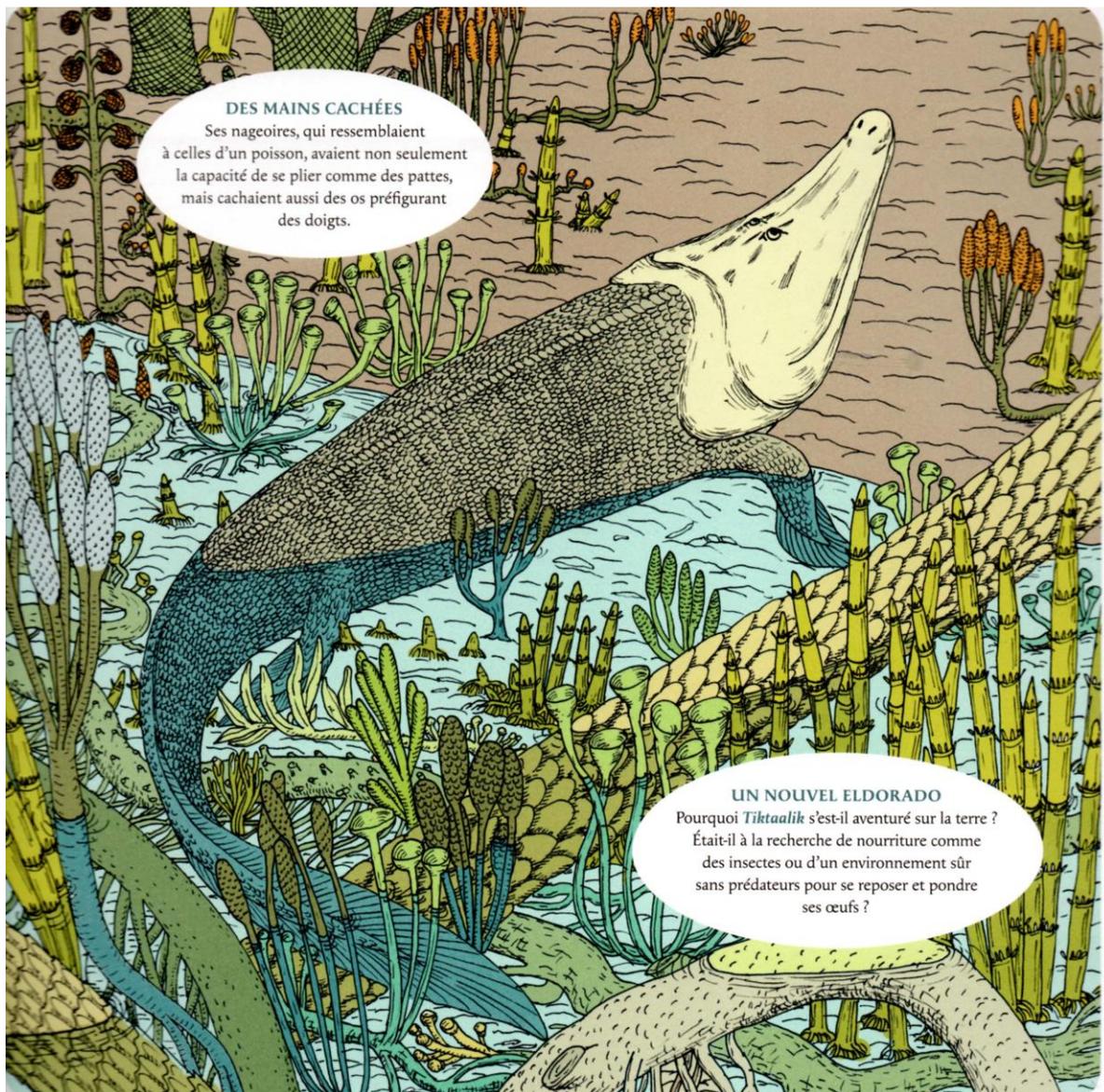


# TIKTAALIK ET COMPAGNIE, LA TRANSITION VERS LES PREMIERS TÉTRAPODES

Christine Auclair, membre de la SAGA.

*Pendant le premier confinement, j'ai découvert le livre « Fossils from lost worlds » d'Hélène Rajcak et Damien Laverdunt. J'ai adoré ses magnifiques illustrations et parmi les espèces présentées, mon attention s'est portée sur Tiktaalik rosae. Qui était Tiktaalik ? À quoi ressemblait-il ? D'où venait-il ? Déjà son nom me faisait rêver.*



*Tiktaalik, le « poisson marcheur », dans son milieu de vie. D'après Rajcak et Laverdunt. 2019.*

*Tiktaalik* a été découvert dans des territoires canadiens du Nunavut, en 2004. Les spécimens ont été trouvés dans des grès fins datant du Dévonien supérieur (Frasnien, 375 Ma). Cette zone correspondait

à des méandres peu profonds d'un delta fluviale. *Tiktaalik* signifie « grand poisson des basses eaux » en inuktitut, dialecte inuit, et il est surnommé « poisson qui marche ».

Il fait partie des espèces qui aident à comprendre comment on passe des sarcoptérygiens aux tétrapodes. J'ai donc voulu m'intéresser à cette période de transition et aux espèces qui n'étaient pas encore des tétrapodes ou qui l'étaient tout juste.

Il s'agit d'animaux totalement ou partiellement aquatiques et de sarcoptérygiens qui sont aussi des tétrapodomorphes ichthyens ou des tétrapodomorphes tétrapodes. Je me suis aussi intéressée à l'historique de ces découvertes pour voir en quoi la découverte de *Tiktaalik* a permis de mieux connaître cette phase de transition.

C'est Alfred Sherwood Romer qui le premier a décrit les sarcoptérygiens en 1955. Ce sont des poissons osseux et à mâchoire, dotés des caractéristiques suivantes :

- des paires de nageoires épaisses et charnues avec une articulation monobasale, s'articulant sur les ceintures par un seul élément et dotés de muscles permettant de bouger les rayons osseux ;
- une absence de doigts ;
- une fissure divisant le crâne en deux moitiés, antérieure et postérieure ;
- une respiration branchiale.

Parmi les sarcoptérygiens, on distingue la sous-classe des tétrapodomorphes. Certains d'entre eux sont des tétrapodomorphes tétrapodes et d'autres des tétrapodomorphes ichthyens (plus près des poissons qu'ils ne le sont les tétrapodes). Ceux-ci sont notamment caractérisés par :

- l'apparition de choanes (narines internes), indices pour la présence de poumons (primitifs, au début) ;
- une mandibule avec une rangée externe de petites dents (sauf à l'extrémité) et une rangée interne de crocs, donc des dents bien adaptées pour agripper ;
- une oreille interne contenant des otolithes sur des cellules ciliées ;
- des nageoires pectorales et pelviennes dont la structure interne est semblable à celle des membres chirodiens, même si les articulations sont peu mobiles et ne permettent pas la sortie de l'eau et la marche ;
- pas encore de doigts.

Enfin le clade des tétrapodes présente les caractéristiques suivantes :

- la présence de deux paires de membres chirodiens, chacun articulé en trois parties (stylopode, zeugopode, autopode) et donc avec des doigts ;
- une respiration pulmonaire ;
- la tête séparée du reste du corps par un cou ;

- une mandibule, avec une rangée externe de grosses dents et une rangée interne de petites dents, donc des dents adaptées pour déchieter ;

- une oreille interne avec des otolithes sur des cellules ciliées, mais aussi une amplification des sons par une baguette osseuse, la columelle (sauf chez *Ichthyostega*).

C'est dans les années 1930 que les premiers tétrapodes dévoniens ont été étudiés par Erik Jarvik.

La figure 1 donne un rappel de l'arbre phylogénétique des sarcoptérygiens jusqu'aux tétrapodes.

