

Évolution
L'émergence des tétrapodes - une revue des récentes
découvertes et hypothèses

Gaël Clément*, Charlène Letenneur

CNRS-UMR 5143 paléobiodiversité et paléoenvironnements, département histoire de la Terre,
Muséum national d'histoire naturelle (MNHN), 57, rue Cuvier, CP38, 75005 Paris, France

Reçu le 24 octobre 2008 ; accepté après révision le 28 octobre 2008

Disponible sur Internet le 31 décembre 2008

Rédigé sur l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Ces 30 dernières années, et surtout très récemment, les connaissances sur l'émergence des tétrapodes ont connu un essor majeur, grâce à la découverte de fossiles remarquables, de nouvelles techniques d'investigation et d'un regain de dynamisme scientifique concernant cette thématique. Cet article est une revue non exhaustive des connaissances actuelles concernant l'origine, la diversité, la phylogénie, la biogéographie, et les environnements des premiers tétrapodes et de leurs plus proches parents, les elpistostégaliens. Après un court historique, l'accent est mis sur les plus récentes et plus importantes découvertes et hypothèses. Les articles les plus pertinents et les plus complets concernant les différents sujets abordés sont présentés dans la liste de références. **Pour citer cet article : G. Clément, C. Letenneur, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Overview of the emergence of tetrapods. During the last three decades, and particularly, very recently, our knowledge of the emergence of tetrapods has dramatically increased due to discoveries of outstanding fossils, new technologies and renewed scientific interest concerning the so-called “fish-tetrapod transition”. This article is a concise overview of our current knowledge of origin, diversity, phylogeny, biogeography and environments of the early tetrapods and their close relatives, the elpistostegalian fishes. Following a short historical review, emphasis is placed on the more recent and important discoveries and hypotheses. The most relevant and complete references concerning the different topics presented here can be found in the literature list. **To cite this article : G. Clément, C. Letenneur, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Mots clés : Carbonifère ; Dévonien ; Elpistostégaliens ; Revue ; Tétrapodes

Keywords : Carboniferous ; Devonian ; Elpistostegalians ; Overview ; Tetrapods

Abridged English version

The origin of tetrapods (four-legged vertebrates), about 365 million years ago, was one of the key events in the evolution of vertebrates. It changed the terrestrial ecosystem forever and gave rise to a major new group of animals that today numbers some 24,000 living species.

* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : gclément@mnhn.fr (G. Clément),
cletenneur@mnhn.fr (C. Letenneur).

Our understanding of this event has advanced dramatically in recent years thanks to a series of outstanding fossil discoveries and innovative phylogenetic analyses. It is becoming possible to reconstruct sequences of character changes leading from fish to tetrapod morphology, and tentatively to identify the genetic basis for some of these changes through interdisciplinary research integrating palaeontology with developmental genetics. Furthermore, the application of X-ray tomography (“CT scanning”) to early tetrapod and tetrapodomorph fish fossils is improving our ability to interpret complex three-dimensional structures such as the pectoral fin and skull.

After a brief historical review and a concise list of Devonian tetrapod discoveries, emphasis is put on some very recent discoveries concerning anatomy, palaeoecology and phylogeny of the elpistostegalian fishes *Tiktaalik* from the Frasnian of Ellesmere Island, Canada and *Panderichthys* from the Givetian-Frasnian of Latvia and on the early tetrapods *Ichthyostega* and *Ventastega* from the Late Famennian, respectively of East Greenland and Latvia.

Tiktaalik roseae, the closest relative to tetrapods, presents a shortened skull roof; a modified ear region; a mobile neck; flat, horizontally oriented entopterygoids (pair bones of the palate); a pectoral endoskeleton morphologically and functionally transitional between a fin and a limb; and other characters that presage tetrapod conditions [44,47,74].

The pectoral fin of *Panderichthys rhombolepis* has been recently reinvestigated via a CT scan study. Results show that the plate-like ulnare of previous reconstructions is an artefact and that distal radials are present. It suggests that fingers derived from the distal radials of tetrapodomorph fish and are not new structures (novelty) of tetrapods without homologues in sarcopterygian fish fins [18].

Recent study on the postcranial skeleton of *Ichthyostega*, and particularly on the vertebral column, shows that it was adapted for dorsoventral rather than lateral flexion. This supposes an adaptation to non-swimming locomotion. The new reconstruction of the animal is significantly different from the previously published ones [10].

The overall skull shape of the Late Famennian tetrapod *Ventastega curonica* is strikingly similar to that of the elpistostegalian fish *Tiktaalik*, and rather different to those of *Ichthyostega* and *Acanthostega*. *Ventastega*, although one of the youngest Devonian tetrapods (Table 1), occupies a relatively deep position in the tetrapod stem group, the supposed tetrapod *Elginerpeton* from the Frasnian of Scotland only occupying a more basal position [12].

The origin of tetrapods is supposed to be placed within the paleocontinent Euramerica since the closest sister taxa of tetrapods, the elpistostegalian fishes, were found in Latvia and Canada. The environments of the elpistostegalian fishes and Devonian tetrapods were very diverse, from true marine to true continental, with an apparent predominance of shallow swampy marine lagoons [15,29,32,33,57].

1. Introduction

L'émergence des tétrapodes, suivie plus tard par leur terrestrialisation, a été une étape majeure de l'histoire évolutive des vertébrés. Cet événement, parfois maladroitement (car pouvant insidieusement sous-entendre une finalité évolutive) nommé « conquête du milieu terrestre », a donné lieu à de multiples hypothèses évolutives se succédant au rythme des découvertes de nouveaux (rares) fossiles.

Les premiers animaux munis de pattes, ou premiers tétrapodes (= « quatre pieds »), sont à l'origine de l'ensemble des vertébrés terrestres actuels. Cet important groupe supposé monophylétique comprend les amphibiens [76], les lépidosauriens, les chéloniens, les archosaures [14,46], et les mammifères [20,51]. Certains représentants de ces groupes ont réalisé plus tard un retour à l'eau, comme les reptiles marins ou les cétacés [45].

Nombreuses sont les personnes qui savent que, au sein de l'arbre buissonnant de l'évolution des vertébrés, l'homme a de lointains aïeux « poissons ». Mais cette appréciation, issue des enseignements scolaires, est sujette à de nombreuses interrogations, voire de suspensions. Ces questionnements sont légitimés par la fausse impression de soudaineté de la transition poisson-tétrapode. Il apparaît, en effet, difficile de concevoir le passage d'un animal de type « poisson » (aquatique) à un animal de type « amphibien » (terrestre) en un brusque saut évolutif, en une période de temps très courte. Cette version, souvent retrouvée dans les ouvrages scolaires ou dits « grand public », est fautive. Les différentes séquences de modifications de caractères anatomiques, intervenues au cours de la transition poisson-tétrapode, sont aujourd'hui bien connues grâce à :

- des découvertes récentes de fossiles exceptionnels (e.g., *Tiktaalik*, *Ventastega*) ;
- de nouvelles investigations sur les structures anatomiques complexes (telles que l'endosquelette des nageoires, l'endocrâne, ou l'histologie osseuse) par la technique d'imagerie 3D par microtomographie par

rayons X (via tomographie axiale assistée par ordinateur [CT scan] ou lumière synchrotron) ;

- l'essor d'études interdisciplinaires intégrant paléontologie et génétique du développement.

