

que la Terre n'ait pas été visitée depuis au moins un million d'années. En d'autres termes, il n'est pas improbable que nous nous trouvions du côté solitaire de l'équation.

À l'inverse, ce scénario implique qu'ailleurs dans la Galaxie, il existe des amas, des archipels d'espèces interstellaires pour lesquelles la norme est d'avoir régulièrement des voisins ou des visiteurs cosmiques. De notre point de vue, les hypothèses adoptées pour obtenir ce résultat nous semblent raisonnables: il suffit d'un décompte des planètes habitables (ce que les spécialistes des exoplanètes étudient actuellement) et de prendre en compte les mouvements des étoiles dans la Voie lactée. Certes, il est nécessaire de faire des hypothèses sur la faisabilité du voyage interstellaire et la probabilité qu'une espèce l'entreprenne. La longévité des civilisations est une inconnue, mais une question très étudiée surtout à l'heure où nous, Terriens, tentons de régler nos propres problèmes de durabilité planétaire.

Il y a aussi la possibilité que nous découvririons des preuves de l'existence d'archipels stellaires colonisés. Une nouvelle stratégie intéressante consisterait à cibler nos recherches

d'intelligence et de technologie extraterrestre non pas sur des exoplanètes individuelles connues, mais plutôt sur des régions galactiques dont la topographie stellaire se prêterait à l'expansion stellaire ou aux amas. Jusqu'à récemment, notre carte tridimensionnelle de l'espace galactique était très limitée, mais avec des instruments tels que l'observatoire spatial *Gaia*, qui cartographie un milliard d'objets astronomiques et de mouvements stellaires, nous pourrions être en mesure de cartographier de façon plus réaliste ces «points chauds».

En fin de compte, le paradoxe de Fermi pourrait avoir une explication assez simple. Un monde habitable et habité tel que la Terre peut très bien rester longtemps sans aucune visite (de la même façon que Pitcairn a été inoccupée pendant trois siècles), même si la Galaxie regorge de formes de vie technologiquement avancée et d'explorateurs interstellaires. La Terre pourrait simplement connaître une période transitoire d'isolement avant d'être balayée à nouveau par une vague cosmique de vie pangalactique. La vraie question est de savoir si la civilisation humaine sera toujours là quand cela se produira. ■



**MUSÉUM  
NAT HIST  
NATURELLE**

**pour  
que  
nature  
vive**

LA SÉRIE AUDIO  
POUR COMPRENDRE  
LE VIVANT ET  
NOTRE PLANÈTE

**SCIENCE**

**Biodiversité, le saut dans l'inconnu**  
avec Bruno David, paléontologue et biologiste,  
président du Muséum national d'Histoire naturelle

**Une planète, une santé**  
avec Coralie Martin, chercheuse en parasitologie  
à l'INSERM et au Muséum

**Cuisiner la nature**  
avec Christophe Lavelle, chercheur en science  
de l'alimentation au CNRS et au Muséum

**Sommes-nous trop nombreux sur terre ?**  
avec Gilles Pison, démographe, professeur  
au Muséum

**Être(s) vivant(s) depuis 3 milliards  
et demi d'années**  
avec Sylvie Crasquin, paléontologue, directrice  
de recherche au CNRS et au Muséum

**Le Printemps silencieux aura-t-il lieu ?**  
avec Grégoire Loïs, écologue à l'Office français  
de la biodiversité et au Muséum

À écouter sur  
les plateformes de podcasts  
et sur <https://bit.ly/Museum-PQNV>

  **BIODIVERSITÉ,  
TOUS VIVANTS !**

## L'ESSENTIEL

> Il a longtemps été difficile de déterminer comment les mains des animaux à quatre membres ont évolué à partir des nageoires de leurs ancêtres poissons, du fait de la rareté des fossiles documentant la transition.

> La récente découverte d'un squelette complet d'un poisson

vieux de 375 millions d'années bouleverse les connaissances sur l'origine des mains et l'émergence des tétrapodes.

> Les doigts seraient apparus avant la sortie des eaux, chez des poissons osseux capables d'inspirer de l'air hors de l'eau.

## LES AUTEURS



**JOHN A. LONG**  
professeur de paléontologie  
à l'université Flinders,  
à Adélaïde, en Australie  
méridionale



**RICHARD CLOUTIER**  
professeur de biologie  
évolutive à l'université  
du Québec à Rimouski

# Quand les poissons avaient des doigts

Un fossile remarquable révèle que les doigts sont apparus avant que les vertébrés ne quittent l'eau et ne colonisent la terre ferme.





*Elpistostege watsoni*, un poisson de 375 millions d'années proche des vertébrés à quatre pattes, comportait dans ses nageoires pectorales des os de doigts probablement capables de supporter son poids hors de l'eau.

Une paume ramifiée en cinq doigts, une disposition à la fois souple et solide – capable de jouer du piano, brandir un marteau ou réconforter : la main est au centre de la plupart de nos tâches quotidiennes, de l’habillage à la conduite en passant par la cuisine et l’écriture de textos. Pourtant, d’un point de vue évolutif, elle reste très mystérieuse, en particulier quant au premier stade de son origine. D’autres animaux à quatre membres – des « tétrapodes » – ont des mains dont l’apparence et le fonctionnement diffèrent beaucoup des nôtres. Chez les oiseaux et les chauves-souris, elles aident à former de délicates ailes ; chez les éléphants, elles soutiennent des pattes aussi grosses que des troncs d’arbre. Mais la structure de base est la même, comme l’a noté Charles Darwin en 1859 dans *L’Origine des espèces* : « Quoi de plus curieux que le fait que la main de l’homme, formée pour attraper, celle de la taupe faite pour creuser, la jambe du cheval, la palette du marsouin, et l’aile de la chauve-souris soient toutes construites selon le même patron et doivent inclure les mêmes os dans les mêmes positions relatives ? »

Darwin a proposé une explication élégante : ces divers animaux partagent ce patron parce qu’ils ont évolué à partir d’un ancêtre commun qui présentait des membres munis de doigts. Depuis, les biologistes de l’évolution ont rassemblé des preuves issues de la paléontologie, de la génétique et de l’embryologie qui lui ont donné raison. Ils ont mis en lumière l’ascendance commune des tétrapodes, qui ont évolué à partir de poissons osseux ; ils ont montré que les os qui composent la main humaine se retrouvent aussi chez les grenouilles, les oiseaux et les baleines ; et ils ont identifié certains des gènes qui contrôlent le développement des mains, des ailes et des nageoires, entre autres.