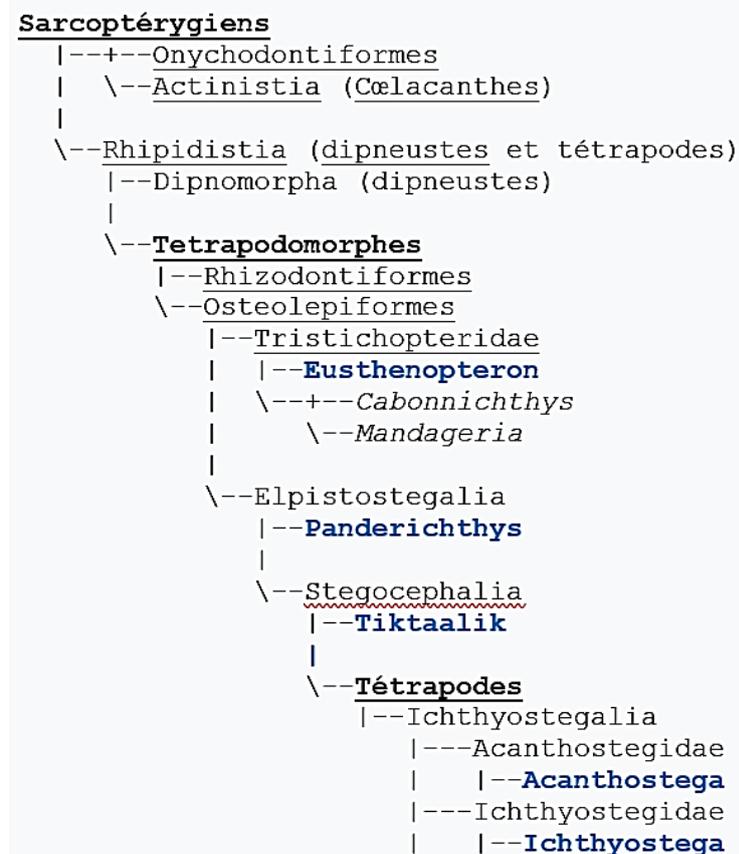


Figure 1. Arbre phylogénétique pour la transition vers les tétrapodes. Source : Wikipédia.

Dans la suite de cet article, pour explorer cette phase de transition vers les tétrapodes, nous nous intéresserons à *Eusthenopteron*, *Ichthyostega*, *Panderichthys*, *Acanthostega*, *Tiktaalik* et *Elpistostega* et nous les présenterons dans l'ordre de leur découverte.

Mais, en préambule, nous allons examiner où et quand vivaient ces animaux. Ils vivaient sur le continent de Laurentia (figure 2), plus précisément dans les eaux proches de ce continent : marais, estuaires, lagunes ou côtes peu profondes.

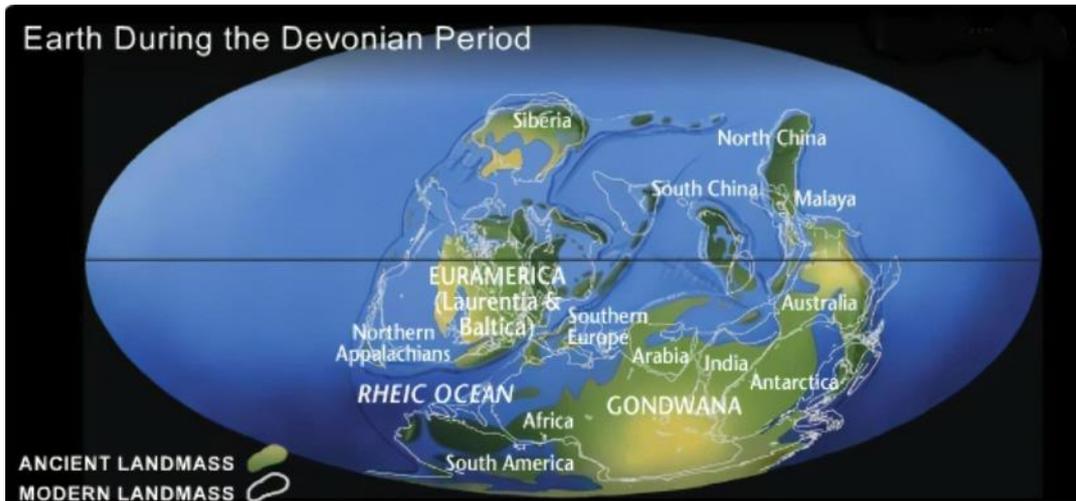


Figure 2. Carte paléogéographique globale du Dévonien.  
© Scotese, Paleomap Project.

À cette époque, entre Dévonien moyen et Dévonien supérieur, ce continent se situait entre équateur et tropiques. De plus, même si le taux de carbone avait fortement baissé, les températures étaient encore chaudes. La baisse très forte des températures ne se produira qu'après la fin du Dévonien (figure 3).

En conséquence, ces espèces vivaient dans des eaux bien chaudes.

De très nombreux fossiles d'*Eusthenopteron* (de deux espèces) ont été découverts au Québec, dans les sédiments de la falaise de Miguasha (figure 5).



Figure 4. *Eusthenopteron foordi*. Longueur 53 cm.  
D'après Ciavatti, 1999-2020.

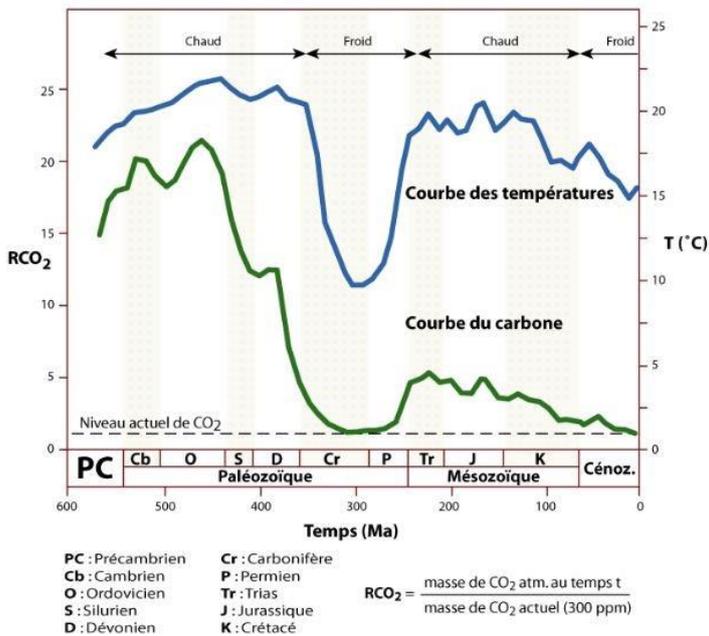


Figure 3. Courbe du carbone atmosphérique de François Bienvenue (2007).

Source : [https://www.miguasha.ca/mig-fr/le\\_climat.php](https://www.miguasha.ca/mig-fr/le_climat.php).

### *Eusthenopteron*

*Eusthenopteron* est un des premiers à avoir été étudié dans le contexte de l'apparition des tétrapodes, mais il s'agit d'un tétrapodomorphe ichthyen (figure 4).



Figure 5. Lieu de découverte d'*Eusthenopteron*, au Québec.

Source : <https://whc.unesco.org/fr/list/686/>.

C'est en 1879 que Ralph Wheelock Ells découvre le premier fossile d'*Eusthenopteron foordi* et d'autres fossiles sont aussi trouvés par H. Ford. En 1881, Joseph-Frederik Whiteaves fait l'annonce de cette découverte et décrit *Eusthenopteron* pour la première fois. Dès 1892, le paléontologue Edward Cope note la similitude entre les nageoires de ce genre et les membres des tétrapodes. Plus tard, Jarvik va dédier une grande partie de sa vie (de 1930 à 1980) à leur étude.

*Eusthenopteron* pouvait mesurer jusqu'à 1,2 m de long. Il possédait des nageoires dorsales, une nageoire caudale et des écailles, tous des attributs des sarcoptéryrygiens, mais également des poumons (marqués par la présence de choanes) en plus de branchies (attestées par des opercules osseux au niveau des joues, en vert dans la figure 6). Vu la taille des opercules osseux, il s'agissait de branchies bien développées et probablement parfaitement fonctionnelles.

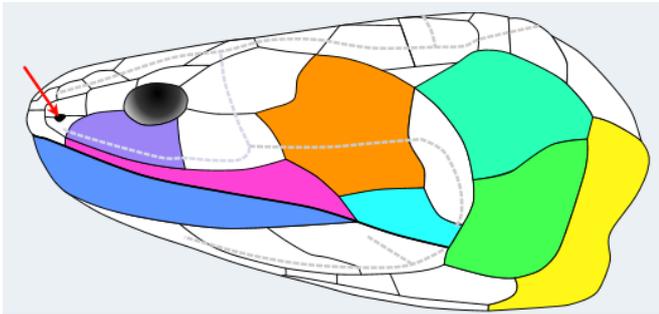


Figure 6. Schéma de la tête d'*Eusthenopteron foordi*.  
D'après Ciavatti, 1999-2020.

Il a été identifié comme un poisson proche des tétrapodes en raison de ses nageoires avant et arrière charnues, constituées de plusieurs os (humérus–ulna–radius et fémur–tibia–fibula) et d'autres petits os, mais avec des rayons dermiques aux extrémités (figure 7). Il ne possédait pas de doigts. C'était donc un tétrapodomorphe ichthyen et non tétrapode.