Ces séquences d'acquisition de caractères menant, par contingence, à une morphologie de type tétrapode se sont échelonnées sur quelques 25 Ma, ce qui ne peut être considéré comme un brusque saut évolutif. Malheureusement, ces raccourcis soi-disant pédagogiques et la méconnaissance du fonctionnement intellectuel de la science sont le terreau dans lequel piochent vigoureusement les antiévolutionnistes, ayant l'intelligence stratégique de ne plus (trop) opposer la religion à la science, pour préférer contester « scientifiquement » les théories scientifiques actuelles sur les étapes majeures de l'évolution. Et l'émergence des tétrapodes est l'une d'entre elles.

Les 30 dernières années ont vu la découverte de nouveaux spécimens fossiles, de nouvelles données anatomiques et de nouvelles hypothèses phylogénétiques. Il n'en reste pas moins que cette étape majeure de l'évolution des vertébrés est malheureusement encore peu étayée par le registre fossile.

Il est important de différencier deux événements distincts : l'émergence des tétrapodes, puis, plus tard, la terrestrialisation des tétrapodes. Les premiers restes fossiles de tétrapodes datent d'environ –370 Ma (Dévonien moyen) [1,2,3] et les plus anciens fossiles de tétrapodes considérés comme terrestres datent de –350/–360 Ma (Carbonifère inférieur) [29,31,84]. Les premiers tétrapodes sont donc *a priori* restés confinés au milieu aquatique pendant environ 20 Ma, avant qu'ils ne posent la patte sur la terre ferme.

2. Court historique

L'idée que la vie terrestre ait émergé du monde aquatique est ancienne, elle apparaît dès l'Antiquité, chez les philosophes grecs. Mais il a fallu attendre le début du XIX^e siècle, avec Lamarck [56] et la notion de l'évolution des espèces, pour voir apparaître les premières théories scientifiques. Les organismes actuels les plus apparentés aux tétrapodes ont alors été recherchés. Le polyptère, un actinoptérygien d'eau douce aux nombreux caractères primitifs, fut un bon candidat [50], avant de laisser sa place aux dipneustes [52]. Ces poissons sarcoptérygiens (= « à nageoires charnues »), possédant des poumons fonctionnels, vivent dans les rivières et marécages d'Afrique intertropicale (protopères), d'Amérique du Sud (lépidosirènes) et du Queensland en Australie (*Neoceratodus*). La biolo-

gie moléculaire a récemment conforté les hypothèses d'Haeckel et les dipneustes sont toujours aujourd'hui considérés comme les plus proches parents actuels des tétrapodes [19,65].

Les nombreuses missions géologiques du début du XX^e siècle ont permis les découvertes de nouveaux sarcoptérygiens fossiles, et en particulier des tétrapodes de plus en plus anciens et de nouveaux poissons tétrapodomorphes. Ces derniers, tels que les ostéolépipiformes et les elpistostégaliens, présentent une disposition des os du crâne très similaire à celle des premiers tétrapodes, une histologie des dents avec la même structure plissée (la plicidentine), et des narines internes (ou choanes, qui sont les orifices postérieurs des fosses nasales) permettant, entre autres, de pouvoir respirer la gueule fermée. De plus, la structure du squelette interne des nageoires pectorales et pelviennes des poissons tétrapodomorphes évoquent celles des membres des tétrapodes, où l'on peut reconnaître un os long (correspondant à l'humérus du membre antérieur ou au fémur du membre postérieur), s'articulant à son extrémité proximale avec la ceinture (pectorale ou pelvienne) et s'articulant à son extrémité distale avec deux os longs (radius/ulna ou tibia/fibula).

3. Les avancées de ces 30 dernières années

Les différentes hypothèses sur les conditions de la sortie des eaux des vertébrés se sont succédé au rythme des découvertes de fossiles de poissons tétrapodomorphes et de premiers tétrapodes.

Les premiers tétrapodes dévoniens découverts sont les genres *Ichthyostega* et *Acanthostega* du Famennien de l'Est du Groenland. De nombreux restes fossiles, dont des spécimens complets, ont été découverts au cours de nombreuses expéditions, des années 1930 aux années 1980 [23,70]. Erik Jarvik, du Musée d'histoire naturelle de Stockholm, a passé la majeure partie de sa vie [53–55] à décrire et comparer deux organismes aujourd'hui emblématiques de la « sortie des eaux » des vertébrés : le poisson tétrapodomorphe *Eusthenopteron* du Dévonien supérieur (Frasnien, –380 Ma) du Canada et le tétrapode *Ichthyostega* du Dévonien supérieur (Famennien, –365 Ma) du Groenland.

À la suite des travaux de Jarvik, l'ostéolépipiforme tristichoptéride *Eusthenopteron* a été considéré comme l'un des poissons tétrapodomorphes les plus dérivés. Son anatomie a été finement décrite et, sur la base d'un postulat de proche parenté, comparée à celles des premiers tétrapodes [54]. Le clade des tristichoptérides (incluant *Eusthenopteron*) est aujourd'hui considéré comme phylogénétiquement proche des elpistostégaliens, lui-même considéré comme le groupe paraphylétique le plus

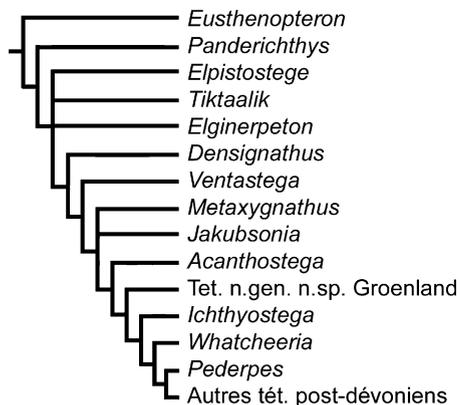


Fig. 1. Phylogénie des poissons tétrapodomorphes et des premiers tétrapodes (modifié d'après [12]).

Fig. 1. Phylogeny of tetrapodomorph fishes and early tetrapods (modified from [12]).

proche parent des tétrapodes (Fig. 1). Ces relations phylogénétiques des poissons tétrapodomorphes et des premiers tétrapodes font consensus dans la communauté scientifique bien que régulièrement, et récemment encore, controversées. Il a ainsi été proposé, d'après des études de paléoanatomie, que les dipneustes soient les plus proches parents des tétrapodes [69], ou qu'un ostéolépidide du Frasnien d'Australie soit le taxon-frère des elpistostégaliens + tétrapodes, reléguant *Eusthenopteron*, en position plus plésiomorphe au sein des poissons tétrapodomorphes [62].

Jarvik a reconstitué *Ichthyostega* comme un animal terrestre marchant sur quatre pattes massives, représentation qui devint la figure obligée de tous les manuels de paléontologie [55].

Plus récemment, certains complexes anatomiques primordiaux d'un point de vue évolutif ont été étudiés en détail chez *Acanthostega* et *Ichthyostega*. Une longue série d'articles a été publiée sur le crâne et le palais [23,25,28], la boîte crânienne et le système auditif [24,26,27,36], la mandibule [4], la polydactylie de ces deux taxons [39] et l'appareil respiratoire [40]. Certains articles présentent les premières reconstitutions du squelette de ces deux animaux, en avançant l'idée qu'ils étaient inféodés au milieu aquatique, et non terrestre [34,38,41]. Ces études ont trouvé leur point d'orgue avec la publication d'un livre sur l'origine et l'évolution des premiers tétrapodes [29].

