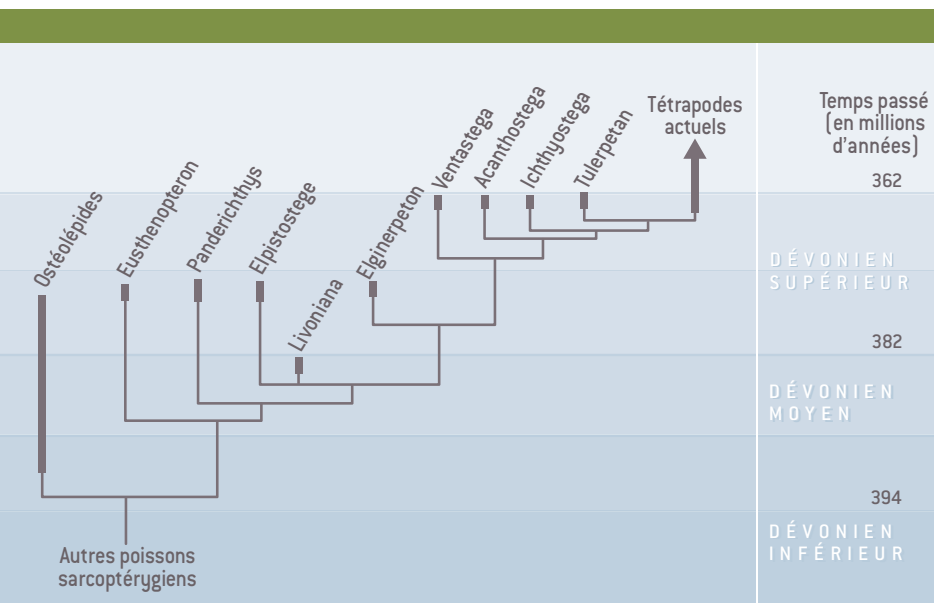
rangée interne comporte quelques petites dents. Or *Acanthostega* et sans aucun doute les premiers tétrapodes possédaient une dentition différente : des dents de taille réduite sur la rangée interne et quelques dents de grande taille sur la rangée externe. De tels changements signalent le passage d'un mode d'alimentation exclusivement aquatique à un mode d'alimentation terrestre, ou supposant du moins que l'animal sorte sa tête de l'eau.

Les paléontologues ont ensuite identifié des restes fossiles de tétrapodes passés inaperçus dans les collections des musées. Dans les années 1990, la plus spectaculaire de ces découvertes fut celle de *Ventastega* en Lettonie. Après la découverte d'*Acanthostega*, les paléontologues s'aperçurent qu'une mâchoire inférieure conservée dans ce pays était celle d'un tétrapode du Dévonien supérieur. De nouvelles fouilles sur le site de la découverte originale livrèrent rapidement des fossiles d'une qualité exceptionnelle, dont un crâne presque complet.

Pendant ce temps, un certain nombre de poissons proches des tétrapodes ont également été mis au jour, de sorte que les paléontologues ont pu reconstituer la transition morphologique entre *Eusthenopteron* et *Acanthostega*. Deux de ces genres sont connus des paléontologues depuis plusieurs décennies, mais ils n'avaient pas été examinés en détail : *Panderichthys*, provenant d'Europe de l'Est et datant de 375 à 380 millions d'années, est un gros poisson doté d'un museau pointu et d'yeux placés sur le haut de la tête ; *Elpistostege*, un poisson datant de 370 à 375 millions d'années, trouvé au Canada, lui ressemble beaucoup. Tous deux sont bien plus proches des tétrapodes qu'*Eusthenopteron*. En outre, l'année dernière, Neil Shubin, de l'Université de Chicago, a ramené de l'île d'Ellesmere, dans l'Arctique canadien, les restes exceptionnellement bien préservés d'un poisson ressemblant encore plus aux tétrapodes que *Panderichthys* ou *Elpistostege*. N. Shubin et son équipe doivent encore décrire et nommer le fossile, mais son grand intérêt est déjà évident.

