

Eusthenopteron foordi: comme un poisson dans l'eau!

Olivier Matton | Coreponsables du Service de la conservation et de la recherche au parc national de Miguasha
France Charest

Le parc national de Miguasha, situé en Gaspésie, protège la Formation d'Escuminac (Dévonien supérieur, 380 millions d'années) qui est, à ce jour, l'un des plus précieux vestiges au monde permettant de comprendre nos lointaines origines aquatiques. Cette formation fossilifère représente en effet une rare opportunité de plonger vers les origines du groupe de vertébrés auquel notre espèce appartient, celui des tétrapodes ou vertébrés à pattes (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères). La notoriété du site fossilifère de Miguasha est due en grande partie à la présence du fameux *Eusthenopteron foordi* (Figure 1).



Figure 1. Spécimen fossile exceptionnel de l'*Eusthenopteron foordi*, Johanne Kern

Depuis 120 ans, cette espèce surnommée le « Prince de Miguasha » est utilisée dans des scénarios évolutifs tentant d'expliquer la transition entre la nageoire du poisson et la patte du tétrapode ainsi que le processus de colonisation de la terre ferme (terrestrialisation). De récentes recherches, menées par le biais d'une entente de prêt établie entre le Musée d'histoire naturelle du parc national de Miguasha et une équipe de paléontologues français du Muséum national d'Histoire naturelle, situé à Paris, viennent encore une fois confirmer l'importance scientifique de cette espèce fossile. Ces chercheurs ont réalisé une première: l'étude histologique et microanatomique du squelette (étude du tissu osseux et de son anatomie fine) des nageoires de l'*E. foordi*. Pour mieux comprendre le contexte exact et l'importance de ces études, un retour historique s'impose.

« MARCHÉ OU SÈCHE! »

Déjà, à l'époque de la découverte de l'*E. foordi* à Miguasha en 1879, les paléontologues avaient avancé l'idée que les nageoires paires des poissons et les membres des tétrapodes étaient homologues (voir Hall, 2007). D'ailleurs, aujourd'hui, l'ensemble des tétrapodes est classé au sein des sarcoptérygiens, terme qui signifie « poissons à nageoires charnues ».

Ce groupe, dont les humains font partie, se caractérise, entre autres, par la présence de pattes ou de nageoires charnues à l'intérieur desquelles se trouve une ossature. Cette ossature interne s'attache au corps grâce à un type d'articulations particulier. Dans cette articulation, dite monobasale, un seul os, soit l'humérus ou le fémur, vient s'articuler respectivement avec la ceinture pectorale ou la ceinture pelvienne (Figure 2). Comme cette condition unit l'ensemble des sarcoptérygiens, c'est chez un ancien sarcoptérygien ichthyen (c.-à-d. de type « poisson ») qu'il fallait chercher l'ancêtre lointain des tétrapodes.

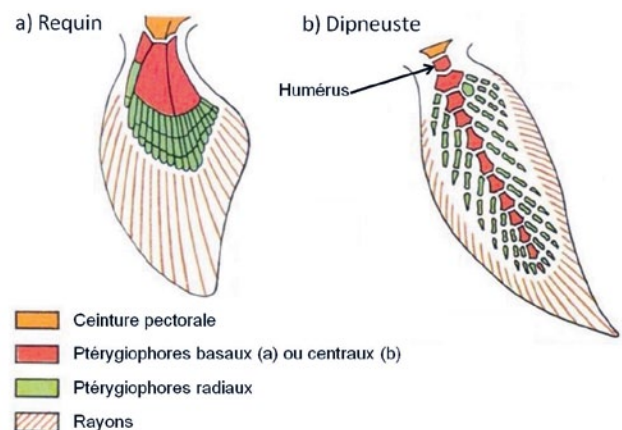


Figure 2. Comparaison de la nageoire pectorale d'un requin avec celle d'un poisson sarcoptérygien actuel, le dipneuste
a) La nageoire de requin montre trois os qui relient la nageoire à la ceinture pectorale. L'articulation avec la ceinture est donc tribasale.
b) La nageoire de dipneuste montre un seul os, l'humérus, qui s'articule avec la ceinture pectorale. Il s'agit de l'articulation monobasale typique des sarcoptérygiens.