Clack et al. proposent une reconstitution d'*Ichthyostega* toute différente de celle présentée par Jarvik. Leurs études de l'anatomie du squelette de cet animal ont révélé qu'*Ichthyostega* ne pouvait que difficilement se mouvoir sur la terre ferme (s'il le pouvait, voir ci-dessous) et que ses courtes pattes, munis

de sept doigts, avaient plus le rôle de palettes natatoires que de réels membres porteurs. Il en était de même pour *Acanthostega* et certainement pour les autres tétrapodes dévoniens.

Ces études sur *Ichthyostega* et *Acanthostega* ont surtout permis de mettre en évidence des caractères apparemment insignifiants, mais qui s'avèrent uniques aux tétrapodes, comme des « signatures » de ce groupe, et permettent désormais d'identifier les restes, même très fragmentaires, de ce groupe.

Ahlberg passa en revue toutes les collections européennes de vertébrés d'âge Dévonien supérieur, s'intéressant plus particulièrement aux tiroirs étiquetés « poissons indéterminés ». Il examina également toutes les anciennes publications mentionnant des restes de poissons sarcoptérygiens un peu aberrants du Dévonien supérieur. Il commença par découvrir *Elginerpeton*, du Frasnien supérieur (–367 Ma) d'Écosse, actuellement considéré comme le plus ancien tétrapode certain connu [1,2,3,11]. Il étudia également *Obruchevichthys*, du Dévonien supérieur d'Estonie et de Russie, supposé être un « poisson sarcoptérygien » [81], et le détermina comme un tétrapode sur la base de caractères anatomiques de la mandibule [1,4]. *Obruchevichthys* et *Elginerpeton* ne sont actuellement connus que par des fragments de mandibules et quelques autres rares restes fossiles et l'on ignore s'ils possédaient déjà des membres pourvus de doigts [1,2,6]. Il en est de même pour d'autres fossiles dévoniens découverts par Ahlberg et présentant des « signatures » de tétrapodes, tel *Ventastega* du Dévonien supérieur (Famennien, –360 Ma) de Lettonie [5,7] ou de prototétrapodes tel *Livoniana* du Frasnien inférieur (–370 Ma) de Lettonie [9].

Grâce aux critères de reconnaissance définis par Ahlberg, les découvertes de restes de tétrapodes dévoniens se succédèrent à un rythme accéléré, en Europe de l'Est, aux États-Unis et en Chine [42,43,57,58,88]. De même, un fragment de mandibule de tétrapode du Dévonien supérieur (Famennien supérieur, –355 Ma) a été retrouvé dans les collections de l'université de Liège [37]. Ce reste fossile, découvert à Strud, dans les Ardennes Belges, vers 1880, avait été décrit comme appartenant à un « poisson sarcoptérygien » [60]. La préparation de ce spécimen révéla plusieurs caractères de tétrapode et il est même probable que cette mandibule appartienne au genre *Ichthyostega*, auparavant uniquement connu au Groenland, ou du moins à l'un de ses plus proches parents. De nouvelles prospections dans la localité d'origine ont permis de trouver du matériel complémentaire de tétrapodes, ainsi qu'une riche faune et flore associée. Une telle localité, comparée aux autres localités à tétrapodes dévoniens (telles que celles des Catskills en Pennsylvanie

ou de l'Est du Groenland), permet de mieux comprendre l'écologie des premiers tétrapodes et d'avancer des hypothèses sur les pressions de sélection impliquées dans l'apparition des innovations anatomiques qui accompagnent ou conditionnent la « sortie des eaux » chez les vertébrés. Il est désormais apparent que l'évolution des nageoires paires en membres pourvus de doigts s'est déroulée en milieu aquatique, probablement sans que cette évolution morphologique n'implique d'adaptation à la locomotion terrestre. La terrestrialisation des tétrapodes, sans doute survenue seulement au Carbonifère inférieur, représente donc une exaptation à partir de structures permettant initialement une locomotion aquatique d'un type particulier. La connaissance précise de l'environnement des premiers tétrapodes illustrant cette phase de transition est donc une importante source d'informations pour envisager les éventuelles pressions de sélection qui ont pu intervenir au cours de cet événement évolutif.

4. Dernières découvertes concernant les elpistostégaliens

Outre les nouvelles découvertes de tétrapodes dévoniens, les avancées les plus spectaculaires relatives à la transition « poisson-tétrapode » sont très récentes et concernent le groupe paraphylétique des elpistostégaliens. Considérés comme les plus proches parents fossiles des tétrapodes, ils ne sont représentés que par trois genres : *Elpistostege* du Frasnien de Miguasha, Canada, connu par deux crânes et une portion de squamation avec colonne vertébrale [71,72] ; le genre *Panderichthys*, dont les spécimens les plus complets proviennent du Givétien-Frasnien de Lode, Lettonie, et qui a fait l'objet de nouvelles révisions anatomiques [8,17,18,82,83] ; et le genre *Tiktaalik*, du Frasnien de la Formation de Fram dans l'île d'Ellesmere, Territoire du Nunavut, Canada, récemment découvert et exceptionnel par la qualité de préservation des spécimens [44,47,74] (Tableau 1).

Ces poissons elpistostégaliens partagent de nombreux traits anatomiques avec les premiers tétrapodes : un crâne aplati dorsoventralement, avec des orbites en position dorsale, des os frontaux, un os préfrontal large, de vastes ouvertures spiraculaires et une perte des nageoires impaires dorsales et anales. Les différences principales entre les elpistostégaliens et les tétrapodes se situent au niveau de la mandibule et des organes locomoteurs : nageoires lobées munies distalement de rayons dermiques chez les elpistostégaliens et pattes munies de doigts chez les tétrapodes. Les os présents dans le lobe charnu des nageoires pectorales et pelviennes des

elpistostégaliens sont homologues des os proximaux des pattes des tétrapodes (humérus-radius-ulna pour le membre antérieur, fémur-tibia-fibula pour le membre postérieur).

Jusqu'à récemment, les données paléontologiques manquaient sur cette phase intermédiaire cruciale, où les poissons ont perdu les rayons dermiques (lépidotriches) de leurs nageoires paires et ont acquis des doigts armés de phalanges. Les travaux des généticiens du développement suggéraient que le développement de lépidotriches est incompatible avec celui de doigts. La formation du repli ectodermique en région distale du bourgeon des appendices latéraux de l'embryon de poisson est à l'origine du développement des rayons dermiques constituant le voile de la nageoire. L'absence de ce repli ectodermique chez les embryons de tétrapodes entraîne une progression du développement du squelette endodermique [73]. La morphogénèse des membres suit alors une progression proximodistale débutant, pour le membre antérieur, par la formation du bras, de l'avant-bras, des carpes, des métacarpes pour se terminer par la formation des phalanges, donc des doigts, sachant que le premier formé est l'auriculaire et le dernier, le pouce.

Les découvertes de spécimens complets de *Tiktaalik* [44,47,74] et les nouvelles investigations des spécimens de *Panderichthys* [17,18] par les techniques modernes de l'imagerie 3D par *CT scan* contredisent une origine des doigts par néoformation, et proposent de revenir à une hypothèse ancienne, l'homologie entre les doigts des tétrapodes et les radiaux (éléments distaux) des nageoires des poissons tétrapodomorphes (Fig. 2). La morphologie et la disposition des os présents dans la nageoire pectorale de *Tiktaalik* et de *Panderichthys* auraient permis un support du poids du corps sur le substrat, avec des mouvements possibles au niveau de la jonction humérus-radius/ulna et de la jonction radius/ulnaire/intermedium-radiaux distaux. Les mouvements de flexion et extension des pattes des tétrapodes étaient donc sans doute déjà présents chez des poissons tétrapodomorphes tels que *Tiktaalik* et *Panderichthys*.