Néanmoins, le premier chapitre de cette histoire – où la main et le poignet ont évolué à partir d’os dans la nageoire d’un poisson ancestral – est au mieux resté obscur, par manque de fossiles assez complets d’animaux de transition entre les poissons osseux entièrement aquatiques et les tétrapodes terrestres. En mars dernier, cependant, nous avons décrit un fossile extraordinaire – le squelette complet d’un poisson vieux de 375 millions d’années, *Elpistostege watsoni* – qui fournit de précieux indices pour écrire ce chapitre.

## DES ORIGINES OBSCURES

Jusque récemment, la compréhension que les scientifiques avaient de la transition entre les poissons et les premiers tétrapodes reposait principalement sur plusieurs fossiles spectaculaires semblant relier ces deux groupes. L’un d’eux est un fossile de *Panderichthys*

*rhombolepis*, un poisson de la Baltique remontant au Dévonien moyen à supérieur (il y a environ 384 à 379 millions d’années). Avec son humérus allongé (l’os du bras chez les tétrapodes), ses grands radius et cubitus (les os de l’avant-bras) et un patron du crâne semblable à celui des tétrapodes, *Panderichthys* offrait les premiers indices que, de tous les poissons décrits, son groupe – les elpistostégaliens, du nom d’un fossile du genre *Elpistostege* alors mal connu, découvert dans l’est du Canada – était le plus proche des tétrapodes.

En 2006, Neil Shubin, de l’université de Chicago, et ses collègues ont annoncé la découverte, dans l’Arctique canadien, d’un autre fossile clé de poisson elpistostégalien, *Tiktaalik roseae*, vieux de 380 millions d’années. *Tiktaalik* a changé la donne en fournissant une série de nouvelles données, lesquelles montraient que la nageoire pectorale était très perfectionnée chez ce poisson – plus que chez tout autre fossile connu – avec à la fois des os du bras bien développés et des articulations mobiles du poignet. Son crâne présentait aussi des caractères distinctifs, notamment un long museau plat et une boîte crânienne spécialisée – des traits communs aux tétrapodes.

# Il manquait un trait aux elpistostégaliens : des doigts

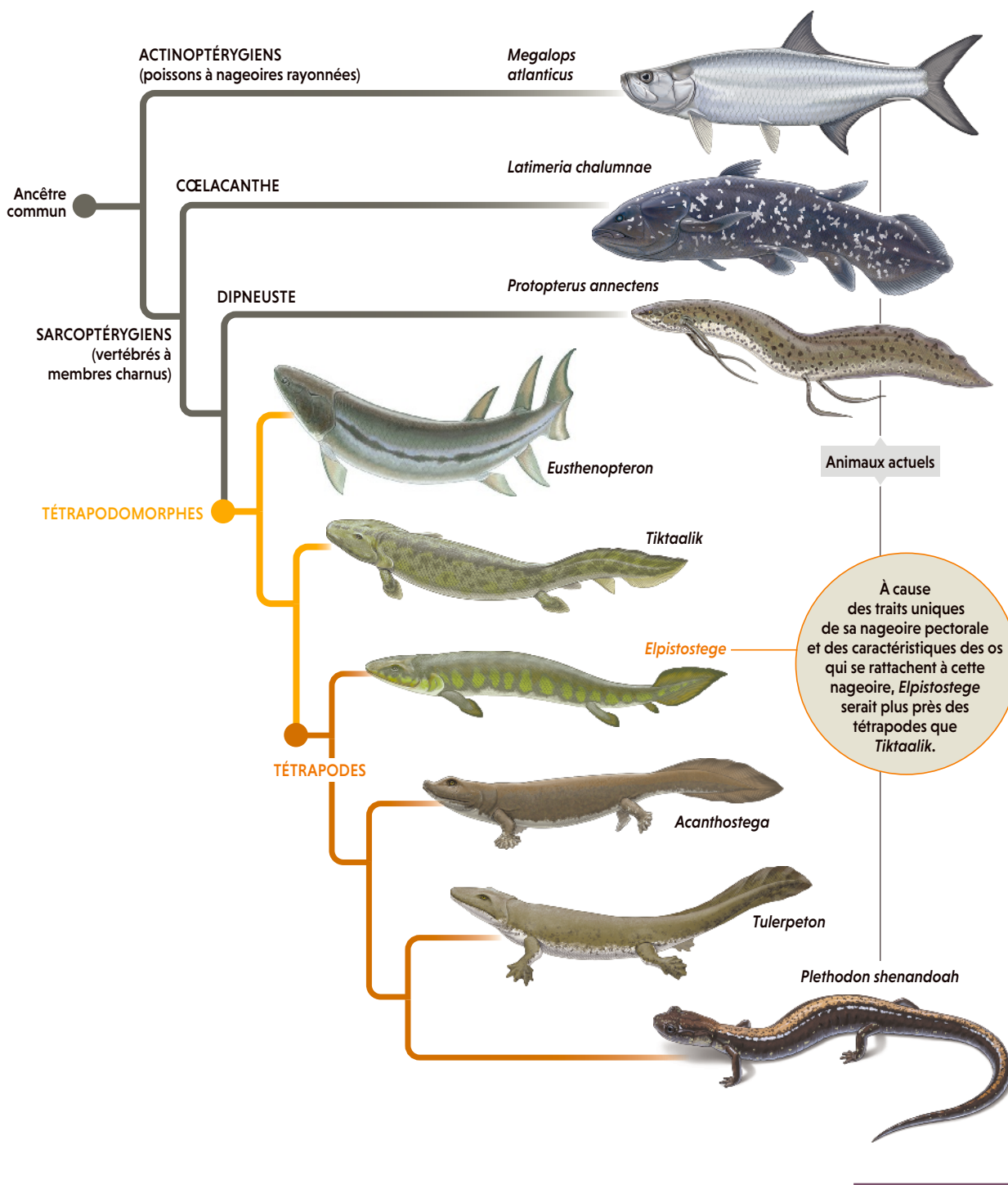
Ensemble, ce fossile et les autres connus d’elpistostégaliens suggéraient qu’un certain nombre de traits caractéristiques des tétrapodes provenaient de leurs prédécesseurs ichtyens, dont des os du bras et des articulations compatibles avec la vie hors de l’eau. Mais il manquait un trait à ces poissons : des doigts. Dans le cas de *Panderichthys*, de nombreux chercheurs avaient d’abord vu des os de doigts rudimentaires dans certains éléments osseux, mais l’hypothèse avait ensuite été rejetée. Quant au fossile de *Tiktaalik*, l’extrémité de ses nageoires pectorales était incomplète ; or c’était à cet endroit que l’on aurait pu trouver d’éventuels os de doigts. Les preuves disponibles ont conduit les experts à conclure que les doigts ne faisaient pas partie de la transformation initiale des nageoires en membres. Au contraire, ils semblaient être apparus plus tard, après que les tétrapodes ont gagné la terre ferme.