Modifié de l'Encyclopédie Larousse.fr © Larousse 2012

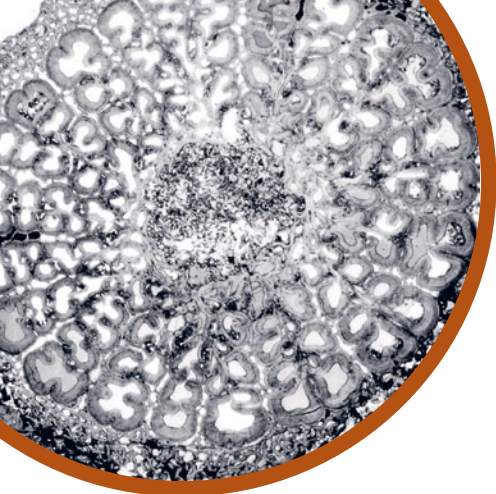


Figure 3. Coupe transversale d'une dent de l'*E. foordi* montrant la structure interne particulière. Ce type de dent est appelé labyrinthodonte. Moya Meredith Smith

À la suite de sa découverte, l'*E. foordi* va rapidement acquérir une renommée scientifique internationale. C'est que, en plus d'être doté de la fameuse articulation monobasale, ce poisson possédait d'autres caractères, tels la structure interne des dents (**Figure 3**) et le patron des os crâniens, similaires à ceux des plus vieux tétrapodes connus, datés eux aussi du Dévonien mais provenant du Groenland (**Figure 4**). En plus de l'humérus et du fémur, l'*E. foordi* possédait dans ses nageoires paires d'autres composantes du membre du tétrapode : un radius et un cubitus (ulna) dans les nageoires pectorales (**Figure 4**) ainsi qu'un tibia et un péroné (fibula) dans les nageoires pelviennes.

Au départ, les scientifiques supposaient que la transition entre la nageoire et le membre serait produite dans un milieu d'eau douce. Cette déduction découlait du fait que les dépôts sédimentaires dans lesquels sont trouvés les fossiles de l'*E. foordi* et des premiers tétrapodes étaient interprétés comme des environnements continentaux (ex. : lacs) situés en zone périodiquement aride. Ce climat aurait provoqué l'assèchement occasionnel des plans d'eau douce dans lesquels vivaient les sarcoptérygiens ichthyens.