Ces découvertes ont mis neuf genres en évidence et représentent une vingtaine de millions d'années d'évolution des tétrapodes et de leurs ancêtres immédiats. Grâce à ce nouveau registre fossile, se dessine une vision plus précise de la façon dont les vertébrés se sont adaptés à la vie terrestre. Une des révélations les plus intéressantes de ces travaux est que, comme pour le développement des membres, beaucoup des innovations importantes se sont faites alors que les tétrapodes étaient encore essentiellement aquatiques. En outre, les premiers changements n'ont pas concerné, semble-t-il, la locomotion, mais plutôt la respiration aérienne dont les tétrapodes dépendaient de plus en plus.

La mise en place d'un nouveau mode respiratoire a marqué le début de la transformation progressive de la ceinture scapulaire (omoplate plus clavicule) et des nageoires pectorales. Les biologistes de l'évolution étaient en effet bien

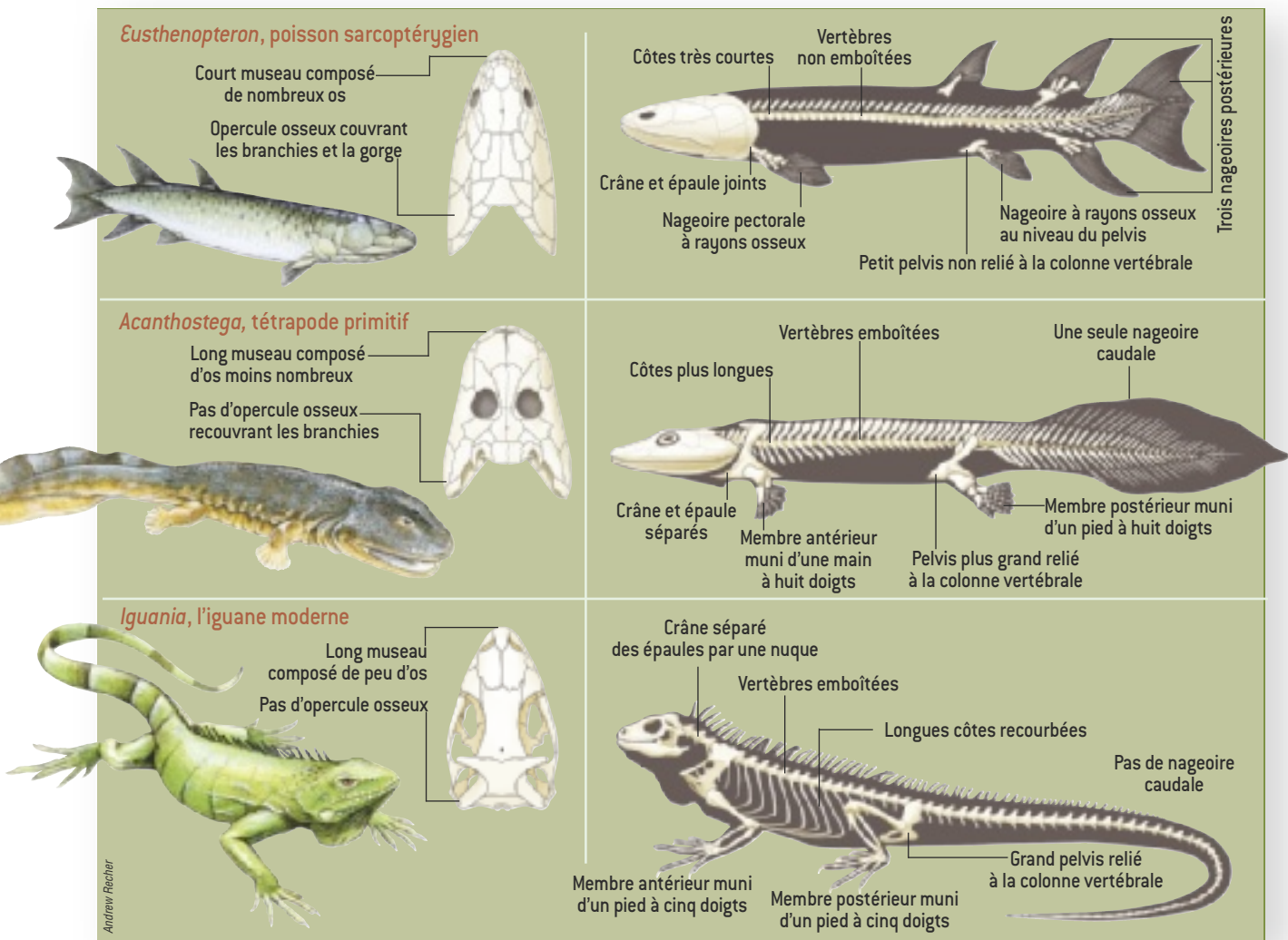


2. Liens de parenté avec les tétrapodes. Les tétrapodes sont issus des poissons sarcoptérygiens (poissons à nageoires lobées), tel *Eusthenopteron*, un poisson qui vivait à la fin du Dévonien moyen, il y a entre 380 et 375 millions d'années.

Lucy Reading-Ikanda

chez les poissons (le bourgeon de nageoire). Or c'est précisément dans cette région que se forment les doigts. Il nous reste donc à déterminer pourquoi le membre à huit doigts d'*Acanthostega* a évolué pour donner un membre à cinq doigts. Une explication plausible se dessine : le pied à cinq doigts représenterait le meilleur compromis étant donné les contraintes imposées par la gravité et celles dues à la marche. La conformation à cinq doigts aurait été compatible avec une cheville articulée assez souple pour la marche, mais aussi assez forte pour supporter le poids du corps.

Acanthostega a aussi attiré l'attention des paléontologues sur un aspect jusque-là négligé de l'anatomie des tétrapodes : leur mandibule. La mâchoire inférieure des poissons est généralement équipée d'une double rangée de dents. Tandis que la rangée externe des tétrapodomorphes est garnie de deux larges crocs et de nombreuses petites dents, la