>

## NOTRE ARRIÈRE- ARRIÈRE- GRAND POISSON?

**P**our comprendre comment le poisson fossile récemment découvert, *Elpistostege*, est apparenté aux autres vertébrés, les auteurs l'ont comparé à 42 autres espèces en se concentrant sur leurs caractéristiques communes et distinctives. L'analyse indique qu'*Elpistostege* occupe une position clé dans l'arbre de l'évolution :

il est le plus proche parent poisson connu du groupe couronne des tétrapodes – le groupe constitué de tous les animaux à quatre membres et de leur dernier ancêtre commun. Cette découverte suggère qu'*Elpistostege* est très proche de la lignée qui a donné naissance aux tétrapodes actuels (dont les humains), voire en fait partie.





> En science, cependant, le savoir est susceptible de changer à la lumière de nouvelles preuves. Notre fossile d'*Elpistostege* nous a conduits à l'une d'elles. Exhumé en 2010 à Miguasha, au Québec, un site du patrimoine mondial de l'Unesco, ce fossile est un spécimen de l'espèce même qui a donné son nom aux elpistostégaliens. À la grande différence qu'il est complet et en parfait état. Ce qui nous a amenés à proposer une théorie différente sur la façon dont les doigts sont apparus et ont donné naissance à la main, structure qui persiste chez plus de 33 800 espèces de tétrapodes actuels, dont les humains.

## DANS LES FALAISES DE MIGUASHA

Pour comprendre le rôle d'*Elpistostege* dans ce changement de perspective, il est utile de se pencher sur l'histoire de sa découverte. Au cours de l'été 1937, deux jeunes paléontologues britanniques écumaient les falaises de la baie des Chaleurs, le long de la côte sud de la péninsule gaspésienne, dans l'est du Canada. Thomas Westoll et William Graham-Smith cherchaient des fossiles du Dévonien et ces falaises étaient connues comme un eldorado dans le domaine. Des collectionneurs locaux assistaient les paléontologues dans leurs recherches et leur vendaient parfois des fossiles. L'un de ceux que Westoll acquit était un petit fragment de toit crânien qui deviendrait une pierre angulaire de notre compréhension de la transition entre les poissons et les tétrapodes.

À l'époque, les scientifiques soupçonnaient déjà que les tétrapodes avaient évolué à partir des poissons dits «à nageoires charnues» – un groupe d'animaux aux nageoires lobées et puissantes, qui compte le coelacanth et le dipneuste parmi ses représentants actuels. Mais il leur manquait des fossiles d'anatomie intermédiaire pour renforcer ce lien. Le toit crânien que



Westoll avait acquis était susceptible d'aider à combler cette lacune. Vu la forme des os du crâne, Westoll pensait qu'il s'agissait du crâne longtemps recherché d'un amphibien primitif du Dévonien. Il nomma ce spécimen *Elpistostege watsoni*, du grec «espoir» et «toit». Dans un court article publié en 1938, Westoll soutint que le fossile offrait «une transition parfaite» entre les poissons à nageoires charnues et les premiers animaux à quatre pattes.

Les paléontologues ont accueilli avec scepticisme cet argument fondé sur un fragment de crâne. Ils sont alors venus de toute l'Europe et de l'Amérique pour collecter des fossiles sur les falaises de la baie des Chaleurs, aujourd'hui connue comme le parc national de Miguasha. Mais aucun de ces chercheurs n'a trouvé de nouveau spécimen d'*Elpistostege*.

Cependant, quelque trente ans après la publication de Westoll, un heureux hasard est intervenu. Allan Parent, un collectionneur local de fossiles, a découvert le museau d'un crâne incomplet dans les falaises de Miguasha. Ce



Le squelette complet d'*Elpistostege watsoni* (en haut), découvert dans le parc national de Miguasha, au Québec, vieux de 375 millions d'années, est le premier fossile de poisson de la transition poisson osseux - tétrapode dont la nageoire pectorale est entièrement préservée (en bas). Dans ses nageoires, il présente des os de doigts similaires à ceux qui composent les doigts humains.

fragment est resté caché dans sa collection privée jusqu'à sa mort. Mais, en 1983, le frère de Parent a montré le museau au directeur du parc de Miguasha, Marius Arsenault, qui à son tour a fait appel à Hans-Peter Schultze, un spécialiste des poissons fossiles de l'université du Kansas, pour l'identifier. Hans-Peter Schultze a immédiatement compris son importance : les similitudes entre la disposition et la forme des os crâniens conservés dans ce fossile et le toit crânien de Westoll ont montré qu'ils appartenaient à la même espèce.

Avec ces informations supplémentaires sur l'anatomie de l'animal, les idées sur son identité ont commencé à changer. Les traits du nouveau museau suggéraient qu'*Elpistostege* n'était pas un amphibien, mais un poisson à nageoires charnues très perfectionné. Dans leur article de 1985 décrivant le museau, Hans-Peter Schultze et Marius Arsenault ont suggéré qu'il était étroitement apparenté à *Panderichthys*. Ils ont aussi abordé le cas d'un autre spécimen énigmatique, un fossile contenant une plaque d'écailles et quelques vertèbres que le biologiste responsable de l'interprétation à Miguasha, Marc Brassard, et l'un de nous (Richard Cloutier) avaient trouvés quelques années auparavant dans les mêmes falaises. Compte tenu des similitudes entre les textures de la surface des écailles de ce fossile et du museau, Hans-Peter Schultze et Marius Arsenault ont proposé qu'il s'agissait aussi d'un spécimen d'*Elpistostege*.