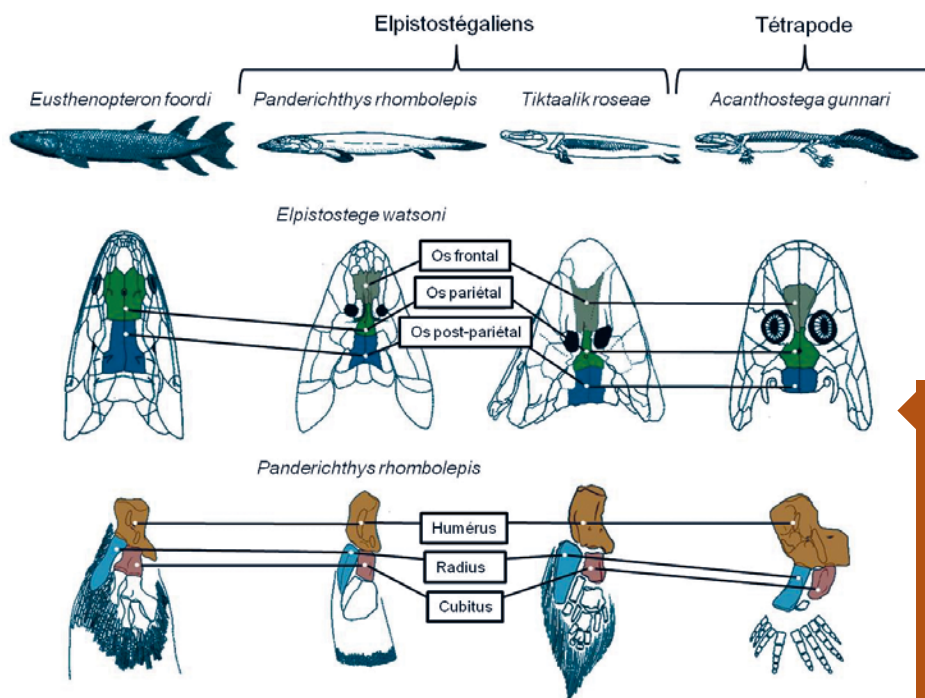


Figure 4. Comparaison entre certaines caractéristiques anatomiques de l'*Eusthenopteron foordi*, des elpistostégaliens et des premiers tétrapodes, selon la forme générale de l'animal, du crâne et de la nageoire pectorale.

À noter : le profil du corps plus aplati, la présence des os frontaux et l'absence de nageoires dorsale et anale chez les elpistostégaliens et les tétrapodes. Les images de *T. roseae* sont adaptées avec la permission de Macmillan Publishers Ltd : Nature Daeschler et coll. et Shubin et coll., copyright 2006

Le scénario initial proposait ainsi que l'*E. foordi* était parfois contraint de ramper hors de sa mare asséchée vers un autre point d'eau (**Figure 5**). Ces assèchements saisonniers auraient ainsi représenté la pression de sélection favorisant le développement de nageoires toujours plus robustes, jusqu'à l'avènement de la patte du tétrapode. Dans ce scénario, les premiers tétrapodes auraient dès le départ été des animaux terrestres, leurs membres s'étant développés pour se mouvoir sur la terre ferme.

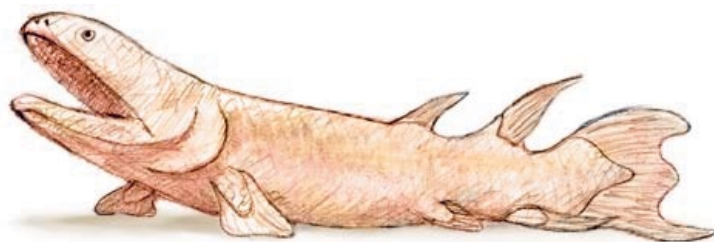


Figure 5. Reconstitution de l'*Eusthenopteron foordi* qui rampe sur le sol à l'aide de ses nageoires robustes
Dennis C. Murphy, www.devoniantimes.org

UN SCÉNARIO QUI NE TIENT PLUS LA ROUTE

Cette vision traditionnelle perdure encore souvent au sein du grand public. Pourtant, au cours des 30 dernières années, de nombreuses découvertes sont venues chambouler ce scénario. Ainsi, *l'E. foordi* a été détrôné en tant que plus proche parent des tétrapodes. Les candidats actuels à ce titre sont les elpistostégaliens, un petit groupe de sarcoptérygiens ichthyens étonnant. L'une de ces espèces cruciales a d'ailleurs été trouvée à Miguasha. Il s'agit de *l'Elpistostege watsoni* (**Figure 6**).



Figure 6. Vue dorsale d'une portion de crâne de *l'Elpistostege watsoni*

Les elpistostégaliens possèdent presque tout l'attirail des tétrapodes : l'ossature crânienne, les orbites sur le dessus d'un crâne aplati et allongé, la colonne vertébrale robuste et la disparition des nageoires dorsales et anale. Leurs appendices pairs, lorsque préservés, présentent une ossature interne quasi identique à celle des tétrapodes, mais pour laquelle il manque les doigts (**Figure 4**). Les elpistostégaliens n'étaient donc pas des tétrapodes, mais plutôt des sarcoptérygiens ichthyens très apparentés aux tétrapodes.

En outre, plusieurs formations fossilifères ayant livré les restes des premiers tétrapodes ou de leurs « cousins » ichthyens, notamment la Formation d'Escuminac, ont fait l'objet de réinterprétations paléoenvironnementales. Ces sites qu'on interprétait autrefois comme des milieux d'eau douce sont maintenant considérés comme des environnements d'eau salée littoraux, par exemple des habitats marins côtiers, des lagunes ou des estuaires. Or, si les sarcoptérygiens ichthyens vivaient principalement dans ces types d'environnements, cela signifie qu'ils n'étaient pas exposés à des périodes d'assèchement. Ils n'avaient donc pas à arpenter la terre ferme en quête d'un nouveau point d'eau.