3. L'évolution vers les tétrapodes s'est d'abord faite au sein du groupe des poissons sarcoptérygiens, c'est-à-dire des poissons à « nageoires lobées ». Au cours d'une transformation progressive mais radicale du squelette, les nageoires pectorales et pelviennes sont devenues des membres dotés de pieds et d'orteils tandis que les os de la

mâchoire inférieure fusionnaient et que disparaissait la nageoire caudale. Pendant ce temps, le museau s'est allongé, certains des os qui le composaient se sont soudés, tandis que l'opercule osseux qui recouvrait les branchies a disparu, ainsi que les os qui reliaient la tête à la ceinture scapulaire, c'est-à-dire aux épaules.

en peine de dire quelle utilisation les tétrapodes de transition, tel *Acanthostega*, faisaient de leurs protomembres, s'ils s'en servaient ou non pour se déplacer. Les données actuelles conduisent à privilégier l'hypothèse suivante : à mesure que les nageoires initialement orientées vers l'arrière se sont transformées en membres tournés vers l'avant et dotés de larges zones d'attache des muscles, elles ont gagné en robustesse. Et bien que des millions d'années se soient encore écoulés avant l'apparition d'animaux capables de marcher sur terre, ces membres renforcés et tournés vers l'avant ont sans doute servi à sortir la tête de l'eau pour respirer. Une activité que la répartition des doigts de pied en éventail a facilitée en aidant à transférer le poids sur les membres (voir la figure 1 de l'article de Gaël Clément, page 38).

L'année dernière, N. Shubin a découvert un humérus de tétrapode vieux de 365 millions d'années, qui a conforté cette idée. Trouvé à Red Hill, un riche site fossilifère de Pennsylvanie centrale, cet os était lié au reste du corps par une articulation charnière et non par une articulation mobile comme celle des vertébrés terrestres. Toutefois, l'animal

doté de ce type d'articulations ne marchait certainement pas. Sans doute s'en servait-il pour se soulever et respirer hors de l'eau ou pour se maintenir immobile et stable dans l'eau avant de fondre sur une proie.