Le genre *Tiktaalik* est supposé plus proche parent des tétrapodes que ne l'est *Panderichthys*. *Tiktaalik* est en effet remarquable par le fait qu'il possède des côtes imbriquées (comme chez *Ichthyostega*), de larges fosses spiraculaires, des entoptérygoïdes (os du palais) orientés horizontalement, et surtout une absence des os de la série operculaire (opercule, sous-opercule) et des os extrascapulaires autorisant ainsi une mobilité de la tête par rapport au corps [44,47] (Fig. 3). La présence d'un cou n'est donc plus une synapomorphie des tétrapodes [44,74]. Une étude récente a montré que *Tiktaalik*

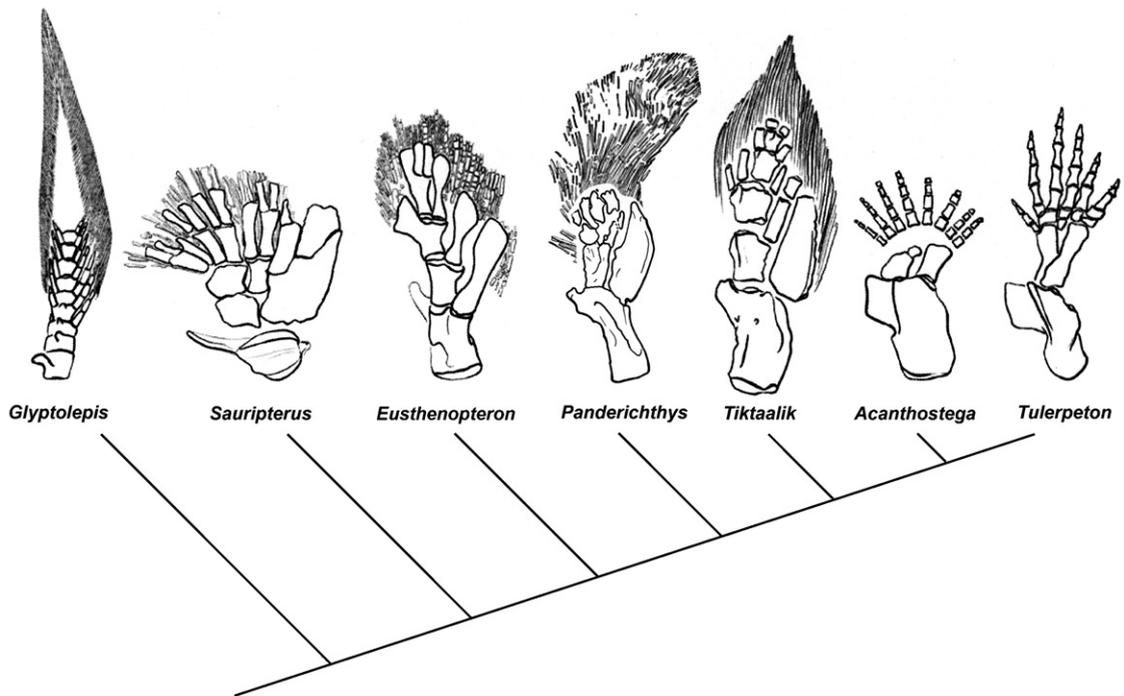


Fig. 2. Phylogénie simplifiée des poissons tétrapodomorphes et des premiers tétrapodes avec le squelette des nageoires pectorales et des membres antérieurs des taxons représentés, avec le sarcoptérygien porolépiforme *Glyptolepis* comme taxon externe (modifié d'après [18,74]).

Fig. 2. Cladogram of the pectoral fins of tetrapodomorph fishes and forelimbs of early tetrapods with the porolepiform fish *Glyptolepis* as out-group (modified from [18,74]).

présente une morphologie du toit crânien plus proche de celle de *Ventastega* que de *Panderichthys* [12].

5. Dernières découvertes concernant les tétrapodes dévoniens

Outre les découvertes de quelques restes fragmentaires de tétrapodes dévoniens, les plus récentes avancées concernent l'anatomie, la phylogénie et l'écologie des premiers tétrapodes, entre autre grâce aux récentes investigations entreprises sur les genres *Ichthyostega* et *Ventastega*.

Le premier tétrapode dévonien décrit, *Ichthyostega* du Groenland, est également le premier dont le squelette fut figuré. Squelette quasi-complet, car les os de l'autopode du membre antérieur (la « main ») sont toujours inconnus [55]. Aujourd'hui encore, les connaissances sur le squelette postcrânien des tétrapodes dévoniens se limitent essentiellement aux genres *Ichthyostega* et *Acanthostega*.

Les fossiles d'*Ichthyostega*, présents en collections ou plus récemment récoltés, ont été examinés en détail, afin de vérifier si les reconstitutions de Jarvik étaient fiables. Il est apparu que la colonne vertébrale, loin d'être de morphologie homogène sur sa longueur comme

figurée par Jarvik, était hautement différenciée dans ses régions cervicale, thoracique, lombaire, sacrale et caudale [10]. Les flexions latérales dans la région pré-sacrale étaient semble-t-il très limitées, à l'inverse des flexions verticales de la région lombaire. Le déplacement d'*Ichthyostega*, en milieu aquatique peu profond comme en milieu terrestre, devait être soit le résultat d'une synchronisation des membres porteurs avec un corps soulevé et rigide, soit un déplacement ondulatoire sur le plan vertical, par courbure de la région lombaire (« dos rond »), permettant de pousser en avant la région antérieure du corps puis de ramener la région postérieure vers l'avant.

Ces types de locomotion, encore très hypothétiques, semblent mal adaptés à un environnement terrestre et de nombreux caractères anatomiques (large nageoire caudale latéralement aplatie et terminée par des rayons dermiques, membres en forme de palettes natatoires, oreille interne hautement spécialisée et fonctionnelle sous l'eau) indiquent qu'*Ichthyostega*, comme *Acanthostega* et peut-être l'ensemble des tétrapodes dévoniens, était inféodé au milieu aquatique.

Le matériel fossile du tétrapode *Ventastega*, du Famennien de la Formation Ketleri de Pavari, Lettonie, consiste en un crâne et neurocrâne presque complets, ainsi que des éléments isolés tels que des mandibules,