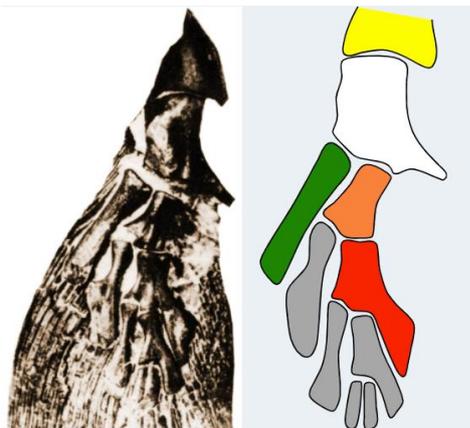


Figure 7. Nageoire d'*Eusthenopteron*.  
D'après Ciavatti, 1999-2020.

Enfin, la tête et le reste du corps sont encore très liés, car la ceinture scapulaire est très près de la tête, limitant fortement les mouvements de celle-ci (figure 8).

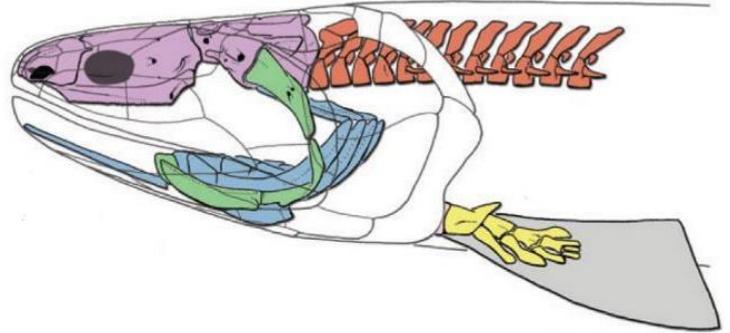


Figure 8. Schéma de la tête et du haut du corps d'*Eusthenopteron*.  
D'après Reeves, 2019.

### *Ichthyostega*

C'est à l'est du Groenland (figure 9), en 1929 et 1932, que sont découverts les premiers fossiles d'*Ichthyostega*, par Lauge Koch et Gunnar Säve-Söderbergh.



Figure 9. Carte représentant la zone où fut découvert *Ichthyostega*, dans l'est du Groenland. Source : Wikipédia.

Celui-ci est d'emblée identifié comme un tétrapode et imaginé planté sur ses quatre membres (voir figure 10 et figure 11b). Mais les études récentes ont montré que ses membres antérieurs ne pouvaient pas effectuer de flexion et que ses membres postérieurs étaient plutôt des palettes natatoires (cf. figure 11a).

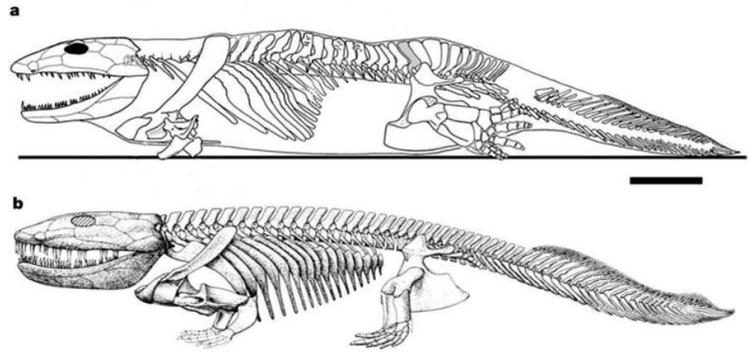


Figure 10. Ichthyostega tel qu'imaginé initialement.

Source : <https://kids.britannica.com/students/assembly/view/6035>.

Figures 11. a) Schéma du squelette d'Ichthyostega, d'après Ahlberg et al., 2005.

b) Schéma du squelette d'Ichthyostega, d'après Jarvik, 1955.

Quatre espèces d'*Ichthyostega* ont été identifiées. Elles ont vécu de 367 Ma à 362 Ma, à la fin du Dévonien, vraisemblablement dans des lacs, marais ou rivières. D'une longueur de 1 m à 1,50 m, *Ichthyostega* possédait des poumons marqués par des choanes, indices d'une respiration pulmonaire, avec en revanche des opercules très régressés (en vert sur la figure 12) indiquant des branchies de taille réduite ou absentes. Sur le schéma (figure 12) et sur la photo (figure 13), on peut voir que la ceinture scapulaire est aussi détachée de la tête. Il y a donc un cou permettant des mouvements de la tête, en particulier hors de l'eau. C'est un premier indice pointant vers les tétrapodes.

Comme on peut le voir sur les figures 14 et 15 ci-dessous (sur le schéma et sur la photo), le membre postérieur était lié à la ceinture par un os unique : le fémur, puis le radius et le péroné, les tarsiens et métatarsiens et enfin les phalanges de sept doigts.

Le membre antérieur n'est pas connu. L'examen de la colonne vertébrale nous donne aussi de précieuses informations.

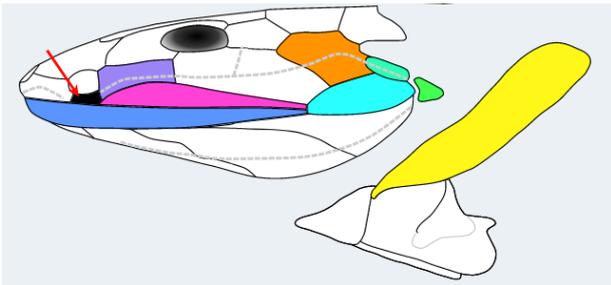


Figure 12. Schéma de la tête d'Ichthyostega. D'après Ciavatti, 1999-2020.

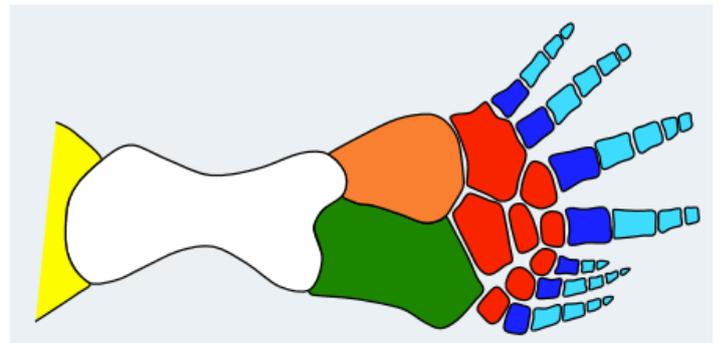


Figure 14. Schéma du membre postérieur d'Ichthyostega. D'après Ciavatti, 1999-2020.



Figure 13. Fossile d'Ichthyostega. In Steyer, 2009.



Figure 15. Membre postérieur fossile. In Steyer, 2009.

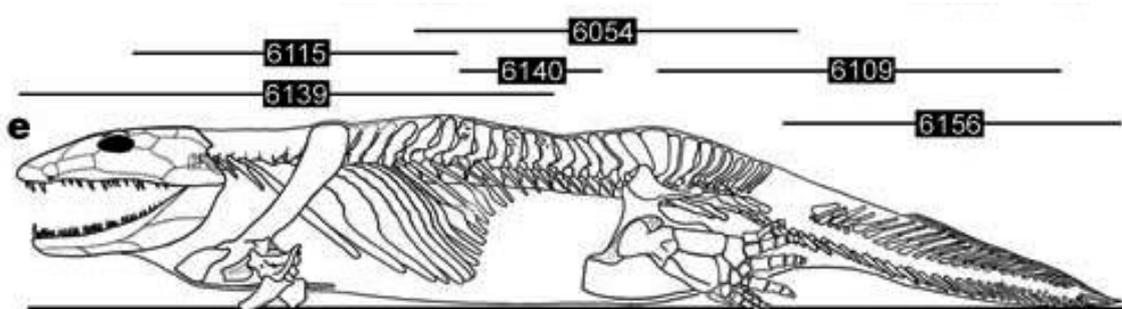


Figure 16. Schéma global du squelette d'Ichthyostega. Reconstitution à partir de plusieurs squelettes (indiqués par des numéros). D'après Ahlberg et al., 2005.

L'étude d'Erik Ahlberg, Jennifer A. Clack et Henning Blom (2005) a été faite en considérant plusieurs squelettes car il n'y avait pas de squelette complet. Sur la figure 16, on peut voir les différentes portions de squelettes utilisées pour l'étude et leur recouvrement. La cage thoracique était large et pleinement à même d'abriter des poumons fonctionnels. Les ceintures pelvienne et thoracique étaient larges et donc plus fortes. La colonne vertébrale n'était pas homogène sur sa longueur, mais différenciée dans ses régions cervicale, thoracique, lombaire, sacrée et caudale. L'étude permet donc de proposer deux types de déplacement pour *Ichthyostega*, en milieu aquatique peu profond comme en milieu terrestre : soit le résultat d'une synchronisation des membres porteurs avec un corps soulevé et rigide, soit un déplacement ondulatoire sur le plan vertical.