Une pompe buccale pour respirer dans l'air

La respiration aérienne implique aussi son lot de changements concernant le crâne et la mâchoire. Le museau s'est allongé ; les os qui le composaient sont devenus moins nombreux et se sont soudés, cette évolution ayant eu l'intérêt d'alléger et renforcer une boîte crânienne qui, à l'air libre, n'était plus soutenue par l'eau. Quant aux os de l'arrière de la tête, ils se sont intégrés au crâne, de sorte que les muscles entourant la colonne vertébrale ont pu s'y ancrer pour relever la tête. La fusion des os constituant la mâchoire inférieure a aussi contribué à renforcer cette région, ce qui a facilité la ventilation par « pompe buccale » que les

tétrapodes semblent avoir utilisée. Durant ce type de respiration (celle des amphibiens modernes et des poissons à respiration aérienne, les dipneustes), la cavité buccale se dilate et se contracte tel un soufflet afin de faire pénétrer l'air dans les poumons. La respiration à pompe buccale implique des mâchoires plus puissantes dans l'air que dans l'eau, où le poisson est plus ou moins en impesanteur.

La consolidation des mâchoires ne pourrait-elle être liée à l'adaptation d'une alimentation terrestre ? Sans doute, mais les premiers tétrapodes étant tous carnivores, il est peu probable qu'ils se soient nourris sur terre, où ils n'auraient trouvé que de minuscules insectes et autres arthropodes. En revanche, ce type de proies convenait aux jeunes, et l'on peut imaginer que ces derniers furent les premiers à s'aventurer hors de l'eau pour chercher leur nourriture.

Pendant cette évolution de la tête, les os qui, chez les poissons, font la jonction entre la tête et la ceinture scapulaire (l'épaule) disparurent complètement. C'est pourquoi les tétrapodes, contrairement aux poissons, ont un cou musculé qui permet des mouvements de tête indépendants de ceux du corps. Le système de branchies a aussi subi d'importantes modifications : tandis que certains os ont disparu, le spiracle, une ouverture sur le haut de la tête conduisant à une poche remplie d'air située dans la gorge, s'est agrandi. Toutes ces transformations ont contribué à adapter l'appareil respiratoire à la respiration aérienne.

Toutefois, une question reste ouverte : pourquoi, après avoir respiré durant des millions d'années sous l'eau, certains poissons ont-ils évolué vers une respiration à l'air libre ? La réponse tient sans doute à la reconstitution du mode de vie des tétrapodes. La forme de leur crâne nous donne un premier indice : le crâne est aplati, ce qui suggère qu'ils vivaient dans des eaux peu profondes. De plus, les paléontologues ont découvert des marqueurs paléoclimatiques présents dans les sédiments contenant les fossiles de tétrapodes suggérant que les milieux fluviaux et lagunaires devaient leur être favorables.

Respirer à l'air libre quand l'eau est... irrespirable

Qui plus est, au Dévonien, certaines plantes se sont diversifiées et multipliées, et nombre d'entre elles ont acquis à cette époque des feuillages caducs. Le bois et autres feuilles mortes produits par ces végétaux ont alors encombré, voire saturé, les milieux aquatiques peu profonds. Si les petits poissons et les arthropodes qui y trouvaient refuge et nourriture abondaient, les gros poissons ne s'y aventureraient guère. De surcroît, les eaux chaudes sont moins oxygénées que les eaux froides, de sorte que les tétrapodes primitifs furent réellement avantagés quand ils eurent développé la respiration aérienne. Ainsi est-ce sans doute un hasard si les caractéristiques acquises par les tétrapodes pour vivre dans des eaux peu profondes encombrées et pauvres en oxygène se sont révélées utiles sur la terre ferme.

Toutefois, avant que les tétrapodes ne s'installent sur terre, d'autres modifications du squelette furent nécessaires. La région de l'oreille, par exemple, s'est restructurée. Si l'on ignore encore les détails de cette transformation, il est