L'attribution de ce fossile au genre *Elpistostege* était importante. En plus d'être le seul matériel alors connu documentant d'autres parties que la tête de l'animal, il avait un autre atout : une provenance stratigraphique détaillée. En effet, si l'on ignorait de quelle couche rocheuse provenaient le toit crânien et le museau, Marc Brassard et Richard Cloutier avaient en revanche noté l'emplacement stratigraphique exact du fossile qu'ils avaient trouvé :

90 mètres au-dessus des couches inférieures d'une unité géologique particulière connue sous le nom de « formation d'Escuminac ».

Les années suivantes, Richard Cloutier et ses collaborateurs sont revenus plusieurs fois dans cette partie de la formation d'Escuminac pour y chercher d'autres restes d'*Elpistostege* – en vain. Les preuves géologiques et fossiles rassemblées leur ont quand même permis de préciser l'environnement de l'animal, un canal qui alimentait un estuaire. Une image d'*Elpistostege* a émergé, celle du plus grand poisson – et donc probablement du plus grand prédateur – d'eaux qu'il partageait avec une vingtaine d'autres espèces de poissons.

Finalement, ces données paléocéologiques ont pris une nouvelle dimension. Le 4 août 2010, en fin d'après-midi, alors qu'il était en patrouille à Miguasha, le garde et naturaliste du parc, Benoît Cantin, a trouvé sur la plage, au pied des falaises, un fragment inhabituel de queue de poisson fossilisée, incrusté dans les couches rocheuses inférieures de la formation d'Escuminac. Le lendemain matin, Benoît Cantin, accompagné de deux guides naturalistes, a mis au jour le reste de l'animal. C'est le plus grand fossile jamais découvert dans la formation d'Escuminac et sans doute le plus important : un squelette complet d'*Elpistostege* de 1,57 mètre de long.

## VOIR À TRAVERS LA PIERRE

Quelques jours plus tard, on invitait Richard Cloutier à l'étudier. Comme la plus grande partie du squelette était encore enfouie dans la roche, la première étape a consisté à l'examiner plus précisément en utilisant la tomographie aux rayons X assistée par ordinateur. Richard Cloutier a recruté Isabelle Béchard, une de ses anciennes étudiantes, pour l'aider à analyser le spécimen à l'aide d'un tomodensitomètre non médical de l'Institut national de la recherche scientifique (INRS), au Québec. L'image obtenue a montré que le spécimen était complet – le moindre os avait été préservé. Toutefois, la résolution était insuffisante pour révéler la structure interne des os. C'est ainsi qu'*Elpistostege* a voyagé quelque 3900 kilomètres au sud, jusqu'au service de tomographie assistée par ordinateur de l'université du Texas à Austin, où chaque morceau de fossile a été scanné avec la plus grande précision disponible à l'époque.

Puis Richard Cloutier et ses collègues ont commencé le méticuleux travail de préparation du fossile en retirant peu à peu la roche environnante pour exposer les os. Ils ont effectué ce travail sur un modèle du fossile fondé sur les images de tomographie ainsi que sur le fossile lui-même. Après quelques mois, le corps et le crâne ont émergé de la roche, à la fois virtuellement et concrètement. L'ensemble du spécimen était incroyable, mais ses nageoires pectorales ➤

ont suscité une excitation particulière, car personne n'avait jamais vu une nageoire pectorale complète d'elpistostégien auparavant. À l'intérieur des nageoires, on distinguait de nombreux éléments du squelette, entourés d'écailles et de rayons osseux. À première vue, la nageoire pectorale d'*Elpistostege* ressemblait beaucoup à celle de *Tiktaalik*. Toutefois, elle paraissait contenir des os supplémentaires. De quoi s'agissait-il ?

Les années suivantes, Richard Cloutier et Isabelle Bécharde ont présenté des résultats préliminaires de leurs analyses à des collègues lors de congrès scientifiques. C'est après une telle présentation, en 2014 à la Société de paléontologie des vertébrés, à Berlin, que Richard Cloutier et l'un de nous (John Long) ont décidé de collaborer.

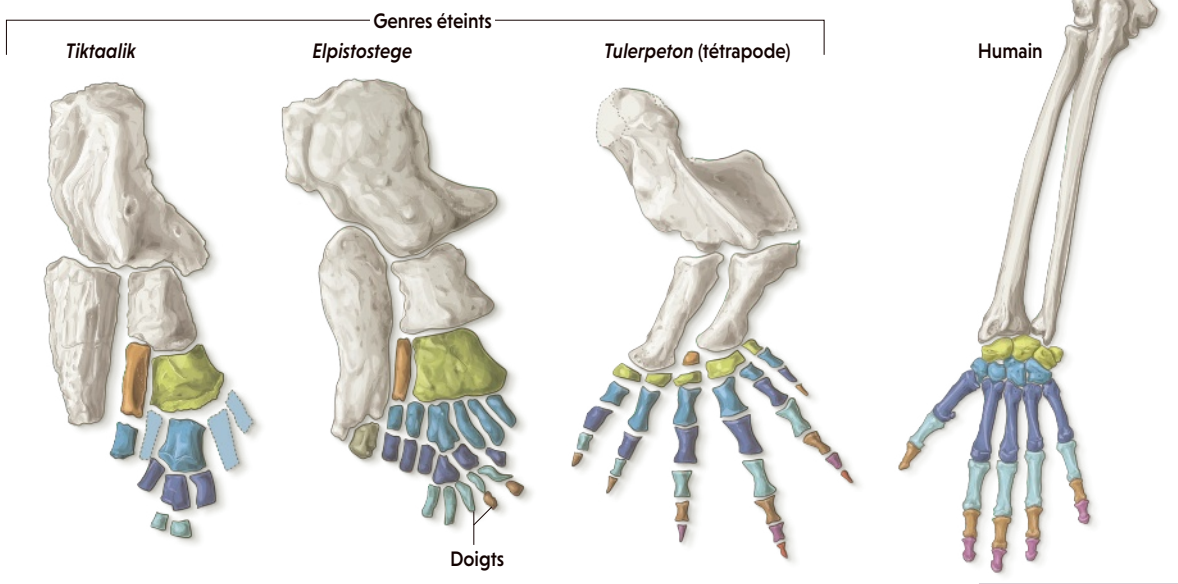
John Long travaillait depuis de nombreuses années sur des fossiles de poissons du Dévonien issus de la formation de Gogo, en Australie occidentale. Les squelettes de ces anciens poissons sont parfaitement conservés en trois dimensions, et les tissus mous de certains spécimens sont aussi particulièrement bien préservés. Pour étudier ces fossiles, situés à l'intérieur de nodules de calcaire, John Long et ses collègues

avaient l'habitude de dissoudre la roche en les plaçant dans des bains acides. Mais, plus récemment, ils se sont tournés vers la tomographie et l'imagerie à l'aide du rayonnement synchrotron assistées par des logiciels perfectionnés. Ces techniques leur permettent d'élucider la structure anatomique fine des fossiles avant qu'ils ne soient plongés dans des bains d'acide et ainsi de garder une empreinte des tissus mous préservés avant leur destruction par l'acide. Par sa conservation remarquable, le nouveau spécimen d'*Elpistostege* semblait un candidat idéal pour cette nouvelle approche.