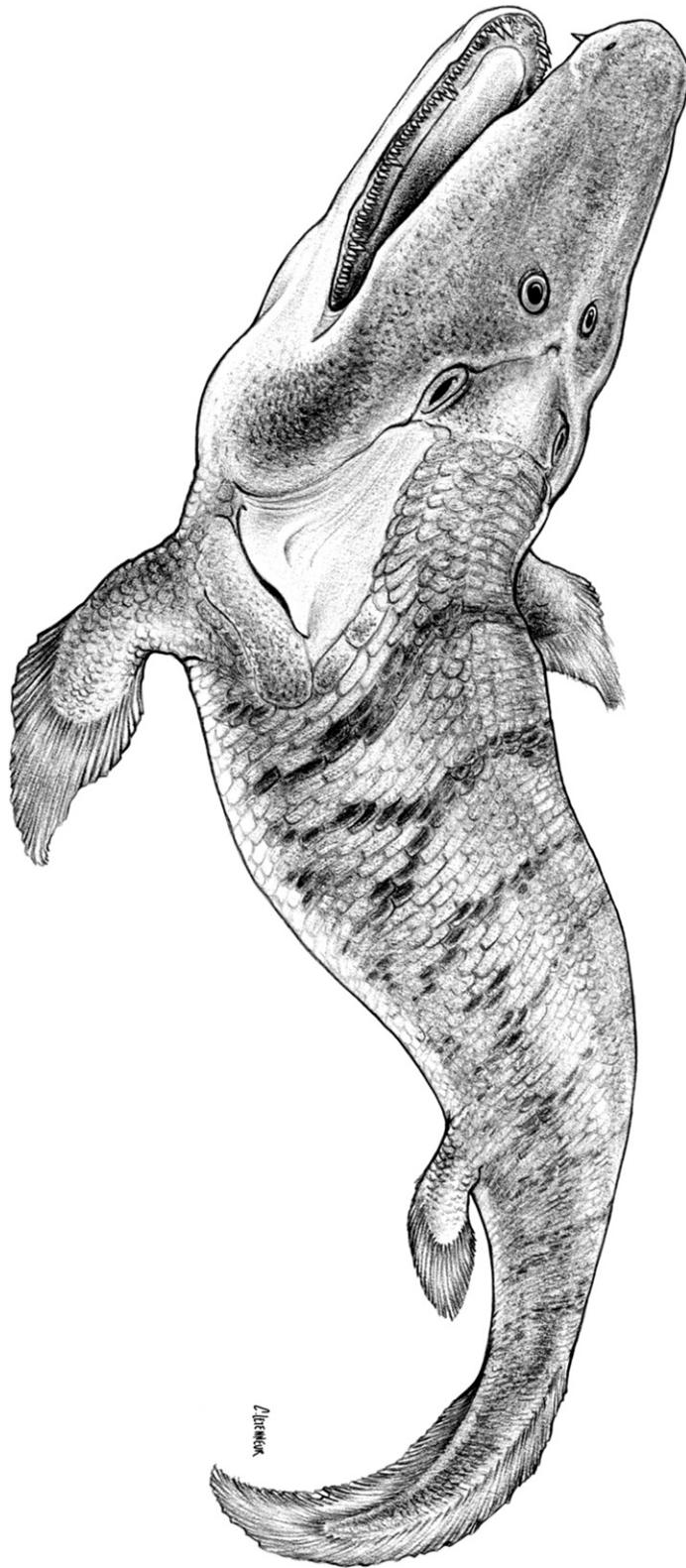


Fig. 3. Représentation artistique de l'elpistostégalien *Tiktaalik* du Frasnien du Territoire du Nunavut, Canada, d'après les articles [44,74].
Fig. 3. Life reconstruction of the elpistostegalian fish *Tiktaalik* from the Frasnian of Nunavut territory, Canada, from papers [44,74].

os de la joue, os des ceintures pectorales et pelviennes [5,7,12]. Les proportions du crâne sont plus proches de celles de *Tiktaalik* que de *Ichthyostega* et *Acanthostega*. Cependant, le neurocrâne de *Ventastega* est très différent de celui des elpistostégaliens et présente d'importantes modifications retenues chez les tétrapodes plus tardifs. Le squelette postcrânien est très proche de celui d'*Acanthostega*, ce qui suppose un corps relativement gracile comparé à celui d'*Ichthyostega*, et adapté à la nage. Les études phylogénétiques ont montré que *Ventastega*, bien que l'un des plus récents tétrapodes dévoniens (Famennien supérieur) est le plus plésiomorphe des tétrapodes, excepté *Elginerpeton* du Frasnien d'Écosse, dont le matériel fossile est très incomplet [12].

6. La diversité, l'âge et l'environnement des premiers tétrapodes

Treize espèces de tétrapodes dévoniens ont été décrites auxquelles sont ajoutés les restes fossiles de cinq autres taxons de tétrapodes non nommés [15,29,32,61]. La diversité des tétrapodes dévoniens est donc nettement plus importante que préalablement supposée. Dix localités à restes fossiles de tétrapodes dévoniens sont aujourd'hui connues, dont huit sont réparties dans la région Est du palécontinent Laurussia (=Euramerica), une dans le bloc nord chinois et une dans l'Est du palécontinent Gondwana (Australie). Toutes ces localités sont datées du Dévonien supérieur (Frasnien et/ou Famennien) (Tableau 1).

La répartition géographique et la biostratigraphie des sites à tétrapodes dévoniens rendent difficiles les études de paléobiogéographie par dispersion et/ou vicariance. La seule hypothèse qui puisse être mise en avant est une origine euraméricaine (=laurussienne) des tétrapodes, car leurs plus proches parents, les poissons elpistostégaliens *Elpistostege*, *Panderichthys* et *Tiktaalik*, ont tous été retrouvés en Euramérique. Cependant, cette hypothèse est critiquable, car les elpistostégaliens sont d'âges Givétien et Frasnien et les deux genres de tétrapodes dévoniens, considérés comme les plus anciens, sont les deux seuls genres non euraméricains *Sinostege* (Frasnien de Chine) et *Metaxygnathus* (Frasnien supérieur-Famennien inférieur d'Australie) [15]. Une origine euraméricaine pour les tétrapodes suppose donc une très rapide dispersion au Givétien-Frasnien. Dans le futur, la découverte d'un elpistostégalien non euraméricain pourrait bien invalider les hypothèses actuelles sur l'origine et la radiation des tétrapodes.

Les roches sédimentaires des localités à tétrapodes dévoniens correspondent à des dépôts en eau douce, saumâtre ou marine. Les tétrapodes de

Russie et de Lettonie [1,2,7,57–59,63] sont considérés comme marins, alors que tous les autres sont considérés comme dulçaquicoles, dans des environnements fluviatiles ou de plaines alluviales côtières [1–3,21,23,35,42,43,55,64,88] (Tableau 1). Le milieu de vie des premiers tétrapodes est cependant difficile à définir avec assurance et il est fort possible que, comme beaucoup de poissons qui leur sont associés dans les gisements, ils avaient une grande capacité d'adaptation à des variations de salinité importante. Il semble qu'il en fut de même pour les elpistostégaliens, *Tiktaalik* ayant été découvert dans des dépôts sédimentaires d'origine non marine [44], contrairement aux environnements de dépôts respectivement deltaïque et estuarien de *Panderichthys* [80] et *Elpistostege* [22].

Plusieurs taxons sont parfois retrouvés dans la même localité (e.g., *Acanthostega*, *Ichthyostega* et un troisième genre en cours de description au Groenland; *Densignathus*, *Hynerpeton* et un troisième genre en cours de description en Pennsylvanie). Ces genres, bien que présents dans les mêmes localités, sont morphologiquement très différents les uns des autres (dentition, taille, etc.) et semblent montrer des séparations écologiques distinctes [10,42,57].

Des revues plus détaillées de ces considérations biostratigraphiques, paléobiogéographiques et paléoenvironnementales concernant les premiers tétrapodes peuvent être retrouvées, entre autres, dans les articles de Clack [29,32,33], Lebedev [57] et Blicek et al. [15].