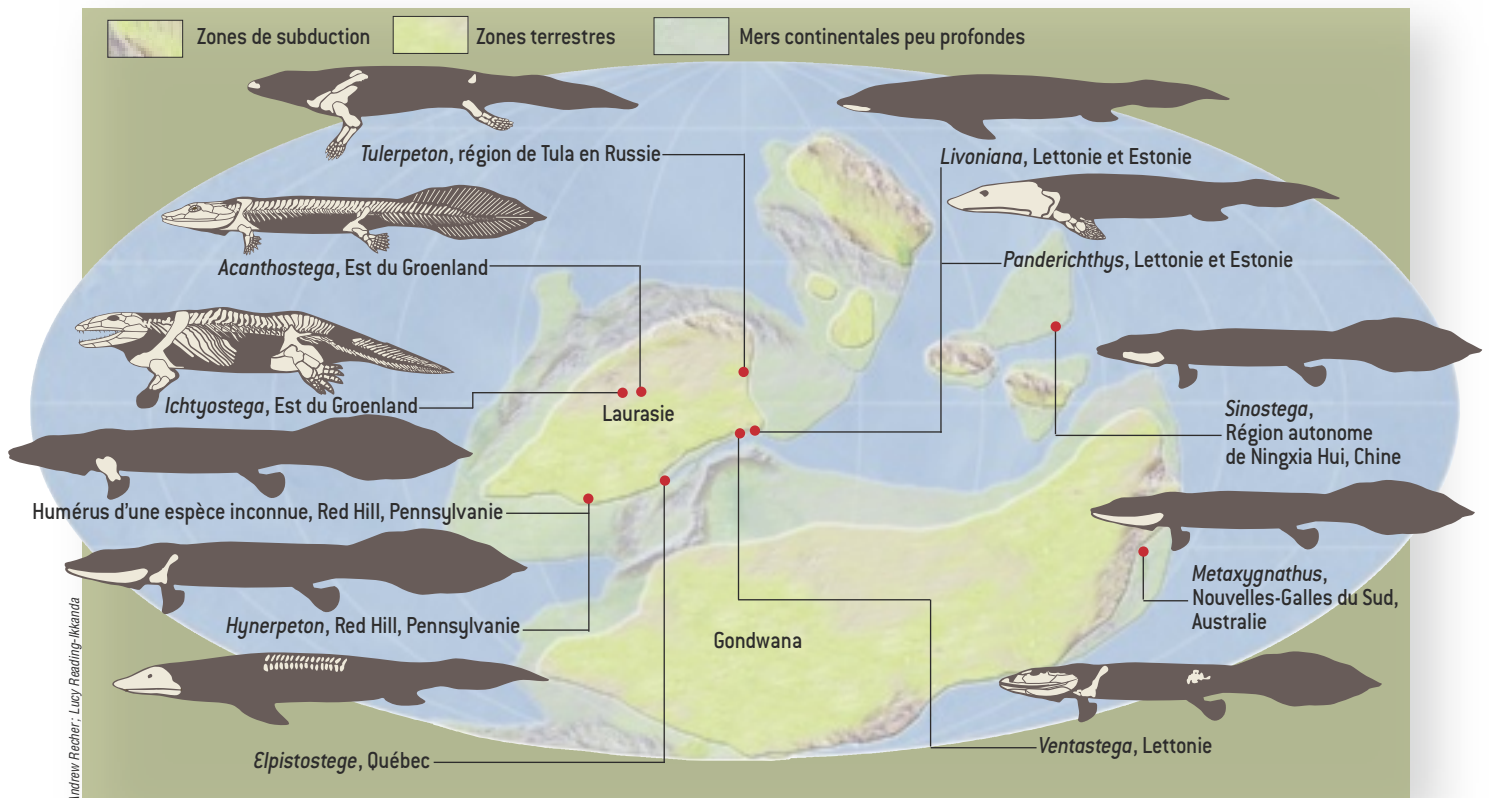
d'ores et déjà avéré que même chez les tétrapodomorphes, tel *Panderichthys*, la partie du crâne située derrière les yeux s'était déjà raccourcie. Le processus s'était produit grâce à un rétrécissement des capsules abritant l'oreille interne. Si, comme le suggèrent les données paléoenvironnementales, *Panderichthys* vivait dans des zones intertidales (soumises aux marées) ou dans des estuaires peu profonds, la diminution de l'oreille interne reflète l'influence croissante de la gravité sur le système vestibulaire, qui coordonne l'équilibre et l'orientation. Dans le même temps, une augmentation de la taille de la poche à air située au niveau de la gorge aurait contribué à l'amélioration des capacités auditives. Chez certains poissons modernes, cette poche d'air piège les ondes sonores, les empêchant de traverser directement le corps de l'animal, et les transmet à l'oreille interne par l'intermédiaire de certains os. Une telle poche de grande taille, propre à collecter les ondes sonores et à améliorer les capacités auditives, est déjà présente chez *Panderichthys*.