Cette étude, de même que l'orientation de ses pattes arrière, démontrent qu'*Ichthyostega* était un animal principalement aquatique. Il pouvait sans doute se traîner sur le sol, mais il ne pouvait pas se hisser sur ses membres. Il n'en demeure pas moins un tétrapodomorphe tétrapode, même s'il conserve, en sus des branchies, des écailles sur le ventre et des rayons dermiques sur la nageoire caudale.

### *Panderichthys*

C'est près de la Baltique, en Lettonie et en Russie, qu'ont été découverts les fossiles de *Panderichthys* (figure 17).

*Panderichthys* est représenté par deux espèces différentes : *Panderichthys rhombolepis*, découvert en 1930 par Gross et *Panderichthys stobolvi*, découvert par Emilia Vorobyeva en 1960. Mais c'est seulement en 1985 que Shultze et Arsenault vont établir sa place dans la phylogénie. Il s'agit encore d'un tétrapodomorphe, cependant plus proche des tétrapodes que ne l'est *Eusthenopteron*.

*Panderichthys* a vécu il y a 380 Ma, au Dévonien supérieur (Frasnien). *Panderichthys* mesurait entre 90 et 130 cm de long et ressemblerait à un poisson-chat

moderne. Il possède déjà des poumons primitifs, indiqués par la présence de choanes, ainsi que des branchies.



Figure 17. Carte du lieu de découverte de *Panderichthys*.

Source :

[https://fossiilid.info/3764?mode=in\\_baltoscandia&lang=en](https://fossiilid.info/3764?mode=in_baltoscandia&lang=en).



Figure 18. Spécimen fossile de *Panderichthys*.

Source : <https://files.geocollections.info/e320a3ba-a591-482a-97ee-a3cce8d95c60.jpg>.



Figure 19. Reconstitution de *Panderichthys*.

Source : <https://www.10tons.dk/panderichthys-rhombolepis>.

Sur la figure 20, on peut néanmoins voir que les opercules (en vert) sont en régression par rapport à *Eusthenopteron*. La ceinture scapulaire reste proche des os du crâne. Il n'y a pas de cou. On notera également que l'articulation intracrânienne externe est absente.

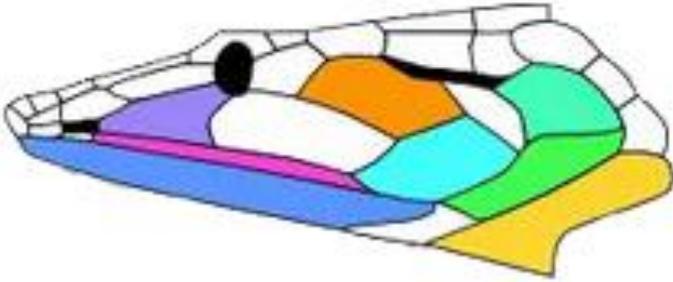


Figure 20. Schéma de la tête de Panderichthys. D'après Ciavatti, 1999-2020.

Seuls les membres postérieurs sont connus (figure 21). Le fémur est plus long que chez *Eusthenopteron* et les os sont similaires avec néanmoins des os de l'extrémité plus courts. *Panderichthys* ne possède pas encore de doigts et il a encore des rayons. On estime qu'il ne lui est pas encore possible de se dresser sur ses membres. Il s'agit d'un tétrapodomorphe ichthyen.

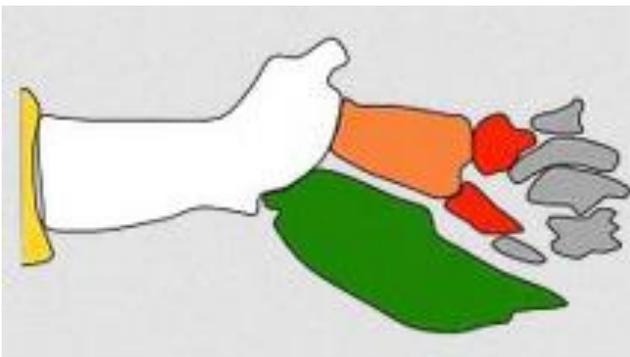


Figure 21. Schéma de la nageoire de Panderichthys. D'après Ciavatti, 1999-2020.

### *Acanthostega*

Le premier fossile d'*Acanthostega* (un crâne) a été découvert, en 1933, par Gunnar Säve-Söderbergh et Erik Jarvik dans l'est du Groenland et le premier fossile complet par Jennifer Clack, en 1987, au même endroit. Ce fossile complet a permis de faire sa description en 1996 (Jarvik, 1996) et par la suite de le désigner comme le plus ancien tétrapode connu.

*Acanthostega* vivait au Dévonien supérieur, il y a 360 à 365 millions d'années dans des marais.

À Stensjö Bjerg, on a trouvé un dépôt de masse, avec exclusivement des juvéniles de tailles diverses.

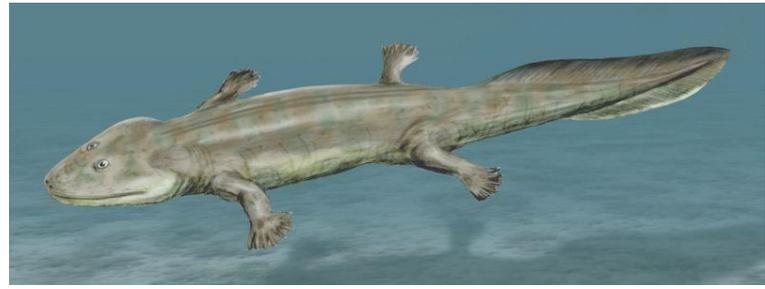


Figure 22. Reconstitution d'*Acanthostega gunnari*.

© N. Tamura. Source :

<https://sites.google.com/site/palaeocritti/by-group/early-tetrapods/acanthostegas>.

L'étude faite en utilisant des techniques de microtomographie a mis en évidence :

- une longue phase juvénile avec des os des membres non ossifiés pour des individus de taille presque normale ;
- une étape d'environ six ans pendant laquelle se fait l'ossification des membres et le passage au stade adulte.

L'apparition tardive de l'ossification des membres chez ces jeunes indique qu'ils étaient probablement uniquement aquatiques. La présence d'une population uniquement juvénile suggère que les adultes et les jeunes ne vivaient pas au même endroit, au moins à certains moments, comme les têtards et les grenouilles de nos jours.

*Acanthostega* peut mesurer jusqu'à 1 m de long. C'est un tétrapodomorphe tétrapode. En effet, il possède des membres antérieurs et postérieurs complets avec des doigts au bout : huit doigts à l'avant et sept à l'arrière (figure 23).

On remarque aussi que la ceinture scapulaire n'est plus collée à la tête. C'est l'apparition d'un cou qui autorise les mouvements de tête.

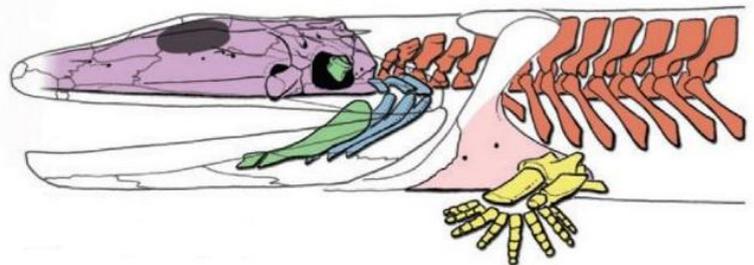


Figure 23. Schéma de la tête et du haut du corps d'*Acanthostega*. D'après Reeves, 2019.

Cependant, *Acanthostega* est encore principalement aquatique. Il est doté de branchies et de poumons. Mais les côtes sont trop courtes pour présenter une cavité pulmonaire suffisante pour passer beaucoup de temps en dehors de l'eau.

*Acanthostega* ne peut se tenir debout, vu la position de ses membres (cf. figure 24). Il peut seulement se traîner sur le sol.

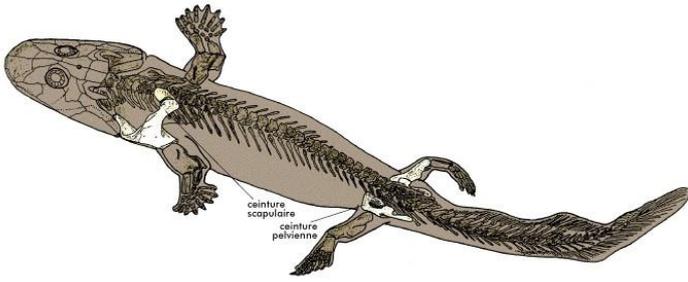


Figure 24. Schéma d'Acanthostega. D'après Langlois, 2006.