En 2014, John Long s'est rendu au laboratoire de Richard Cloutier au Québec et a commencé à travailler avec son équipe sur la meilleure façon de traiter les données d'imagerie de ce poisson. Après plusieurs essais avec différents types de données et de logiciels, nous avons finalement trouvé une combinaison gagnante qui nous permettrait d'isoler et d'étudier numériquement chaque os. Alice Clement, de l'université Flinders, en Australie, ainsi que Roxanne Noël et Vincent Roy, alors étudiants en master sous la direction de Richard Cloutier, ont poursuivi ce travail.

## DES NAGEOIRES AUX PATTES

**P**endant des décennies, les scientifiques ont cru que les mains étaient des adaptations à la vie terrestre apparues chez les tétrapodes, car les plus anciens os de main connus provenaient de tétrapodes anciens comme *Tulerpeton*, et non de poissons ressemblant à des tétrapodes comme *Tiktaalik*. Dans la nageoire du poisson fossilisé *Elpistostege*, des os représentent au moins deux, voire cinq doigts. Ces os sont homologues de ceux que l'on trouve dans les mains des tétrapodes actuels, dont font partie les humains. Cette découverte montre que les doigts ont commencé à apparaître chez des poissons aquatiques avant d'être sélectionnés chez les tétrapodes du fait des avantages qu'ils conféraient à terre.



Quand Alice Clement a commencé à segmenter la nageoire pectorale, nous étions tenus en haleine. Cet organe contenait forcément des indices clés sur la transition entre les nageoires et les membres. Les résultats préliminaires n'ont pas déçu. Ils ont non seulement confirmé les résultats de tomographie suggérant la présence d'os supplémentaires dans la nageoire d'*Elpistostege*, mais aussi montré ces os de façon beaucoup plus détaillée. On voyait à présent que le fossile comprenait une série inattendue de nombreux petits os très serrés. Généralement, l'extrémité du squelette de la nageoire pectorale contient de petits os nommés «radiaux» qui supportent les rayons de nageoire. Les os les plus évidents dans cette partie de la nageoire d'*Elpistostege* étaient au bon endroit pour être des radiaux, mais leur nombre important ainsi que la disposition de certains en rangées distinctes suggéraient que ces derniers étaient autre chose. Il était très tentant d'y voir des os de doigts semblables à ceux des tétrapodes. À l'appui de cette hypothèse, nous avons identifié deux doigts, chacun composé de deux os articulés, ainsi que trois autres doigts possibles constitués chacun d'un seul os.

Pourquoi notre argument est-il plus convaincant que celui des os de doigts rudimentaires dans les nageoires pectorales de *Panderichthys*? Les supposés os de doigts de *Panderichthys* sont de forme irrégulière et aucun ne présente d'articulations avec d'autres, du type de celles qui relient les os des doigts – ou phalanges – dans la main humaine. D'après la comparaison avec les os de la nageoire d'*Elpistostege*, il est probable qu'ils soient équivalents à certains os carpiens des poignets des tétrapodes.

## DES POISSONS HORS DE L'EAU

Pendant que l'équipe finissait d'isoler la nageoire et la ceinture (les os qui se connectent aux nageoires) pectorales afin d'étudier chaque os sous tous ses aspects, nous avons aussi commencé à décrire les caractéristiques internes du crâne et du neurocrâne, la partie qui entoure le cerveau. Ce travail nous aiderait à mieux comprendre non seulement l'anatomie d'*Elpistostege*, mais aussi ses liens de parenté avec les autres poissons primitifs et les tétrapodes.

Pour déterminer la place d'*Elpistostege* dans l'arbre de l'évolution, nous devons le comparer avec d'autres espèces en examinant les traits distinctifs qu'ils partageaient. En collaboration avec Mike Lee, de l'université Flinders, un expert des méthodes de détermination des liens de parenté entre espèces, nous avons effectué une analyse phylogénétique de 202 caractéristiques chez 43 espèces. Nous avons alors constaté avec stupéfaction qu'*Elpistostege* paraissait plus étroitement apparenté au groupe couronne des tétrapodes – le groupe qui comprend tous les tétrapodes vivants et leur dernier ancêtre commun – que ne l'est

*Tiktaalik*, quoique de peu. Notre hypothèse est que les caractères uniques de la nageoire pectorale d'*Elpistostege* (en l'absence de nageoire complète de *Tiktaalik*), ainsi que quelques traits récemment découverts dans la ceinture pectorale, ont suffi à rapprocher *Elpistostege* des tétrapodes dans l'arbre de l'évolution.

# Nous avons identifié deux doigts composés de deux os articulés

En combinant les informations obtenues sur le squelette d'*Elpistostege* et celles concernant sa place dans l'arbre de l'évolution, nous avons reconstruit l'apparition du plan de base des mains des tétrapodes. La présence, dans la nageoire pectorale d'*Elpistostege*, de petites rangées d'os que nous avons identifiées comme des doigts montre que cette organisation est apparue au début du Dévonien tardif, il y a plus de 380 millions d'années, chez des poissons à nageoires charnues évolués. Ces structures servaient probablement à supporter leur poids, car le fait d'avoir de nombreux petits os alignés dans cette région aurait donné à la partie extérieure de la nageoire robuste la souplesse nécessaire pour pousser le poisson vers le haut.