Non pas des culs-de-sac évolutifs, mais des adaptations spécifiques

Par ailleurs, les modifications de la région de l'oreille étaient étroitement liées à celles du système de branchies. Plus précisément, l'hyomandibulaire, l'os orchestrant chez les poissons les mouvements digestifs et respiratoires, a diminué en taille avant d'aller se loger dans un trou de la boîte crânienne, où il est devenu l'étrier, l'un des os de l'oreille. Chez les tétrapodes actuels, l'étrier amplifie les ondes sonores et les transmet du tympan à l'oreille interne, par l'intermédiaire de l'air de la gorge. Ainsi, chez les mammifères, qui sont dotés d'un système auditif perfectionné, l'étrier est l'un des trois osselets qui constituent l'oreille moyenne. Étant donné que l'étrier est déjà bien en place dès *Acanthostega*, un tétrapode du Dévonien supérieur (voir la figure 4) qui précède de peu la sortie des eaux, la première étape de cette conversion a été rapide. Il est possible que ce changement ait eu lieu au moment du passage des nageoires à des membres munis de doigts. Toutefois, des millions d'années se sont encore écoulés avant que l'étrier n'acquière son rôle de composant d'une oreille adaptée à la vie aérienne. Dans l'intervalle, chez les tétrapodes encore aquatiques, sans doute a-t-il fait office de composant structurel du crâne.

Ces divers changements du squelette conduisent à une vision plus réaliste des premiers tétrapodes. Oubliées les premières chimères maladroites qui n'étaient adaptées ni au milieu aquatique ni au milieu terrestre. Ce que l'on considérait naguère comme le résultat d'un processus d'évolution en cours – par exemple un membre ou une oreille incomplètement développée – correspondait en fait à des adaptations à part entière. Même si elles ne représentaient pas toujours des succès évolutifs, elles ont fourni des individus qui portaient à la conquête de nouvelles niches.

Dans l'ensemble, les tétrapodes et les poissons tétrapodomorphes trouvés jusqu'à présent étaient des animaux d'environ un mètre de longueur et chassaient n'importe quel invertébré ou poisson. Une exception toutefois : *Livoniana*, découvert en 2000 dans un musée letton par Per Erik Ahlberg, de l'Université d'Uppsala en Suède.



4. Des fossiles de tétrapodes primitifs et de poissons pré-curseurs des tétrapodes ont été retrouvés sur des sites aussi distants que le Nord-Ouest de la Chine et l'Est des États-Unis. En conséquence, il apparaît aujourd'hui que ces animaux occupaient l'ensemble des zones

tropicales et subtropicales des anciens supercontinents, la Laurasia et le Gondwana. Les premiers tétrapodes vivaient apparemment dans des environnements d'eau douce ou saumâtre, et non dans des environnements strictement marins.

Les fragments de sa mâchoire inférieure montrent qu'à la place des deux rangées de dents habituelles chez les poissons, *Livoniana* en avait sept. Nous ne savons pas précisément pourquoi *Livoniana* avait besoin d'une telle dentition, mais il est probable que son régime alimentaire différait de celui de ses cousins.

De nouvelles recherches sur le premier tétrapode dévonien jamais découvert, *Ichthyostega*, montrent que lui aussi s'écartait de la norme, contrairement aux idées reçues. La région de l'oreille et les parties associées de la boîte crânienne d'*Ichthyostega* ont longtemps laissé les chercheurs perplexes parce qu'elles présentent une construction ne ressemblant à celle d'aucun autre tétrapode ou poisson de quelque époque que ce fût. Toutefois, l'emploi d'un scanner après une nouvelle préparation du fossile nous a livré des indices intéressants : il semble qu'*Ichthyostega* avait une oreille hautement spécialisée, fonctionnelle sous l'eau. Au lieu d'avoir un tympan comme beaucoup d'animaux terrestres modernes, *Ichthyostega* avait, de chaque côté de l'arrière de la tête, une cavité dotée d'un toit et de parois latérales renforcées qui était probablement pleine d'air. Dans le fond membraneux de cette cavité se trouvait un hyomandibulaire en forme de cuiller, qui vibrait quand un son agitait l'air de la cavité, et transmettait les vibrations perçues à l'oreille interne par un trou dans la boîte crânienne. Une telle conformation suggère qu'*Ichthyostega* passait une grande partie de son temps dans l'eau. Une impression confirmée par la grande nageoire caudale de l'animal et par ses membres postérieurs ressemblant à des