En effet, *Acanthostega* n'a pas de poignets. Ses membres avant ne peuvent pas se plier au niveau des coudes et donc il ne peut se tenir debout sur ses membres, plus adaptés à pagayer.

Sur des tétrapodomorphes ichthyens, la force résidait surtout dans les membres antérieurs et la ceinture pectorale. Chez *Acanthostega*, une innovation apparaît : les deux côtés de la ceinture pelvienne se rejoignent et fusionnent avec les côtes sacrées de la colonne vertébrale. Ceci rend la région pelvienne plus forte et plus à même de supporter le poids du corps en dehors de l'eau.

### Tiktaalik

*Tiktaalik rosae* (figure 25) a donc été découvert, en 2004, par une équipe menée par Neil Shubin et Edward Daeschler et sa description a été publiée par les mêmes, ainsi que par Jenkins, en 2006. Il a été rapidement identifié comme une forme de transition entre les poissons et les tétrapodes et il a parfois été surnommé « fishapod ».



Figure 25. Spécimen fossile de Tiktaalik rosae.

Photo E. Daeschler. Source :

[https://img.src.ca/2015/06/23/1250x703/150623\\_i86wx\\_tiktaalik-roseae\\_sn1250.jpg](https://img.src.ca/2015/06/23/1250x703/150623_i86wx_tiktaalik-roseae_sn1250.jpg).

Cette découverte ne doit rien au hasard. Neil Shubin était passionné depuis l'université par l'idée de découvrir le chaînon entre les poissons et les tétrapodes, par la compréhension de la façon dont on passe de poissons aux animaux terrestres. Pour chercher au bon endroit et trouver ces fossiles, un certain nombre de critères devaient être réunis :

- les roches doivent avoir le bon âge : entre 390 et 365 Ma ;
- on doit avoir des roches sédimentaires ;
- elles doivent être exposées et non en profondeur ;
- enfin, elles doivent être accessibles.

La recherche mène d'abord Neil Shubin et son équipe en Pennsylvanie. Il y trouve des fossiles de tétrapodes, mais ceux-ci sont bien évolués : des tétrapodes complets, terrestres, avec des membres bien fonctionnels. Ce n'est pas ce qu'il cherchait. Il reprend donc sa recherche et a l'idée de superposer deux cartes : celles avec des terrains de la bonne époque et celles des zones avec marais ou estuaires (figure 26).

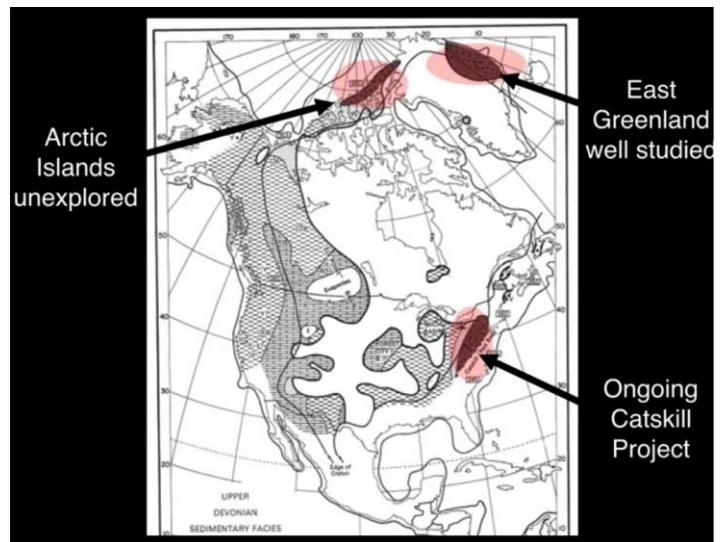


Figure 26. Carte de zones favorables pour découvrir les premiers tétrapodes.

Source : <https://www.youtube.com/watch?v=daD37TsscVU>.

Sur la carte, les zones hachurées sont les terrains appartenant à la bonne période et les zones en rouge correspondent aux marais ou estuaires. La première zone en bas à droite est celle du lieu de ses découvertes précédentes en Pennsylvanie. Le second site au Groenland est déjà bien étudié. En revanche, il reste des îles de l'Arctique, encore inexplorées. C'est dans cette région que Neil Shubin, Edward Daeschler et leur équipe vont mener leurs nouvelles recherches (figure 27).

Les recherches commencent sur des îles de l'Ouest, mais les roches exposées correspondent au fond de la mer. Ce n'est pas le bon endroit. Pour trouver, il faut

remonter un estuaire et aller vers l'est. Les expéditions des années suivantes vont donc se dérouler plus à l'est et c'est ainsi qu'ils arrivent à l'île d'Ellesmere.

Sur l'île d'Ellesmere (figure 28), ils rencontrent enfin des terrains qui réunissent les critères définis ci-dessus.



Figure 27. Carte des expéditions de Neil Shubin et de son équipe.

Source : <https://www.youtube.com/watch?v=daD37TsscU>.



Figure 28. Vallées dans l'île d'Ellesmere.

Source : <https://www.youtube.com/watch?v=daD37TsscU>.

Le premier fossile va assez vite être trouvé, repéré par son crâne et cette forme aplatie et triangulaire. Neil Shubin a très vite l'intuition qu'il a trouvé ce qu'il cherchait (figures 29 et 30).

*Tiktaalik gunnari* va être dégagé sur place grossièrement, avant d'être évacué par hélicoptère et le dégagement de sa gangue se fera à distance. À la suite de cette découverte, d'autres individus de cette même espèce vont être trouvés dans la même zone.

Trois spécimens de *Tiktaalik* ont été découverts sur l'île d'Ellesmere, dans les territoires canadiens du Nunavut. Les spécimens ont été trouvés dans des grès fins datant du Dévonien supérieur. Leur âge estimé est à 375, 379 et 383 Ma. À cette époque, l'île faisait partie du continent Laurentia qui était centré sur l'équateur.



Figure 29. Découverte de *Tiktaalik* sur l'île d'Ellesmere.

Source : <https://www.youtube.com/watch?v=daD37TsscU>.



Figure 30. Neil Shubin et *Tiktaalik*.

Source : <https://www.youtube.com/watch?v=daD37TsscU>.

L'habitat de *Tiktaalik* était constitué d'eaux peu profondes.

*Tiktaalik* est grand et peut mesurer jusqu'à environ 2 m de long. Il peut être vu comme une forme transitionnelle entre tétrapodomorphes ichthyens et tétrapodes. Comme *Eusthenopteron* et *Panderichthys*, c'est un tétrapodomorphe ichthyen. Il partage avec les sarcoptérygiens des écailles, des branchies et des nageoires de poisson ; avec les tétrapodes, il partage des côtes, des poumons et un cou mobile, avec une ceinture scapulaire séparée. Il possède donc un cou et une mobilité de la tête, tant verticale que latérale (figure 31).

Vu la taille des opercules osseux, il n'est pas certain que *Tiktaalik* possède encore des branchies et, s'il en a encore, elles sont très réduites et probablement peu fonctionnelles. La présence de choanes et d'un spiracle (sorte de tuba, s'ouvrant à partir du dessus de la tête) atteste l'existence de poumons. La présence de ceux-ci

peut avoir été un atout pour une vie dans des eaux peu profondes, où le taux d'oxygène dans l'eau était faible.

Cette respiration hors de l'eau peut aussi avoir conduit au développement d'une cage thoracique plus robuste, élément clé pour une vie hors de l'eau. En retour, une cage thoracique plus volumineuse peut avoir permis d'abriter des poumons plus volumineux.

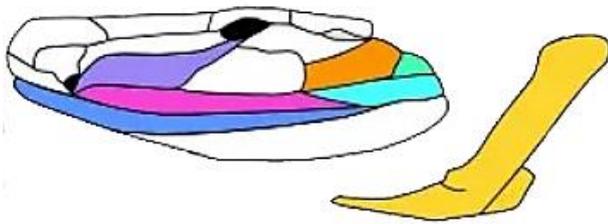


Figure 31. Schéma de la tête de Tiktaalik.  
D'après Ciavatti, 1999-2020.

Concernant ses membres, *Tiktaalik* possède de nombreux petits os après le radius et l'ulna (tibia et péroné pour le membre postérieur). En revanche, il ne possède pas de doigts, mais seulement des rayons dermiques (figure 32).

La morphologie et la disposition des os présents dans ses nageoires pectorales auraient permis un support du poids du corps sur le sol, avec des mouvements possibles au niveau des jonctions humérus-radius/ulna

et radius/ulna. De larges surfaces d'insertion musculaire à la surface de ces os confirment que ces nageoires étaient bien musclées.