Quel aurait été le bénéfice d'une telle manœuvre? Le crâne d'*Elpistostege* fournit un indice: à l'arrière de la tête se trouvent deux grands trous nommés «spiracles». Certains poissons modernes qui respirent de l'air ont des spiracles similaires. Pendant longtemps, un doute a subsisté sur la fonction de ces trous. Dans une étude publiée en 2014, John Long a donc travaillé avec une équipe d'ichtyologistes de l'institut d'océanographie Scripps, à La Jolla, en Californie, pour la déterminer. En analysant les spiracles de bichirs *Polypterus* vivants (des poissons africains d'eau douce), nous avons montré qu'ils sont indispensables pour respirer l'air. En supposant que les spiracles d'*Elpistostege* aient eu la même fonction, la capacité de soulever son corps aurait constitué un avantage pour sortir la tête de l'eau dans les rivières peu profondes et l'estuaire où vivait ce poisson.

Par ailleurs, *Elpistostege* n'était pas nécessairement limité au domaine aquatique. Aujourd'hui, les dipneustes et certains poissons-chats sont capables de se propulser sur la ➤

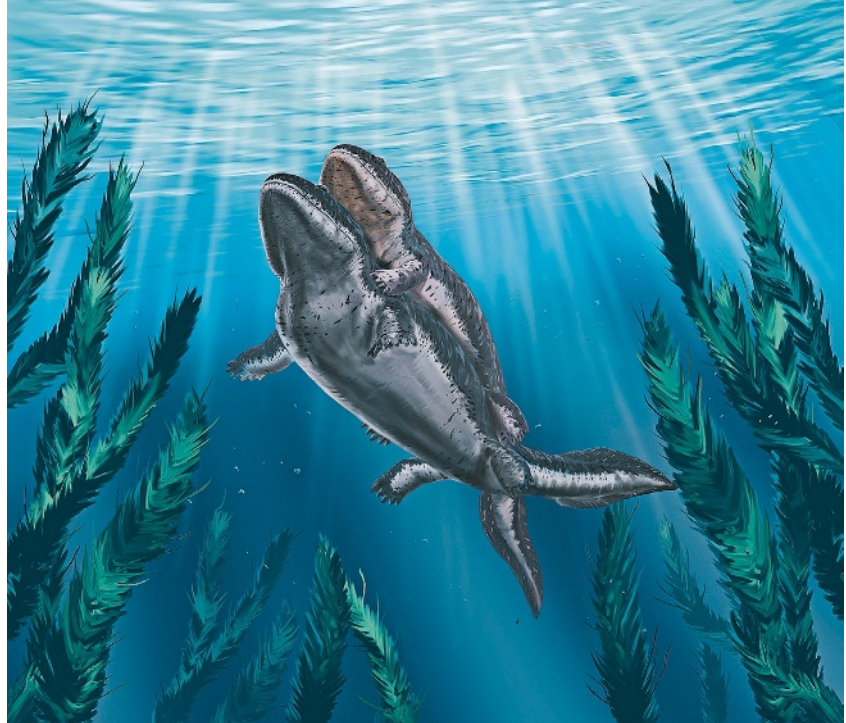
## POISSON OSSEUX OU TÉTRAPODE, QUI EST SORTI DES EAUX ?

**L**a découverte de doigts dans les nageoires d'*Elpistostege* est intéressante à plus d'un titre. Tout d'abord, elle interroge sur la définition même des tétrapodes. Il en existe plusieurs, mais classiquement, ce groupe embrasse tous les vertébrés possédant plusieurs caractères dont des membres munis de doigts : aujourd'hui, le groupe compte environ 34 000 espèces d'amphibiens, reptiles – oiseaux inclus – et mammifères. Avec ses doigts, *Elpistostege* remet-il en cause cette définition ? Pas vraiment, car ses doigts sont « noyés » dans une nageoire présentant également des baguettes osseuses (ou rayons), ce qui l'exclut des tétrapodes.

En effet, plusieurs caractères définissent les « tétrapodes », dont la présence de membres chirodiens, c'est-à-dire munis exclusivement de doigts à leur extrémité, sans autres éléments distaux. La question de la redéfinition du groupe se posera si l'on découvre un jour un étrange vertébré muni de pattes à l'avant et de nageoires à l'arrière – ou l'inverse. En attendant, c'est la combinaison de plusieurs caractères qui définit classiquement le groupe : présence de doigts (uniquement, donc), mais aussi de vertèbres cervicales et d'une articulation monobasale (un seul joint articulaire entre l'épaule et le membre ou la nageoire). Pris séparément, ces caractères existent chez divers groupes de « poissons » : les cervicales sont présentes chez *Tiktaalik* et l'articulation monobasale chez certains requins, par exemple. Mais cela n'en fait pas pour autant des tétrapodes. *Elpistostege* n'est donc pas un tétrapode, mais il confirme bien l'importance des combinaisons de caractères dans les définitions.

Les doigts d'*Elpistostege* rappellent aussi que l'évolution des espèces n'est ni linéaire ni dirigée. La transition entre « poissons » et tétrapodes nous le montre bien, car d'un côté, nous avons des poissons osseux considérés comme de plus en plus terrestres et, de l'autre, des tétrapodes de plus en plus aquatiques ! Cela brise le mythe de la « sortie des eaux » ou, comme on le lit trop souvent, de la « conquête des continents ».

Si les premiers membres chirodiens n'étaient pas utilisés lors de la marche sur la terre ferme, quelle(s) était(en)t donc leur(s) fonction(s) première(s) ? Ancrage



Les premiers membres chirodiens, c'est-à-dire munis exclusivement de doigts, ont-ils facilité la reproduction ? C'est l'une des nombreuses pistes envisagées.

au fond de l'eau, capture des proies, maintien de la femelle lors de la fécondation externe dans l'eau, stabilisation dans l'estran, équilibrage du corps sous l'eau, pénétration dans des eaux chargées en débris de plantes, les hypothèses ne manquent pas. Nous en testons actuellement certaines grâce notamment à des analyses biomécaniques (étude des articulations possibles entre les os) et ostéohistologiques (fondées sur la microstructure interne des os).

Ces hypothèses – sans doute complémentaires – sont aussi à mettre en regard avec l'évolution des

La configuration des os de son toit crânien le rapproche aussi des tétrapodes, mais combien de temps *Elpistostege* va-t-il détrôner *Tiktaalik* en tant que « plus proche parent des tétrapodes » ? Les prochaines découvertes nous permettront sans doute de le savoir.