nageoires. Pour autant, d'autres parties du squelette d'*Ichthyostega* traduisent sa capacité à se déplacer hors de l'eau. Ainsi, il possédait des épaules et des avant-bras puissants. Les côtes étaient larges et se chevauchaient, formant un corset empêchant la cage thoracique et les poumons de s'effondrer sous l'effet de la gravité à terre. Même construit ainsi, *Ichthyostega* ne se déplaçait probablement pas comme un vertébré terrestre classique, notamment parce que sa cage thoracique aurait entravé l'ondulation latérale du tronc typique du déplacement des tétrapodes.

Les épaules et les avant-bras puissants d'*Ichthyostega*

Contrairement aux poissons, à *Acanthostega* et aux autres tétrapodes primitifs, *Ichthyostega* avait des vertèbres dotées d'épines dorsales (apophyses) dont la direction changeait le long de la colonne vertébrale. Cela suggère que les muscles qu'elles soutenaient étaient spécialisés pour différentes tâches. Cet arrangement des apophyses est comparable à celui des mammifères actuels, mais inconnu chez les autres tétrapodes du Dévonien. Ainsi, il semble qu'*Ichthyostega* ondoyait dans un plan vertical, contrairement aux poissons qui ondulent dans un plan horizontal. Ses membres postérieurs en forme de pagaies ne jouaient probablement aucun rôle dans la locomotion. Ce sont donc essentiellement les solides membres antérieurs reliés à de puissantes épaules qui

permettaient à l'animal d'avancer. On peut imaginer qu'*Ichthyostega* se mouvait comme un phoque sur terre, redressant d'abord le dos, puis avançant simultanément ses deux membres avant, et traînant finalement le reste vers l'avant.

Selon notre analyse, *Ichthyostega* est le plus ancien des vertébrés connus présentant des adaptations pour une locomotion autre que la nage. Il est impossible d'établir avec certitude son mode de vie, notamment ce qu'il faisait sur les rives. Y mangeait-il des poissons échoués? Y pondait-il? Ou au contraire, se nourrissait-il et se reproduisait-il dans l'eau? Quoi qu'il en soit, la lignée *Ichthyostega* était vouée à disparaître puisque tous les fossiles de cette espèce mis au jour ont plus de 360 millions d'années. Il est de plus en plus probable que son cas n'est pas isolé: de nombreuses formes de tétrapodes existaient au Dévonien, mais ont disparu et nous pouvons nous attendre à découvrir de nouveaux fossiles surprenants.

Les découvertes des 20 dernières années nous ont aussi fourni des indices sur les lieux et sur la période qui ont été le cadre de l'évolution de ces tétrapodes. Pour commencer, nous situons désormais leur apparition à la fin du Dévonien moyen dans une fourchette étroite comprise entre 375 et 380 millions d'années. Ensuite, nous avons aussi montré qu'ils étaient répartis sur tout le globe, aussi bien sur les terres qui devaient devenir la Chine ou l'Australie (où ont été exhumées des créatures telles que *Sinos-tega* et *Metaxygnathus* respectivement) que dans l'Est des États-Unis, où ont été découverts l'humérus de Red Hill et un animal baptisé *Hynnerpeton*. En replaçant les sites des découvertes sur une carte paléogéographique de l'époque, on constate que ces animaux occupaient toute la zone tropicale et subtropicale d'un supercontinent composé de la Laurasie au Nord et du Gondwana au Sud. Leur présence sur la quasi-totalité des régions à climat chaud atteste du succès évolutif de ces créatures.