D'ailleurs, la découverte de nouveaux restes de tétrapodes du Dévonien est venue démontrer que certains d'entre eux étaient dotés de membres peu adaptés à supporter le corps hors de l'eau. Ces tétrapodes devaient plutôt se servir de leurs pattes comme pagaies. Ce n'est que bien après que se serait produite la colonisation de la terre ferme par ces tétrapodes. C'est de ces formes terrestres que dériveraient tous les tétrapodes actuels (amphibiens, reptiles, oiseaux et mammifères), y compris les tétrapodes aquatiques. C'est donc dire que des animaux tels les tortues marines et les baleines ont pour origine un animal terrestre à quatre pattes.

L'EUSTHENOPTERON FOORDI REFAIT SURFACE

Ainsi, la patte se serait développée dans, et pour, le milieu aquatique et non pas pour la locomotion terrestre. Cependant, un habitat marin transitionnel, tel un estuaire, n'exclut pas la possibilité que certains tétrapodes primitifs aient eu un mode de vie partiellement amphibie. S'ils n'étaient pas poussés par des sécheresses, les premiers tétrapodes pouvaient avoir d'autres raisons de s'aventurer vers la terre ferme, mais lesquelles? Comment ces animaux utilisaient-ils leur environnement à l'interface du milieu aquatique et terrestre? Existe-t-il une méthode pour réussir à discriminer les préférences environnementales des divers tétrapodes primitifs? Cette dernière question est actuellement au cœur des recherches des Drs Michel Laurin et François J. Meunier, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, et de leurs collaborateurs.

Pour tenter d'y répondre, cette équipe adopte une approche paléohistologique, soit l'étude des tissus osseux fossiles et de leur microanatomie. Leur méthode est basée sur le fait qu'il existe des distinctions entre la microstructure des os longs des membres des tétrapodes terrestres (ex. : un iguane), des tétrapodes aquatiques d'eau peu profonde (ex. : une salamandre aquatique) et de ceux d'eau profonde (ex. : un dauphin), car ils sont tous adaptés à leur habitat respectif. En étudiant de la même façon les os des membres des tétrapodes fossiles, ces chercheurs espèrent détecter les différences suggérant des milieux de vie distincts chez ces animaux.

Cependant, pour pouvoir procéder ainsi, il leur faut d'abord une référence, un sarcoptérygien dévonien clairement aquatique. Les caractéristiques histologiques obtenues chez cette espèce pourraient servir de « modèle aquatique primitif » auquel il serait possible de comparer les données obtenues chez les tétrapodes fossiles pour déduire l'habitat de ces derniers. C'est ici que *l'E. foordi* refait surface!

L'AUTOPSIE D'UN PRINCE

C'est donc la recherche du bon « modèle aquatique » fossile qui a conduit les auteurs à s'intéresser à *l'E. foordi* dans leurs études de 2007 et 2012. Cette espèce fossile semblait en effet être le sujet d'étude parfait. D'une part, son anatomie, avec notamment des nageoires dorsales, anale et caudale qui seraient encombrantes en eau peu profonde, suggère un mode de vie strictement aquatique. D'autre part, malgré la découverte des elpistostégaliens, *l'E. foordi* demeure encore étroitement apparenté aux tétrapodes dans les récentes classifications. Ensuite, le matériel d'étude est disponible en abondance, la Formation d'Escuminac ayant fourni jusqu'à maintenant plus de 3 300 spécimens appartenant à cette espèce. Finalement, le squelette interne bien ossifié de *l'E. foordi* se prête bien à une étude paléohistologique.

Or, malgré ces qualités, bien peu d'information microanatomique et histologique était disponible à propos de cette espèce vedette. L'objectif des chercheurs était de pallier ce manque en réalisant l'étude microanatomique et histologique des os longs des nageoires de *l'E. foordi*. Ils souhaitaient ainsi obtenir des données utilisables pour de futures études comparatives sur des tétrapodes primitifs.