Concernant les paléoenvironnements, les enquêtes se poursuivent pour répondre aux interrogations des géologues : les premiers tétrapodes aquatiques se sont-ils fossilisés dans des sédiments d'eau douce ou d'eau de mer ? Récemment, j'ai fait partie d'une équipe internationale qui a quantifié les variations isotopiques de divers éléments (carbone, oxygène, soufre) contenus dans des fossiles clés du Dévonien : nous avons tranché le débat en montrant que ces organismes étaient euryhalins, c'est-à-dire capables de vivre en eaux salées.

Enfin, la génétique du développement devrait en effet nous aider à mieux comprendre l'apparition de nouvelles structures comme les doigts, ainsi que le souligne John Long et Richard Cloutier. Nous savons que les gènes à l'origine des doigts interviennent aussi dans la morphogenèse des systèmes craniofacial et urogénital. Or ce dernier, qui gère le stockage du sel dans le corps, est intimement lié au mode de vie : il y a donc un lien à explorer entre cette vie euryhaline des premiers tétrapodes et les gènes *Hox* à l'origine notamment des doigts. Tout cela est très excitant et montre l'importance de travailler en équipe, aussi bien en laboratoire que sur le terrain. Hélas, ce dernier, jugé trop risqué dans les « programmes » de recherches, est souvent négligé par les évaluateurs... à qui il est donc bon de rappeler que sans terrain, il n'y a pas de fossiles, donc pas de paléontologues !

**JEAN-SÉBASTIEN STEYER**  
paléontologue au CNRS-MNHN, à Paris

J. Goedert *et al.*, Euryhaline ecology of early tetrapods revealed by stable isotopes, *Nature*, vol. 558, pp. 68-72, 2018.

### Les doigts d'*Elpistostege* brisent le mythe de la « sortie des eaux »

environnements et des régimes alimentaires : même si les poissons à nageoires charnues s'aventuraient sans doute sur la terre ferme, ils conserveraient une denture plutôt piscivore, avec de petites dents sur le bord de la mâchoire et de grosses dents à l'intérieur, utiles pour saisir des proies glissantes dans l'eau... C'est le contraire chez les tétrapodes qui changeaient apparemment de régime : leurs grosses dents externes et leurs petites dents internes leurs permettaient peut-être de s'intéresser de plus près aux arthropodes, riches en protéines et nombreux au Dévonien, que ce soit dans l'eau ou sur la terre ferme.

Il reste par ailleurs beaucoup de questions à élucider sur *Elpistostege* et ses cousins du Dévonien – qu'ils soient poissons osseux ou tétrapodes. Chose très rare, les structures endocrâniennes d'*Elpistostege* sont merveilleusement bien préservées et attestent de son étroite parenté avec les premiers tétrapodes.

> terre ferme pendant de courtes périodes avec leurs nageoires. Avec ses nageoires bien plus puissantes, *Elpistostege* était probablement d'autant plus capable de s'aventurer à terre.

Notre découverte non seulement éclaire le moment où la transition nageoires-membres s'est opérée, mais aide aussi à comprendre quels changements génétiques et développementaux l'ont orchestrée. Il y a encore quelques décennies, peu d'indices étaient disponibles. À l'époque, on ne connaissait que quelques poissons fossiles dont l'anatomie pectorale était intermédiaire entre les nageoires et les membres. S'ils suggéraient que les os du bras et de l'avant-bras avaient évolué progressivement, la main et le poignet des tétrapodes semblaient en revanche être apparus d'un coup à partir de la nageoire d'un poisson ancestral. Mais un changement aussi radical s'était-il produit ou cette rupture apparente n'était-elle qu'un artefact dû au manque de fossiles ?

## UNE MAIN APPARUE D'UN COUP ?

En 1991, le Britannique Peter Thorogood, qui était un éminent biologiste du développement, a proposé que la main et le poignet aient eu une origine soudaine. Il s'appuyait sur la comparaison du développement embryonnaire des poissons osseux et des tétrapodes. Dans ces deux groupes, une structure de l'embryon au stade précoce – la crête ectodermique apicale – agit comme un centre de signalisation qui guide le développement de la nageoire ou du membre. Située à l'extrémité de la nageoire ou du membre bourgeonnant, cette crête sécrète des substances qui favorisent localement la croissance des tissus.

Chez les poissons, elle n'est active qu'un court instant avant de se transformer en un autre centre de signalisation, le pli ectodermique apical, qui dirige la formation des rayons des nageoires. Chez les tétrapodes, en revanche, la crête est active beaucoup plus longtemps, car elle ne se transforme pas en pli. Il n'y a donc pas de formation de rayons de nageoire et la crête a plus de temps pour développer les os à la base de la fabrication d'une main. Pour Thorogood, la perte de la transition crête-pli aurait entraîné à la fois la perte des rayons et d'autres traits des nageoires pectorales, et le gain des os nécessaires à la formation d'un poignet et de doigts.

La découverte de *Tiktaalik*, le premier poisson fossile à présenter l'équivalent non seulement des os de nos bras et de certains os proximaux (proches du centre du corps) de nos poignets, mais aussi des os distaux (éloignés) de nos poignets, a stimulé les recherches. Des biologistes ont voulu déterminer quels os de la nageoire ancestrale du poisson s'étaient transformés en os de poignet et de main et

quels gènes produisaient cette nouvelle morphologie. Des gènes de la famille *Hox*, connue pour contrôler le développement de la tête, la queue, etc., semblaient de bons candidats.

En 2007, Zerina Johanson, du Muséum d'histoire naturelle de Londres, et ses collègues ont étudié l'activité d'un de ces gènes, *HoxD13*, chez l'un des plus proches parents vivants des tétrapodes, le dipneuste australien. Des recherches antérieures avaient révélé que chez les tétrapodes, *HoxD13* est actif dans les membres en développement lorsque les poignets et les doigts se forment. L'équipe de Zerina Johanson a montré que le gène est aussi actif pendant le développement des os des radiaux de la nageoire du dipneuste.

Toutefois, alors que chez les tétrapodes, *HoxD13* a deux phases d'activité durant le développement des membres – une phase précoce associée au développement du bras et de l'avant-bras et une phase tardive associée à celui du poignet et des doigts –, chez le dipneuste, il semble n'avoir qu'une seule période d'activité lors du développement de la nageoire, correspondant à la deuxième phase des tétrapodes. Ces travaux suggèrent que les os des doigts des tétrapodes ont évolué à partir des radiaux des nageoires de poissons. Cependant, le poignet et la main n'ont pu apparaître d'un coup, comme le proposait Thorogood, car quelques poissons à nageoires charnues actuels et fossiles ont des radiaux et des os du poignet (os carpiens) sans pour autant avoir de doigts. Au moins deux événements ont dû survenir durant la transition, l'un qui a produit des doigts et l'autre des poignets.

