

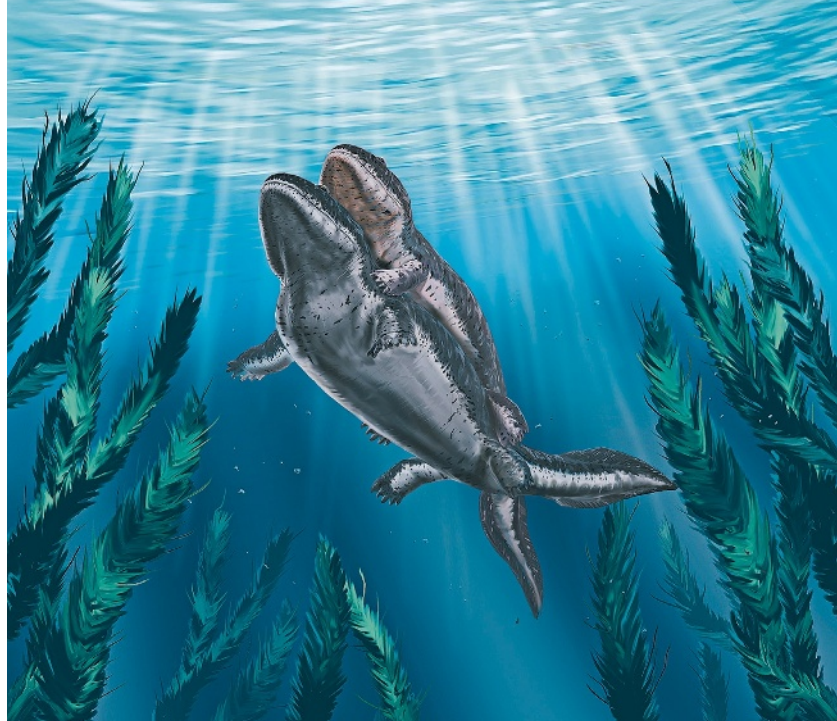
POISSON OSSEUX OU TÉTRAPODE, QUI EST SORTI DES EAUX ?

La 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 soulignent 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'aventureraient 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.