Les auteurs ont donc utilisé deux spécimens provenant du Musée d'histoire naturelle de Miguasha sur lesquels ils ont isolé une nageoire pectorale, une nageoire pelvienne et une nageoire dorsale. Puis, ces nageoires ont été coulées dans une résine et sectionnées transversalement et longitudinalement pour révéler la structure interne des éléments osseux. Les sections ont ensuite pu être polies, photographiées et étudiées au microscope.

L'observation des coupes a d'abord révélé une bonne nouvelle : la préservation du tissu minéralisé des os de l'*E. foordi* est telle qu'elle permet d'étudier non seulement la microstructure mais également les détails histologiques de l'os. Ainsi, les auteurs ont pu observer la présence des composantes typiques des os actuels, tels les canaux vasculaires nourriciers ou les microcavités qui hébergeaient les cellules osseuses (**Figure 7**) : une chose remarquable pour un animal vieux de 380 millions d'années ! Au niveau microstructural, les os longs de l'*E. foordi* ne présentent, en surface, qu'une fine couche d'os cortical compact qui entoure un réseau étendu d'os spongieux. La transition entre l'os cortical et l'os spongieux est très marquée (**Figure 8a**).

En outre, les chercheurs ont remarqué que la croissance en épaisseur et en longueur des os longs de l'*E. foordi* se faisait par les mêmes mécanismes que ceux qu'on retrouve chez les tétrapodes modernes. Par exemple, l'os cortical est composé de couches successives qui témoignent de la présence du périoste (**Figure 8b**), cette membrane fibreuse retrouvée à la surface des os des tétrapodes actuels.

DÉTERMINER LE MODE DE VIE À PARTIR DES OS ?

L'étude microanatomique et histologique des nageoires de l'*E. foordi* montre que ses os longs sont similaires à ceux des tétrapodes par leur mode de croissance et leurs caractéristiques histologiques. Par contre, ces mêmes os sont considérablement spongieux et semblent peu adaptés à supporter le stress mécanique que représente la locomotion terrestre. À première vue, cela n'a rien de surprenant pour un animal considéré comme aquatique.

Cependant, ce type d'organisation interne se distingue de celui connu pour tous les tétrapodes actuels, même ceux aquatiques, déjà étudiés par les chercheurs. Normalement chez les formes actuelles, l'os cortical est considérablement plus épais et la transition avec l'os spongieux plus progressive.

Comment expliquer ces différences ? Pour les chercheurs, la structure des os retrouvée chez l'*E. foordi* pourrait représenter l'état retrouvé chez un organisme dont toute la lignée ancestrale est aquatique alors que la structure retrouvée chez les tétrapodes actuels porterait plutôt la trace de leurs ancêtres ayant foulé la terre ferme. L'étude microstructurale d'autres sarcoptérygiens fossiles sera requise avant de se prononcer, mais il se pourrait donc que l'on ait trouvé chez l'*E. foordi* le patron aquatique primitif recherché par l'équipe française.

L'*E. foordi* demeure un sujet d'étude privilégié dans notre compréhension de la transition entre les poissons et les tétrapodes. Ainsi, ses os longs, bien ossifiés, peuvent être étudiés et comparés avec ceux des tétrapodes fossiles ou actuels. Les données fournies par ces récentes études, jumelées aux analyses similaires effectuées sur d'autres formes fossiles, permettront ultimement de mieux comprendre le mode de vie des premiers tétrapodes et la séquence d'acquisition de caractères anatomiques ayant permis la colonisation de la terre ferme par nos lointains parents. Une partie de cette grande histoire se cache encore dans les collections et la falaise protégée du parc national de Miguasha.