Des tétrapodes omniprésents

Au sein même de ces zones, les tétrapodes ont investi des environnements variés. Les dépôts de l'Est du Groenland, qui ont été les premiers à nous livrer des spécimens de tétrapodes, indiquent que la zone était autrefois un vaste bassin fluvial dominé par des crues périodiques alternant avec des périodes plus sèches. Le fleuve était alimenté par de l'eau douce, et c'est sur cette base que l'on a imaginé l'environnement où évoluaient les tétrapodes. Mais la découverte de créatures telles que *Ventastega* et *Tulerpeton*, dans des dépôts correspondant à des environnements salins, a remis en cause cette idée reçue. Le site de Red Hill en Pennsylvanie s'est révélé particulièrement riche en indices sur le cadre de vie des tétrapodes, livrant les restes de nombreuses espèces de poissons, d'invertébrés et de plantes. Comme à l'Est du Groenland, il correspond à un bassin fluvial. Pourtant, les études paléoenvironnementales suggèrent que cette région avait un climat tempéré, plutôt qu'un climat de type mousson comme au Groenland. En d'autres termes, les premiers tétrapodes étaient peut-être encore plus répandus que nous ne le pensions.

Nous avons encore beaucoup à apprendre sur les changements anatomiques qui ont accompagné l'essor des

tétrapodes. Bien que les biologistes évolutionnistes aient maintenant une hypothèse raisonnable pour expliquer l'évolution des épaules et des membres antérieurs, nous n'avons toujours pas d'explication satisfaisante de l'origine des membres postérieurs robustes (caractéristique des tétrapodes), car aucun des fossiles découverts jusqu'à présent n'apporte d'indices à ce sujet (voir la figure 4). Seuls des spécimens d'*Ichthyostega* et d'*Acanthostega* ont préservé cette partie de l'anatomie, et chez ces deux animaux les membres postérieurs sont déjà trop bien formés pour révéler comment ils se sont développés. Selon toute vraisemblance, il n'y a pas de scénario unique susceptible de rendre compte de toutes les étapes de la transition. Par ailleurs, nous souhaitons obtenir une image plus précise de l'ordre dans lequel les changements du squelette se sont produits: quand s'inscrit l'évolution du membre postérieur par rapport à celles du membre antérieur et de l'oreille, par exemple?

Nouvelle utilisation d'anciens gènes

La découverte de fossiles supplémentaires apportera des réponses à certaines de ces énigmes morphologiques. Dès à présent, l'étude des mécanismes génétiques contrôlant la formation des branchies chez les poissons et de la région du cou chez les mammifères et les oiseaux commence à apporter les premiers éléments. Nous avons ainsi appris que les tétrapodes ont perdu tous les os qui soutiennent les branchies chez les poissons, mais que les gènes qui commandent leur formation sont encore présents chez la souris, où ils fonctionnent différemment. Nous avons également établi que dans la région du cou, les voies biochimiques qui président au développement de membres ont cessé de fonctionner. Bien que les biologistes puissent facilement provoquer le développement de membres supplémentaires sur le flanc d'un tétrapode, cela n'est pas possible dans le cou. Quelque chose s'est produit quand les tétrapodes ont acquis leur cou, empêchant les membres d'y pousser.

Quelles seront les questions importantes à l'avenir? Parmi les nombreux contextes environnementaux qui nous ont livré des fossiles de tétrapodes, il serait particulièrement intéressant de savoir lequel a vu naître les tout premiers représentants de ce groupe. Nous aimerions également comprendre quelles pressions environnementales étaient à l'œuvre à chaque phase de la transition, tout particulièrement celle qui a enclenché la conquête de la terre.

Jennifer CLACK est paléontologue à l'Université de Cambridge, en Grande-Bretagne.

J. CLACK, *The emergence of early tetrapods*, in *Paleogeography, paleoclimatology, paleoecology*, à paraître.

J. CLACK, *From fins to fingers*, in *Science*, vol. 304, pp. 57-58, 2004.

J. CLACK, *Gaining ground: the origin and evolution of tetrapods*, Indiana University Press, 2002.