7. La « lacune de Romer »

Le célèbre paléontologue américain Alfred S. Romer avait jadis souligné l'étrange absence de tétrapodes dans le registre fossile entre la fin du Dévonien, il y a 360 Ma, et le milieu du Viséen (Carbonifère), il y a 335 Ma [68]. Cette longue période de plus de 20 Ma, désormais connue sous le nom de « lacune de Romer » reste toujours déserte, même si des découvertes récentes ont contribué à la combler quelque peu [29–31]. Les tétrapodes carbonifères diffèrent fortement de ceux du Dévonien. Notamment, ils sont pentadactyles, alors que les tétrapodes dévoniens ont plus de cinq doigts, six chez *Tulerpeton* [59], sept chez *Ichthyostega* et huit chez *Acanthostega* [39]. Par bien d'autres détails anatomiques, tels que des organes adaptés pour une marche hors du milieu aquatique, ces tétrapodes de la « Lacune de Romer » apparaissent plus étroitement apparentés aux tétrapodes plus récents qu'à ceux du Dévonien. La cause de la quasi-extinction des tétrapodes à la fin du Dévonien est sans doute liée à une crise environnementale globale (connue comme la

Tableau 1

Liste des elpistostégaliens et tétrapodes dévoniens avec leur localité, formation géologique, âge et environnement (complété et modifié d'après [15]).

Table 1

List of Devonian elpistostegaliens and tetrapods with their locality, formation, age and environment (completed and modified from [15]).

Taxons	Localités	Formations	Âges	Environnements	Références
<i>Panderichthys rhombolepis</i>	Lode, Lettonie	Gauja, Lode, Amata, Dubniki	Givétien sup., Frasnien inf.	Deltaïque	[63,80,82,83]
<i>Elpistostege watsoni</i>	Miguasha, Québec, Canada	Escuminac	Frasnien	Estuarien	[22,71,72]
<i>Tiktaalik roseae</i>	Île d'Ellesmere, Canada	Fram	Frasnien inf.	Fluviatile	[44,47,48]
<i>Sinostega pani</i>	Région de Ningxia Hui, Chine	Zhongning	Frasnien	Non-marin	[15,66,67,88]
<i>Elginerpeton pancheni</i>	Scaat Craig, Elgin, Écosse	Scaat Craig	Frasnien moyen-sup.	Fluviatile	[1,2,15,79]
<i>Obruchevichthys gracilis</i>	Velna-Ala, Lettonie & Novgorod, Russie	Ogre (Lettonie) ; incon. en Russie	Frasnien sup.	Marin proche	[1,2,75,81]
<i>Metaxygnathus denticulus</i>	Jemalong, Nouvelle Galles du Sud, Australie	Cloghnan Shale	Frasnien sup.-Famennien inf.	Fluviatile	[15,21,85-87]
<i>Jakubsonia livnensis</i>	Gornostayevka, Oryol, Russie	Étage régional Zadonskien	Famennien inf.	Deltaïque	[49,57]
Ichthyostégide indet.	Strud, province de Namur, Belgique	Evieux (?)	Famennien moyen	Plaine alluviale	[15,37,77]
<i>Ichthyostega stensioi</i> , <i>I. watsoni</i> , <i>I. eigili</i>					
<i>Acanthostega gunnari</i>	Gauss Halvo & Ymer O, Groenland	Aina Dal & Britta Dal	Famennien sup.	Fluviatile	[16,23,35,55,64]
Tétrapode gen. et sp. nov.					
<i>Hynnerpeton bassetti</i>	Red Hill, Pennsylvanie, États-Unis	Catskill, Membre Duncannon	Famennien sup.	Plaine alluviale	[42,43,78]
<i>Densignathus rowei</i>					
Tétrapode indet.					
<i>Ventastega curonica</i>	Pavari & Ketleri, Lettonie	Ketleri	Famennien sup.	Marin proche	[7,12,49,63]
Tétrapode indet.					
<i>Tulerpeton curtum</i>	Andreyevka-2, région de Tula, Russie	Khovanshchina	Famennien terminal	Marin	[13,58,59]
Tétrapode indet.					

crise Dévonien-Carbonifère). Cette hypothèse est tout à fait plausible et son test réside dans une meilleure connaissance des environnements de la fin du Dévonien et du début du Carbonifère, ainsi que dans la recherche de nouveaux tétrapodes dans la « lacune de Romer ».