*Elpistostege* complique encore l'histoire. Il suggère que, contrairement à l'argument de Zerina Johanson, les radiaux des dipneustes et autres poissons à nageoires charnues ne sont pas tous équivalents à des doigts : seuls les radiaux les plus distaux sont homologues des os des doigts, tandis que les radiaux proximaux sont homologues des os du poignet et des os longs de la paume (les métacarpes).

De plus, *Elpistostege* révèle une autre étape dans la transition nageoires-membres. Parce qu'il préserve à la fois les os du poignet et les doigts, ainsi que les rayons des nageoires, *Elpistostege* montre que la perte des rayons des nageoires a dû être une autre phase, distincte, de l'évolution de la main.

Nous devons encore affiner notre compréhension des mécanismes génétiques et développementaux à l'œuvre. Néanmoins, par sa préservation et les nombreuses études en cours sur lui, le spécimen entier d'*Elpistostege* semble bien destiné à jouer le rôle de pierre de Rosette pour résoudre l'énigme de l'évolution des membres à partir des nageoires – et donc de la manière dont les vertébrés ont conquis la terre. ■

## BIBLIOGRAPHIE

R. Cloutier et al., ***Elpistostege and the origin of the vertebrate hand***, *Nature*, vol. 579, pp. 549-554, 2020.

Z. Johanson et al., ***Fish fingers : Digit homologues in Sarcopterygian fish fins***, *JEZ-B Molecular and Developmental Evolution*, vol. 308B(6), pp. 757-768, 2007.

J. Clack, ***Le premier pied à terre***, *Pour la Science*, n° 340, pp. 30-36, février 2006.

# Le ressaut circulaire, une histoire à rebondissements

Un jet liquide d'huile de silicone, 20 fois plus visqueux que l'eau, frappe perpendiculairement une surface horizontale. On observe un ressaut hydraulique circulaire.

## L'ESSENTIEL

> Les premières observations du ressaut hydraulique sont anciennes. Pourtant, les modèles qui décrivent ce phénomène ne sont pas encore totalement satisfaisants.

> Des expériences et des travaux théoriques récents continuent d'affiner la compréhension du ressaut hydraulique.

> La modélisation du ressaut présente des analogies avec des systèmes astrophysiques bien plus difficiles à étudier en laboratoire : les supernovæ ou les hypothétiques « trous blancs », inverses des trous noirs.

## L'AUTEUR



**ALEXIS DUCHESNE**  
maître de conférences  
à l'université de Lille  
et à l'Institut d'électronique,  
de microélectronique et  
de nanotechnologie (IEMN)

Le bourrelet liquide qui se forme dans un évier autour du jet d'eau du robinet est facile à observer. Mais ce phénomène résiste depuis cinq cents ans à une explication complète. Et, de façon surprenante, il sert aussi à comprendre certaines explosions d'étoiles.

**E**t si, une fois la vaisselle terminée, vous laissez le robinet couler encore un peu ? Ce n'est certes pas très écologique, mais cela vous permettra d'observer un phénomène surprenant. Le jet atteint le fond de l'évier et l'eau s'écoule radialement autour du point d'impact sous la forme d'un mince film. En raison de l'étalement radial et de la friction de l'eau sur la surface de l'évier, on s'attend à ce que le film liquide perde peu à peu sa vitesse. Pour autant, on n'anticipe pas la présence d'une transition brutale, où le film de faible épaisseur et de forte vitesse fait place à un écoulement environ cinq fois plus épais et cinq fois plus lent. Ce changement de régime d'écoulement se traduit par un « mur » d'eau, un bourrelet liquide circulaire. C'est ce qu'on appelle le « ressaut hydraulique circulaire ».

Même s'il nous est familier, un tel ressaut peut surprendre, car il va à l'encontre d'un précepte partagé par les physiciens et les philosophes depuis Aristote jusqu'à Newton et élevé au rang d'axiome par Leibniz : *Natura non facit saltus* (« La nature ne fait pas de saut »). Ce principe, également nommé « principe de continuité », est assez intuitif et, en effet, très souvent valable. Il suppose qu'en général les choses évoluent de façon continue et progressive. Et pourtant, dans l'évier, on observe un ressaut plutôt qu'une pente faible et régulière de la surface liquide.

Pendant longtemps, ce mur d'eau ne semble pas avoir troublé les savants. Il a fallu attendre

Léonard de Vinci, au <sup>xv</sup><sup>e</sup> siècle, pour trouver la première description du ressaut. Il notait ainsi dans ses carnets : « L'eau qui tombe en ligne perpendiculaire par un tuyau arrondi sur un lieu plan, tracera une onde circulaire autour de l'endroit percuté ; à l'intérieur de ce cercle, l'eau se mouvra très rapidement et s'étalera en une couche fort mince autour du point frappé, puis finira par heurter la vague qu'elle a produite qui cherche à retourner au lieu de la percussion. »

En termes modernes, de Vinci définit, à juste titre, le ressaut comme une onde de choc. Pour les physiciens, ce phénomène est dû à la compétition entre la vitesse de déplacement du liquide et la célérité des ondes gravitaires. Ces dernières sont des vagues qui se propagent à la surface d'un fluide. C'est la gravité et la hauteur du liquide qui déterminent leur longueur d'onde et leur vitesse de propagation. Elles deviennent visibles sous l'effet d'une excitation externe, comme le vent sur la mer ou lorsqu'on lance un caillou dans une mare.

Dans la zone interne d'un ressaut circulaire (près du jet), les ondes gravitaires se propagent moins vite que le liquide ; elles sont donc emportées par l'écoulement. Dans la zone externe où l'eau est plus profonde et l'écoulement plus lent, les ondes gravitaires vont plus vite que le fluide. Du fait de perturbations ou de réflexions, sur les bords de l'évier par exemple, ces ondes gravitaires sont susceptibles de remonter le courant. Le ressaut hydraulique est alors vu comme l'endroit où l'onde gravitaire (surélévation du liquide) émise depuis les bords (bords de l'évier, fin de >