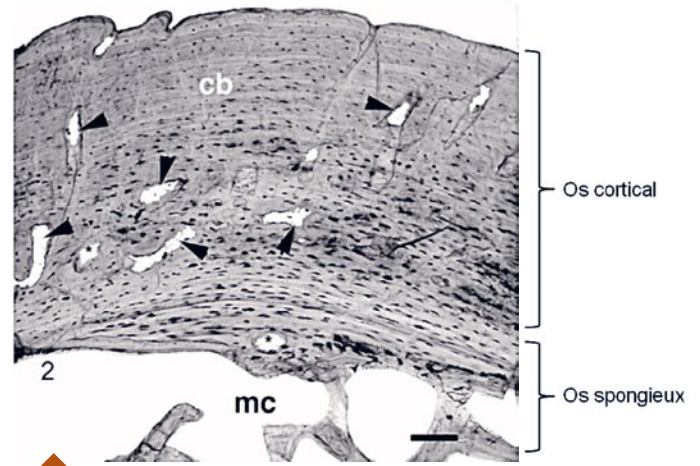


Figure 7. Coupe transversale du cubitus de l'*Eusthenopteron foordi* qui montre bien les canaux vasculaires (pointes de flèche) Laurin et coll., 2007

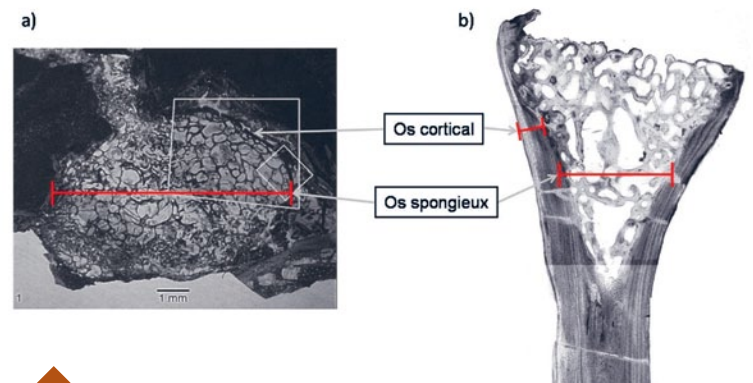


Figure 8. Microanatomie des os :

a) Coupe transversale de l'humérus qui montre clairement l'espace occupé par l'os spongieux comparé à la très fine couche d'os cortical (Laurin et coll., 2007)

b) Coupe longitudinale d'un os de la nageoire pelvienne qui montre la structure interne avec l'os cortical et l'os spongieux. Plusieurs couches liées à la croissance de l'os cortical sont observables et démontrent que l'*E. foordi* avait de son vivant de longs os recouverts d'un périoste. La nature fibreuse de ce dernier n'a pas permis sa conservation (Laurin et Meunier, 2012).

RÉFÉRENCES

- Clack, J. A. 2002. Gaining ground: The origin and evolution of tetrapods. Indiana University Press, Bloomington.
- Daeschler, E. B., N. H. Shubin et F. A. Jr Jenkins. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*. 440 : 757-763.
- Hall, B. K. 2007. Fins into Limbs : Evolution, development, and transformation. The University of Chicago Press.
- Laurin, M. 2010. How the vertebrates left the water. University of California Press, Berkeley.
- Laurin, M. 2011. Terrestrial Vertebrates. Stegocephalians: Tetrapods and other digit-bearing vertebrates. Version 21 April 2011. Disponible en ligne au : tolweb.org/Terrestrial_Vertebrates/14952/2011.04.21 in The Tree of Life Web Project, tolweb.org.
- Laurin, M., M. Girondot et M.-M. Loth. 2004. The evolution of long bone microanatomy and lifestyle in lissamphibians. *Paleobiology*. 30 (4) : 589-613.
- Laurin, M., F. J. Meunier, D. Germain et M. Lemoine. 2007. A microanatomical and histological study of the paired fin skeleton of the Devonian sarcopterygian *Eusthenopteron foordi*. *Journal Of Paleontology*. 81 (1) : 143-153.
- Meunier, F. J. et M. Laurin. 2012. A microanatomical and histological study of the fin long bones of the Devonian sarcopterygian *Eusthenopteron foordi*. *Acta Zoologica*. 93 (1) : 88-97.
- Shubin, N. H., E. B. Daeschler, et F. A. Jr. Jenkins. 2006. The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature*. 440 : 764-771.
- Steyer, S. 2009. La Terre avant les dinosaures. Éditions Belin, Paris.