Références

- [1] P.E. Ahlberg, Tetrapod or near-tetrapod fossils from the Upper Devonian of Scotland, *Nature* 354 (1991) 298–301.
- [2] P.E. Ahlberg, *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade, *Nature* 373 (1995) 420–425.
- [3] P.E. Ahlberg, Postcranial stem tetrapod remains from the Devonian of Scat Craig, Morayshire, Scotland, in: D.B. Norman, A.R. Milner, A.C. Milner (Eds.), *A study of fossil vertebrates*, Zool. J. Linn. Soc. Lond., 122, 1998, pp. 99–141.
- [4] P.E. Ahlberg, J.A. Clack, Lower jaws, lower tetrapods—a review based on the Devonian genus *Acanthostega*, *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* 89 (1998) 11–46.
- [5] P.E. Ahlberg, E. Luksevics, The new data on the head and shoulder skeletons of the primitive tetrapod *Ventastega curonica*, *Latvijas Geologijas Vestis* (1998) 36–42.
- [6] P.E. Ahlberg, A.R. Milner, The origin and early diversification of tetrapods, *Nature* 368 (1994) 507–514.
- [7] P.E. Ahlberg, E. Luksevics, O.A. Lebedev, The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) of Latvia, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B* (1994) 303–328.
- [8] P.E. Ahlberg, J.A. Clack, E. Luksevics, Rapid braincase evolution between *Panderichthys* and the earliest tetrapods, *Nature* 381 (1996) 61–64.
- [9] P.E. Ahlberg, E. Luksevics, E. Mark-Kurik, A near-tetrapod from the Baltic Middle Devonian, *Palaeontology* 43 (2000) 533–548.
- [10] P.E. Ahlberg, J.A. Clack, H. Blom, The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*, *Nature* 437 (2005) 137–140.
- [11] P.E. Ahlberg, M. Friedman, H. Blom, New light on the earliest known tetrapod jaw, *J. Vertebr. Palaeontol.* 25 (2005) 720–724.
- [12] P.E. Ahlberg, J.A. Clack, E. Luksevics, H. Blom, I. Zupins, *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology, *Nature* 453 (2008) 1199–1204.
- [13] A.S. Alekseev, O.A. Lebedev, I.S. Barskov, M.I. Barskova, L.I. Kononova, V.A. Chizhova, On the stratigraphic position of the Famennian and Tournaisian fossil vertebrate beds in Andreyevka, Tula Region, Central Russia, *Proc. Geol. Assoc.* 105 (1994) 41–52.
- [14] R. Allain, É. Läng, Origine et évolution des saurischiens, *C. R. Palevol* (2009), this issue; doi: 10.1016/j.crpv.2008.09.013.
- [15] Blicek, G. Clément, H. Blom, H. Lelièvre, E. Luksevics, M. Streef, J. Thorez, G.C. Young, The biostratigraphical and palaeogeographical framework of the earliest diversification of tetrapods (Late Devonian), in: R.T. Becker, W.T. Kirchgasser (Eds.), *Devonian Events and Correlations - SDS volume in honour of M. House*, Geol. Soc., London, Spec. Publ., 278, 2007, pp. 219–235.
- [16] H. Blom, Taxonomic revision of the Late Devonian tetrapod *Ichthyostega* from East Greenland, *Palaeontology* 48 (2005) 111–134.
- [17] C. Boisvert, The pelvic fin and girdle of *Panderichthys* and the origin of tetrapod locomotion, *Nature* 438 (2005) 1145–1147.
- [18] C. Boisvert, E. Mark-Kurik, P.E. Ahlberg, The pectoral fin of *Panderichthys* and the origin of digits. *Nature*, publication en ligne du 21 sept. 2008.
- [19] H. Brinkmann, B. Venkatesh, S. Brenner, A. Meyer, Nuclear protein coding genes support lungfish and not the coelacanth as the closest living relatives of land vertebrates, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101 (2004) 4900–4905.
- [20] M. Brunet, Origine et évolution des hominides: Toumaï une confirmation éclatante de la prédiction de Darwin, *C. R. Palevol* 8 (2009) 311–319.
- [21] K.S.W. Campbell, M.W. Bell, A primitive amphibian from the Late Devonian of New South Wales, *Alcheringa* 1 (1977) 369–381.
- [22] Y. Chidiac, Palaeoenvironmental interpretation of the Escuminac Formation based on geochemical evidence, in: H.-P. Schultze, R. Cloutier (Eds.), *Devonian fishes and plants of Miguasha*, Friedrich Pfeil, München, Quebec, Canada, 1996, pp. 47–53.
- [23] J.A. Clack, New material of the early tetrapod *Acanthostega* from the Upper Devonian of East Greenland, *Palaeontology* 31 (1988) 699–724.
- [24] J.A. Clack, Discovery of the earliest tetrapod stapes, *Nature* 342 (1989) 425–430.
- [25] J.A. Clack, *Acanthostega gunnari*, a Devonian tetrapod from Greenland; the snout, palate and ventral parts of the braincase, with a discussion of their significance, *Meddelelser om Grønland* 31 (1994) 1–24.
- [26] J.A. Clack, Earliest known tetrapod braincase and the evolution of the stapes and fenestra ovalis, *Nature* 369 (1994) 392–394.
- [27] J.A. Clack, The neurocranium of *Acanthostega gunnari* Jarvik and the evolution of the otic region in tetrapods, *Zool. J. Linn. Soc.* 122 (1998) 61–97.
- [28] J.A. Clack, The dermal skull roof of *Acanthostega gunnari*, an early tetrapod from the Late Devonian, *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* 93 (2002) 17–33.
- [29] J.A. Clack, *Gaining ground: the origin and evolution of tetrapods*, Indiana University Press, Bloomington, 2002, 368 p.
- [30] J.A. Clack, An early tetrapod from 'Romer's gap', *Nature* 418 (2002) 72–76.
- [31] J.A. Clack, *Pederpes finneyae*, an articulated tetrapod from the Tournaisian of western Scotland, *J. Syst. Palaeontol.* 2 (2005) 311–346.
- [32] J.A. Clack, The emergence of early tetrapods, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 232 (2006) 167–189.
- [33] J.A. Clack, Devonian climate change, breathing, and the origin of the tetrapod stem group, *Integr. Comp. Biol.* 47 (2007) 510–523.
- [34] J.A. Clack, M.I. Coates, *Acanthostega gunnari*, a primitive, aquatic tetrapod? *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris* 17 (1995) 359–372.
- [35] J.A. Clack, L. Neiningner, Fossils from the Celsius Bjerg Group, Late Devonian sequences, East Greenland; significance and sedimentological distribution, in: P.F. Friend, B.P.J. Williams (Eds.), *New Perspectives on the Old Red Sandstone*, 180, Geological Society, Special Publications, London, 2000, pp. 557–566.
- [36] J.A. Clack, P.E. Ahlberg, S.M. Finney, P. Dominguez Alonso, J. Robinson, R.A. Ketcham, A uniquely specialized ear in a very early tetrapod, *Nature* 425 (2003) 65–69.
- [37] G. Clément, P.E. Ahlberg, A. Blicek, H. Blom, J.A. Clack, E. Poty, J. Thorez, P. Janvier, Devonian tetrapod from Western Europe, *Nature* 427 (2004) 412–413.
- [38] M.I. Coates, The Devonian tetrapod *Acanthostega gunnari* Jarvik: postcranial anatomy, basal tetrapod interrelationships and patterns of skeletal evolution, *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* 87 (1996) 363–421.
- [39] M.I. Coates, J.A. Clack, Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs, *Nature* 347 (1990) 66–69.