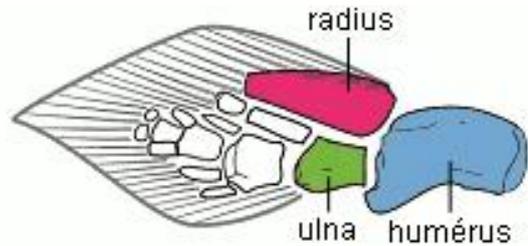


Figure 32. Schéma de la nageoire pectorale de Tiktaalik.  
Source : *Les premiers écosystèmes terrestres - Encyclopédie de l'environnement* ([encyclopedie-environnement.org](http://encyclopedie-environnement.org)).

La ceinture pelvienne est plus élargie que pour d'autres tétrapodomorphes. La taille du pelvis par rapport au reste du corps est plus petite que celles des tétrapodes : pour lui, cette taille représente 1/12 du corps, mais c'est notablement plus que pour des tétrapodomorphes comme *Eusthenopteron* : 1/20 du corps (figure 33).

Cependant l'absence de fusion de la ceinture et des côtes sacrées ne lui donne pas encore la robustesse des tétrapodes comme *Acanthostega*.

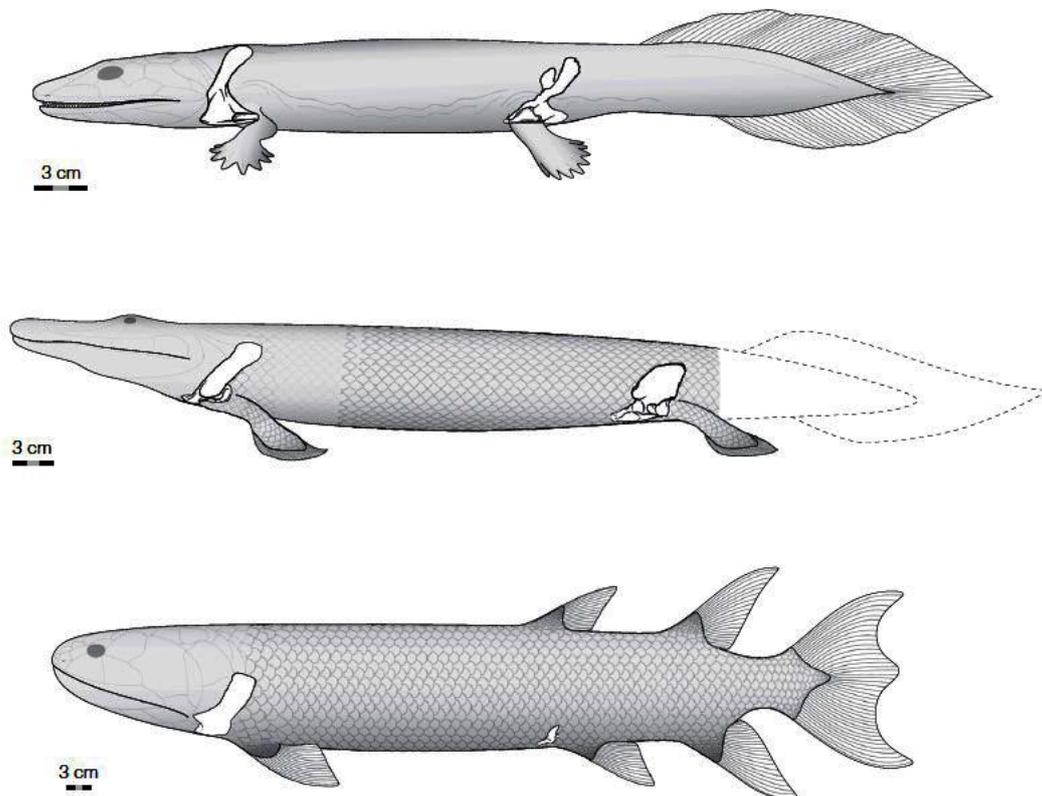


Figure 33. Schéma de positionnement des ceintures scapulaires et pelviennes pour *Acanthostega*, *Tiktaalik* et *Eusthenopteron*. D'après Shubin et al., 2014.

### *Elpistostege watsoni*

Le pelvis est unipartite, alors qu'il est composé de trois os chez les tétrapodes. Les acetabulum sont positionnés vers l'arrière comme pour les tétrapodomorphes ichthyens ; en revanche ils sont tournés latéralement, donc un peu plus proche des tétrapodes. De plus, la forme des acetabulum (de belles cavités profondes sphériques) permet un grand degré de rotation des membres (plus grand que celui des tétrapodes) et une grande mobilité (figure 34).

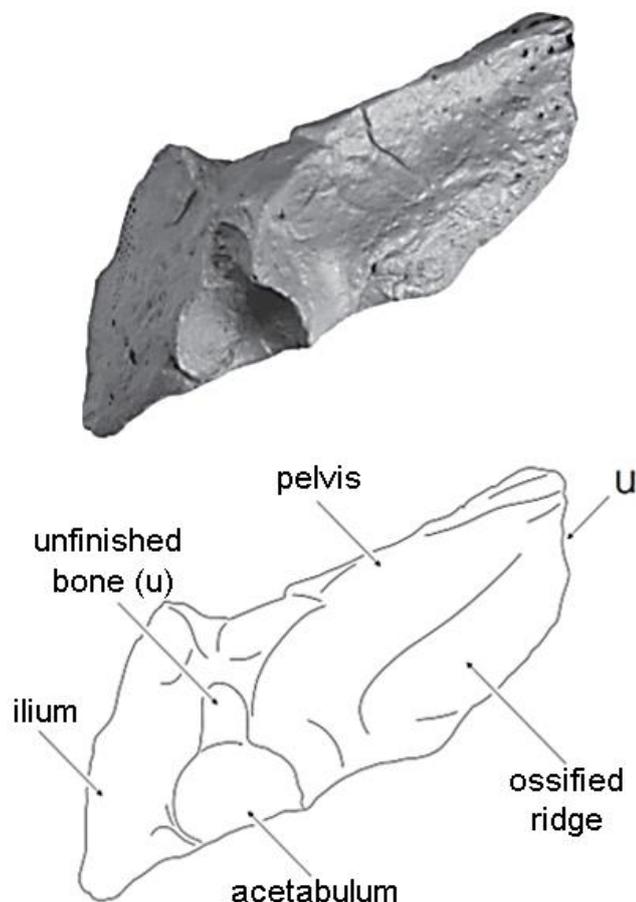


Figure 34. Photo et schéma (vue ventrale) d'un pelvis droit de Tiktaalik. D'après Shubin et al., 2014.

Cette ceinture est certes moins robuste que celle des tétrapodes, mais elle l'est davantage que celles des autres tétrapodomorphes. De plus, la grande mobilité des membres postérieurs autorise différents types de mouvements, du pagayage à la marche.

Aujourd'hui, *Tiktaalik* est plutôt vu comme un groupe cousin des tétrapodes que comme une réelle forme de transition vers les tétrapodes. Jusqu'à 2006, *Tiktaalik* était le plus « intermédiaire » des tétrapodomorphes mais, aujourd'hui, tout a changé et, depuis une découverte de 2010 suivie d'une publication en 2013 (Cloutier et Béchar, 2013), il a été supplanté par une autre espèce qui nous en apprend encore un peu plus sur ces tétrapodomorphes.

L'histoire commence en 1937 : Thomas Stanley Westoll et William Graham-Smith découvrent un morceau de crâne de 15 cm. Par la suite, Westoll publie un article dans la revue *Nature*, annonçant la découverte du fossile et le décrivant comme un amphibié.

Ils le nomment *Elpistostege* : « crâne tant espéré », en référence aux tétrapodes dont on cherchait alors le premier ancêtre : de *elpistos*, qui signifie espoir en grec et *stegi*, qui veut dire toit crânien et *watsoni* en hommage à David M. S. Watson, alors professeur de zoologie au *University College* de Londres.

Sur ce seul fossile très incomplet, il n'est pas possible de trancher entre poisson et tétrapode. Dans les années 1970 et 1980, un autre bout de museau et une petite section de colonne vertébrale sont découverts. C'est encore insuffisant pour trancher.

En août 2010, Benoit Cantin, le patrouilleur du parc de Miguasha, trouve une pierre avec un petit morceau de queue imprimé dessus. Dès le lendemain, Il retourne à cet endroit avec Olivier Matton, le responsable de l'éducation et de la conservation du parc national de Miguasha, et ils trouvent alors une grande strate de grès, prolongement de la falaise sous la plage. Ils vont patiemment dégager le fossile de la strate, en quinze morceaux (figure 35).

Les jours suivants, commence doucement le dégagement au micro-burin pneumatique et très vite des indices (par exemple des dents de type labyrinthodonte et des bourrelets sus-orbitaires placés haut sur le sommet du crâne) pointent vers *Elpistostege*. C'est Richard Cloutier et son équipe qui vont poursuivre l'étude. Le dégagement du fossile va prendre 2 200 heures. Le fossile a fait l'objet de milliers de scans et une représentation 3D a été constituée, ce qui a permis un dégagement numérique, en parallèle du dégagement physique du fossile. L'intérêt du dégagement numérique est la possibilité de se tromper et de revenir en arrière quand on se rend compte de son erreur ; ceci permet de signaler les points délicats et de réduire les erreurs lors du dégagement physique, pour lequel il n'est pas possible de restaurer ce qui a été enlevé en trop.

*Elpistostege watsoni* mesurait 1,60 m et vivait au Dévonien supérieur, dans des eaux peu profondes. Comme *Panderichthys*, il a :

- un corps allongé ;
- ni nageoires dorsales, ni anales ;
- une nageoire caudale ;
- de fortes nageoires pectorales et pelviennes ;
- une ceinture pelvienne non liée à la colonne vertébrale ;
- des branchies et des poumons.



Figure 35. Fossile d'*Elpistostege watsoni* complet, découvert dans le parc de Miguasha, Canada. Vue dorsale. Photo Johanne Kerr.

Source : <https://www.quebecscience.qc.ca/sciences/elpistostege-poisson-doigts/>.

Ses vertèbres portent des zygapophyses. Ce sont de petites projections permettant aux vertèbres de s'articuler les unes avec les autres, renforçant la colonne et offrant un meilleur soutien. C'est un indice qui pointe vers les tétrapodes.

Pour les membres, on constate la présence de doigts, mais pas toutes les phalanges (figure 36).

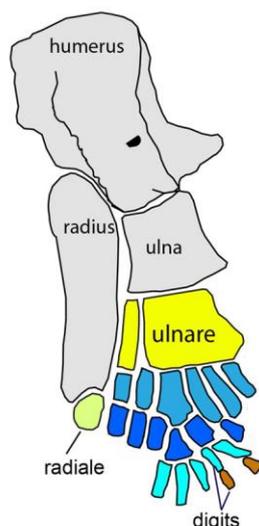


Figure 36. Schéma du membre de *Elpistostege watsoni*.

Source : <https://gurumed-oxn8moh.netdna-ssl.com/wp-content/uploads/2020/03/Elpistostege-watsoni-2-20.jpg>.

Certes, il y a des doigts. Mais surtout il y a aussi des rayons. Alors, peut-on déjà parler de tétrapode ? Ou ichthyen ? Et pourquoi pas les deux en même temps ?

### Conclusion

La phase de transition entre tétrapodomorphes ichthyens et tétrapodes n'est pas simple et ne doit pas être confondue avec la terrestrialisation. L'étude de certaines espèces ayant vécu au Dévonien (*Ichthyostega*, *Acanthostega*, *Tiktaalik*, *Panderichthys*, *Eusthenopteron*) permet de mieux comprendre cette phase même si le travail est loin d'être terminé.

La découverte de *Tiktaalik*, en 2006, puis son étude ont contribué de façon importante à identifier les modifications produites dans les tétrapodomorphes et qui vont conduire aux tétrapodes : en particulier les articulations des membres, la ceinture scapulaire détachée du crâne, la ceinture pelvienne élargie (figure 37).

Depuis cette découverte, la description de *Elpistostege watsoni*, en 2013, a permis d'aller encore plus loin, avec un individu possédant doigts et rayons. Toutes les découvertes faites contribuent à affiner la définition des tétrapodes et surtout à augmenter notre compréhension des transformations ayant eu lieu.

Depuis le milieu des années 1990, de nombreux autres tétrapodes du Dévonien ont été découverts (figure 38). Les fossiles de ces espèces sont malheureusement très partiels ou en mauvais état. Mais l'espoir de nouvelles découvertes est permis et avec lui l'espoir de nouveaux éléments de compréhension dans les années à venir.

### Bibliographie

Ahlberg Per E., Clack J.A. et Blom H., 2005. The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Nature*, vol 437, 1<sup>er</sup> Septembre 2005, p. 137-140.

[https://www.academia.edu/407883/The\\_Axial\\_Skeleton\\_of\\_the\\_Devonian\\_Tetrapod\\_Ichthyostega](https://www.academia.edu/407883/The_Axial_Skeleton_of_the_Devonian_Tetrapod_Ichthyostega)

Ciavatti G. et N., 1999-2020. Évolution biologique. *En ligne* :

<http://www.evolution-biologique.org/histoire-de-la-vie/conquete-des-continents/la-locomotion.html>

Clément G. et Letenneur C., 2009. L'émergence des tétrapodes - une revue des récentes découvertes et hypothèses. *C.R. Palevol*, 8, p. 221-232.

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S163106830800184X>

Cloutier R et Bécharde I., 2013. A new piece of the devonian fish-to-tetrapod puzzle: the discovery of a complete specimen of *Elpistostege*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Program and Abstracts, 73<sup>e</sup> annual meeting Society of Vertebrate Paleontology, 2013, p. 107.

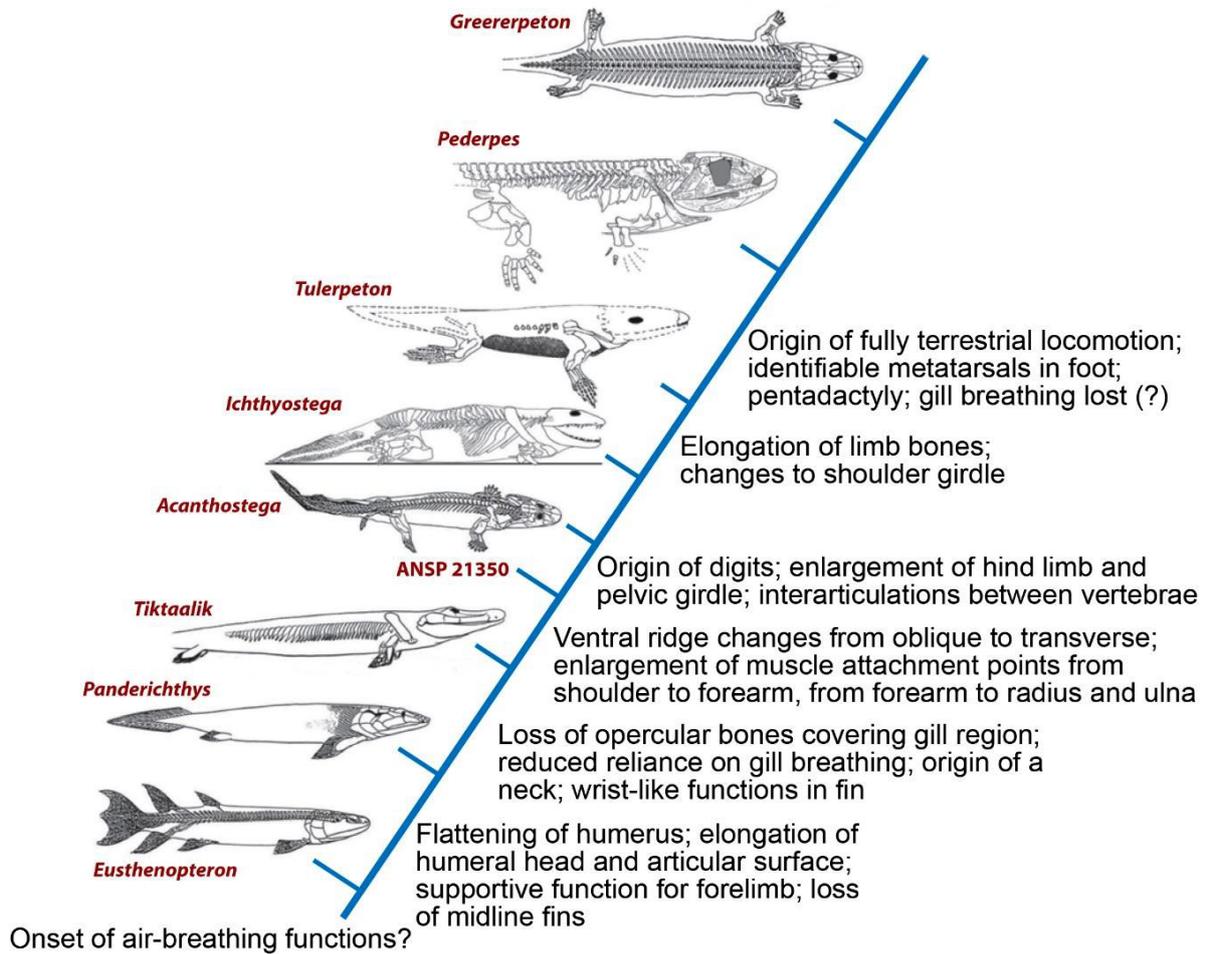


Figure 37. Cladogramme des tétrapodomorphes clés et des tétrapodes à membres avec leurs principales modifications. D'après Reeves, 2019.