- [40] M.I. Coates, J.A. Clack, Fish-like gills and breathing in the earliest known tetrapod, *Nature* 352 (1991) 234–236.
- [41] M.I. Coates, J.A. Clack, Romer's gap: tetrapod origins and terrestriality, in: M. Arsenault, H. Lelievre, P. Janvier (Eds.), *Studies on early vertebrates, Seventh International Symposium, 1991, Miguasha Parc, Quebec*, Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, 17(C), 1995, pp. 373–388.
- [42] E.B. Daeschler, Early tetrapod jaws from the Late Devonian of Pennsylvania, USA, *J. Paleontol.* 74 (2000) 301–308.
- [43] E.B. Daeschler, N.H. Shubin, K.S. Thomson, W.W. Amaral, A Devonian tetrapod from North America, *Science* 265 (1994) 639–642.
- [44] E.B. Daeschler, N.H. Shubin, F.A. Jr Jenkins, A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan, *Nature* 440 (2006) 757–763.
- [45] C. de Muizon, L'origine et l'histoire évolutive des Cétacés, *C. R. Palevol* 8 (2009) 295–309.
- [46] A. de Ricqlès, K. Padian, Quelques apports à la théorie de l'Évolution, de la « Synthèse orthodoxe » à la « Super synthèse Evo-devo » 1970–2009 : un point de vue, *C. R. Palevol* 8 (2009) 341–364.
- [47] J.P. Downs, E.B. Daeschler, F.A. Jr Jenkins, N.H. Shubin, The cranial endoskeleton of *Tiktaalik roseae*, *Nature* 455 (2008) 925–929.
- [48] A.F. Embry, Middle-Upper Devonian clastic wedge of the Arctic Islands, in: H.P. Trettin (Ed.), *Geology of the Innuitian Orogen and Arctic Platform of Canada and Greenland*, Geological Survey of Canada, Calgary, 1991, pp. 263–279.
- [49] D. Esin, M. Ginter, A. Ivanov, O.A. Lebedev, E. Luksevics, V. Avkhimovich, V. Golubtsov, L. Petukhova, Vertebrate correlation of the Upper Devonian and Lower Carboniferous on the East European Platform, in: A. Blicek, S. Turner (Eds.), *Palaeozoic Vertebrate Biochronology and Global Marine/Non-Marine Correlation – Final Report of IGCP 328 (1991–1996)*, 223, Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 2000, pp. 341–359.
- [50] E. Geoffroy Saint-Hilaire, Premier mémoire sur les poissons, où l'on compare les pièces osseuses de leurs nageoires pectorales avec les os de l'extrémité antérieure des autres animaux à vertèbres, *Ann. Mus. Hist. Nat.* 9 (1807) 357–372.
- [51] E. Gheerbrant, P. Tassy, L'origine et l'évolution des éléphants, *C. R. Palevol* 8 (2009) 281–294.
- [52] E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen*, Reimer, Berlin, 1866, 574 + 462 p.
- [53] E. Jarvik, On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians, with description of a new stegocephalian and a new crossopterygian from the Upper Devonian of East Greenland, *Meddelelser om Grønland* 114 (1952) 1–90.
- [54] E. Jarvik, *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, 1, Academic Press, London, 1980, 575 p.
- [55] E. Jarvik, The Devonian tetrapod *Ichthyostega*, *Fossils Strata* 40 (1996) 1–213.
- [56] J.-B. Lamarck, *Philosophie Zoologique*, Dentu, Paris, 1809, 428 + 475 p.
- [57] O.A. Lebedev, A new tetrapod *Jakubsonia livnensis* from the Early Famennian (Devonian) of Russia and palaeoecological remarks on the Late Devonian tetrapod habitats, in: E. Luksevics, G. Stinkulis (Eds.), *Advances of Palaeoichthyology, Second Gross Symposium, 2003, Acta Universitatis Latviensis* 679, Riga, 2004, pp. 79–98.
- [58] O.A. Lebedev, J.A. Clack, Upper Devonian tetrapods from Andreyevka, Tula region, Russia, *Palaeontology* 36 (1993) 721–734.
- [59] O.A. Lebedev, M.I. Coates, The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev, *Zool. J. Linn. Soc.* 114 (1995) 307–348.
- [60] M. Lohest, Recherches sur les poissons des terrains paléozoïques de Belgique. Poissons des Psammites du Condroz, Famennien supérieur, *Ann. Soc. Géol. Belg.* 15 (1888) 112–203.
- [61] J.A. Long, M.S. Gordon, The greatest step in vertebrate history: a paleobiological review of the fish-tetrapod transition, *Physiol. Biochem. Zool.* 77 (2004) 700–719.
- [62] J.A. Long, G.C. Young, T. Holland, T.J. Senden, E.M.G. Fitzgerald, An exceptional Devonian fish from Australia sheds light on tetrapod origins, *Nature* 444 (2006) 199–202.
- [63] E. Luksevics, I. Zupins, Sedimentology, fauna, and taphonomy of the Pavari site, Late Devonian of Latvia, in: E. Luksevics, G. Stinkulis (Eds.), *Advances of Palaeoichthyology, Second Gross Symposium, 2003, Acta Universitatis Latviensis*, 679, Riga, 2004, pp. 99–119.
- [64] J.E.A. Marshall, T.R. Astin, J.A. Clack, East Greenland tetrapods are Devonian in age, *Geology* 27 (1999) 637–640.
- [65] A. Meyer, Molecular evidence on the origin of tetrapods and the relationships of the coelacanth, *Trends Ecol. Evol.* 10 (1995) 111–116.
- [66] J. Pan, F. Huo, J. Cao, Q. Gu, S. Liu, J. Wang, L. Gao, C. Liu, *Continental Devonian System of Ningxia and its biotas*, Geological Publishing House, Beijing, 1987, 237 p. [In Chinese, with English abstract].
- [67] Ritchie, S. Wang, G.C. Young, G. Zhang, The Sinolepidae, a family of antiarchs (placoderm fishes) from the Devonian of South China and eastern Australia, *Rec. Austral. Mus.* 44 (1992) 319–370.
- [68] A.S. Romer, *The Vertebrate Body*, W.B. Saunders Co., Philadelphia, 1962, 627 p.
- [69] D.E. Rosen, P.L. Forey, B.G. Gardiner, C. Patterson, Lungfishes, tetrapods, palaeontology and plesiomorphy, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 167 (1981) 159–276.
- [70] G. Säve-Söderbergh, Preliminary note on Devonian stegocephalians from East Greenland, *Meddelelser om Grønland* 98 (1932) 1–211.
- [71] H.-P. Schultze, The elpistostegid fish *Elpistostege*, the closest the Miguasha fauna comes to a tetrapod, in: H.-P. Schultze, R. Cloutier (Eds.), *Devonian fishes and plants of Miguasha, Friedrich Pfeil, Munchen, Quebec, Canada, 1996*, pp. 316–327.
- [72] H.-P. Schultze, M. Arsenault, The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative of tetrapods? *Palaeontology* 28 (1985) 293–309.
- [73] N.H. Shubin, C. Tabin, S. Carroll, Fossils, genes and the evolution of animal limbs, *Nature* 388 (1997) 639–648.
- [74] N.H. Shubin, E.B. Daeschler, F.A. Jr Jenkins, The pectoral fin of *Tiktaalik rosae* and the origin of the tetrapod limb, *Nature* 440 (2006) 764–771.
- [75] V.S. Sorokin, Etapy razvitiya severo-zapada Russkoy platformy vo Franskoy veke [Stages of development of the north-western part of the Russian platform in the Frasnian], Zinatne publications, Riga, 1978, 282 p. [In Russian].
- [76] J.S. Steyer, Darwin, the amphibians, and the natural selection, *C. R. Palevol* 8 (2009) 233–241.
- [77] J. Thorez, R. Dreesen, M. Streeel, Famennian, in: L. Dejonghe (Ed.), *Current status of chronostratigraphic units named from Belgium and adjacent areas*, 9, *Geologica Belgica*, Brussels, 2006, pp. 27–45.
- [78] A. Traverse, Dating the earliest tetrapods: A Catskill palynological problem in Pennsylvania, in: V. Wilde (Ed.), *Studies on fossil*

- and extant plants and floras, Dedicated to Friedemann Schaa-schmidt on the occasion of his 65th birthday, *Cour. Forsch. -Inst. Senckenberg*, 241, 2003, pp. 19–49.
- [79] N.H. Trewin, *The Geology of Scotland*, 4th edition, The Geological Society, London, 2002, 576 p.
- [80] I. Upeniece, The unique fossil assemblage from the Lode Quarry (Upper Devonian, Latvia), *Mitt. Mus. Natkd. Berl. Geowiss.* 4 (2001) 101–119.
- [81] E.I. Vorobyeva, *Morfologija i osobennosti evolyutsii kistepe-rykh ryb* [Morphology and peculiarities of the evolution of the crossopterygian fishes.] *Akademia Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta* 163 (1977) 1–239 [In Russian].
- [82] E.I. Vorobyeva, Observations on two rhipidistian fishes from the Upper Devonian of Lode, Latvia, *Zool. J. Linn. Soc. London* 70 (1980) 191–201.
- [83] E.I. Vorobyeva, H.-P. Schultze, Description and Systematics of panderichthyid fishes with comments on their relationship to tetrapods, in: H.-P. Schultze, L. Trueb (Eds.), *Origins of the higher groups of tetrapods*, Comstock Publishing Associates, Ithaca, 1991, pp. 68–109.
- [84] S.P. Wood, A.L. Panchen, T.R. Smithson, A terrestrial fauna from the Scottish Lower Carboniferous, *Nature* 314 (1985) 355–356.
- [85] G.C. Young, Devonian (Chart 4), in: G.C. Young, J.R. Laurie (Eds.), *An Australian Phanerozoic Timescale*, AGSO/Oxford University Press, Melbourne, 1996, pp. 96–109.
- [86] G.C. Young, Preliminary report on the biostratigraphy of new placoderm discoveries in the Hervey Group (Upper Devonian) of central New South Wales, in: A. Baynes, J.A. Long (Eds.), *Papers in vertebrate palaeontology*, *Rec. West. Austral. Mus. Suppl.* 57, 1999, pp. 139–150.
- [87] G.C. Young, L. Sherwin, O.L. Raymond, Late Devonian: Hervey Group, in: P. Lyons, O.L. Raymond, M.B. Duggan (Eds.), *Explanatory Notes - Forbes 1:250,000 Geological Sheet S155-7*, 2nd edition, AGSO Record, 2000, pp. 125–149.
- [88] M. Zhu, P.E. Ahlberg, W. Zhao, L. Jia, First Devonian tetrapod from Asia, *Nature* 420 (2002) 760–761.