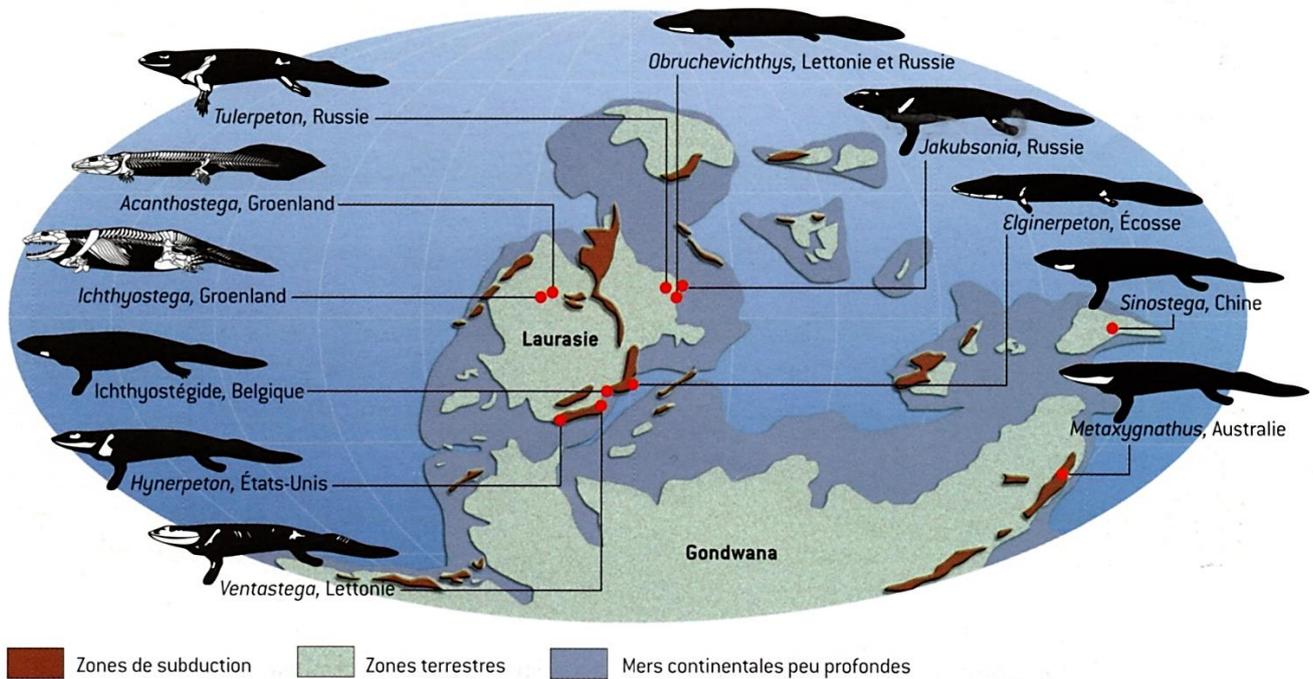


Figure 38. Répartition sur terre des tétrapodes au Dévonien supérieur. D'après Steyer, 2009.

Cloutier R. et Long J., 2020. Un fossile vieux de 380 millions d'années révèle l'origine de nos mains. *The Conversation*, revue en ligne :

<https://theconversation.com/un-fossile-vieux-de-380-millions-dannees-revele-lorigine-de-nos-mains-130363>

Cloutier R., Clément A.M., Lee M.S.Y. *et al.*, 2020. *Elpistostege* and the origin of the vertebrate hand. *Nature*, vol. 579, p. 549-554.

<https://www.nature.com/articles/s41586-020-2100-8>

Daeschler E.B., Shubin N.H., Jenkins F.A., Jr., 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature* ; vol. 440 ; p.757-763.

<https://www.nature.com/articles/nature04639>

Ignasse J., 2012. La drôle de marche du premier vertébré terrestre. *Science et Avenir*.

[https://www.sciencesetavenir.fr/archeo-paleo/la-drole-de-marche-du-premier-vertebre-terrestre\\_21464](https://www.sciencesetavenir.fr/archeo-paleo/la-drole-de-marche-du-premier-vertebre-terrestre_21464)

Janvier P. Sarcoptérygiens. Encyclopédie Universalis. <https://www.universalis.fr/encyclopedie/sarcopterygiens/>

Jarvik, E., 1955. The oldest tetrapods and their fore-runners. *Sci. Mon.* 80, p. 141-154.

Jarvik E., 1996. The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Fossils and Strata*, 40, 1-206.

Langlois C., 2006. *Tiktaalik*, un nouveau témoin de la transition poissons Sarcoptérygiens/Tétrapodes.

<https://planet-terre.ens-lyon.fr/ressource/tiktaalik-2006-06-01.xml>

Mazé G., 2016. Le Prince de Miguasha au musée du Parc de Miguasha. *Conserveries mémorielles*, mis en ligne le 7 décembre 2016.

<https://journals.openedition.org/cm/2374>

Rajcak H. et Laverdunt D., 2019. Les animaux des mondes disparus. Actes Sud Junior, 70 pages. *Traduit en anglais et paru en 2021 sous le titre : Fossils from lost worlds.*

Reeves E., 2019. Early Carboniferous Palynology and Tetrapod Evolution. PhD thesis, University of Southampton, XXXVII + 437 pages.

[https://eprints.soton.ac.uk/435765/1/Reeves\\_Emma\\_PhD\\_Thesis\\_Nov\\_2019.pdf](https://eprints.soton.ac.uk/435765/1/Reeves_Emma_PhD_Thesis_Nov_2019.pdf)

Romer A.S., 1955. Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii ? *Nature*, 176, p. 126.

Sanchez S., Tafforeau P., Clack J.A. et Ahlberg Per E., 2016. Life history of the stem tetrapod *Acanthostega* revealed by synchrotron microtomography. *Nature*, vol. 537, 7 septembre 2016, p. 408-411.

<https://www.nature.com/articles/nature19354?proof=t>

Schultze H.P. et Arsenault M., 1985. The panderichthyid fish *Elpistostege* : a close relative of tetrapods ? *Palaeontology* 28, p. 293-309.

Shubin N.H., Daeschler E.B., Jenkins F.A., Jr., 2006. The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature*, vol. 440, p. 764-771.

<https://www.nature.com/articles/nature04637>

Shubin N.H., Daeschler E.B. et Jenkins F.A., 2014. Pelvic girdle and fin of *Tiktaalik roseae*. *PNAS*, vol. 111, 3, p. 893-899.

<https://www.pnas.org/content/pnas/111/3/893.full.pdf>

Steyer S., 2009. La Terre avant les dinosaures. Belin. Pour la Science, 206 pages. *Illustrations Alain Beneteau*.

Westoll, T.S., 1938. Ancestry of the tetrapods. *Nature*, 141, p. 127.

## Sites Internet

<https://www.techno-science.net/glossaire-definition/Sarcopterygii.html>

<https://www.sciencedirect.com/topics/agricultural-and-biological-sciences/sarcopterygii>

<https://bionum.univ-paris-diderot.fr/2018/05/30/douviennent-les-premiers-doigts/>

<https://www.frwiki.org/wiki/Ichthyostega>

<https://www.miguasha.ca/mig-fr/eusthenopteron.php>

<https://en.wikipedia.org/wiki/Tiktaalik>

<https://www.quantamagazine.org/neil-Shubin-on-tiktaalik-ballistic-tongues-and-evolution-20210302/>

[https://yeah.fandom.com/wiki/Acanthostega\\_gunnari](https://yeah.fandom.com/wiki/Acanthostega_gunnari)

<https://dinsaress.fr/devonien/ichthyostega/>

<https://www.quebecscience.qc.ca/sciences/elpi-les-premiers-pas/>

<https://www.quebecscience.qc.ca/sciences/elpistostege-poisson-doigts/>

\*\*\*\*\*

## CHANGEMENT D'ADRESSE POUR LE SITE INTERNET DE LA SAGA

Afin de pouvoir disposer de beaucoup plus d'espace pour le stockage de ses ressources en ligne, la SAGA vient de choisir un nouvel hébergeur pour son site Internet. Par la même occasion, notre site change de nom de domaine. Retrouvez donc dès à présent votre site SAGA sur la nouvelle adresse :

<https://www.saga-geol.fr>

Il n'y a pas de changement du contenu, ni de son apparence, et pas de changement non plus concernant l'accès à l'espace adhérent (même identifiant, même mot de passe).

N'hésitez pas à me faire part d'éventuels soucis que vous pourriez rencontrer.

*Christine Canape, webmestre de la SAGA.*