

## ORIGINE DES TETRAPODES, SCENARIOS, THEORIES ERRONEES ET EVENEMENTS EVOLUTIFS

### *Origin of tetrapods, scenarios, erroneous theories and evolutionary events*

par Alain BLIECK (\*)

*Résumé.* — Le problème de l'origine des tétrapodes connaît un regain d'intérêt depuis plusieurs années. Il porte entre autres sur l'âge du plus ancien de ses représentants et sur le milieu de vie des espèces du Dévonien. D'après les découvertes les plus récentes (traces et pistes de l'Eifélien de Pologne), il semble que l'on puisse faire remonter l'âge du plus ancien tétrapode à environ – 397 Ma, voire plus si l'on prend en compte une trace fossile d'Australie datée de la base du Dévonien vers – 416 Ma. Ceci vieillit l'origine des tétrapodes de quelques 30 Ma par rapport à ce qui était supposé il y a quelques années. Les analyses paléoenvironnementales réalisées, soit sur les sédiments renfermant des restes de tétrapodes dévoniens, soit à partir d'analyses des ichthyofaunes du Dévonien moyen et supérieur, au sein desquelles ont été récoltés des tétrapodes, indiquent des environnements marins côtiers de faible profondeur d'eau ou des environnements de transition entre mer et terre (intertidaux, lagunaires, « lagoonal-marine »). L'analyse critique des publications les plus récentes sur ces sujets amène à émettre des considérations générales sur les « événements » en paléontologie évolutive, sur le devenir des scénarios en paléontologie, et sur la persistance de théories erronées.

*Abstract.* — A renewal of interest has been led to the problem of origin of tetrapods for several years. It is concerned, among other topics, with the age of their oldest representative and the life environment of their Devonian species. After the most recent discoveries (Eifelian tracks and traces from Poland), it seems that we can date the most ancient tetrapod at ca. – 397 My, or even older when taking into account an earliest Devonian trace fossil from Australia at ca. – 416 My. This makes the origin of tetrapods some 30 My older than what was thought some years ago. Palaeoenvironmental analyses which have been made either on Devonian fossil tetrapod-bearing sediments or on Middle to Late Devonian ichthyofaunal assemblages with tetrapod remains do conclude to shallow water coastal marine to land-sea transitional environments (intertidal, lagoonal, « lagoonal-marine »). A critical analysis of most recent publications on this matter leads to some general considerations about « events » in evolutionary palaeontology, about the fate of scenarios in palaeontology, and about the persistence of erroneous theories.

*Mots-clés.* — Tétrapodes, Dévonien, paléoenvironnements, évolution, théories.

*Key words.* — Tetrapods, Devonian, palaeoenvironments, evolution, theories.

### I. — INTRODUCTION

Il y a quelques années, plusieurs découvertes de fossiles nouveaux, des descriptions paléoanatomiques détaillées, des précisions sur l'âge des fossiles récoltés et sur l'environnement (les environnements) des organismes ont conduit plusieurs auteurs à émettre ce qui apparaissait comme le nouveau paradigme en matière d'origine des tétrapodes. Cet ensemble de travaux a trouvé l'une de ses expressions les plus achevées dans l'ouvrage de synthèse de Jennifer A. Clack, paléontologue de l'Université de Cambridge en Angleterre, bien connue pour ses travaux, entre autres, sur le tétrapode *Acanthostega* récolté dans le Famennien du Groenland oriental (Clack, 2002 ; voir aussi Blom *et al.*, 2007). La révision critique de l'âge des plus anciens tétrapodes connus, tous du Dévonien, amenait à proposer une origine du groupe

au plus tard au début du Dévonien supérieur vers – 385 Ma, voire au Givétien (- 385 à – 392 Ma ; Clack, 2002, 2006, 2007 ; Blicke *et al.*, 2007, 2010 ; Clément & Letenneur, 2009 ; voir Gradstein *et al.*, 2004 pour l'échelle des temps géologiques). Eu égard aux différences de vues en ce qui concerne l'interprétation du milieu de vie originel de ces tétrapodes dévoniens, une sorte de consensus mou était en train de s'installer en la matière : on envisageait toute une série d'environnements depuis le marin jusqu'au terrestre (voir par ex. la revue de Clément & Letenneur, 2009) ou on considérait simplement la situation comme non résolue (« unclear » *in* Clack, 2006). Certains auteurs, tout particulièrement ceux de langue anglaise, préféraient nettement des environnements continentaux depuis les environnements saumâtres des lagunes côtières jusqu'aux environnements dulcicoles à terrestres (par exemple

(\*) Université Lille 1 – Sciences et Technologies, UFR Sciences de la Terre, FRE 3298 du CNRS « Géosystèmes », F-59655 Villeneuve d'Ascq cedex ; Alain.Blicke@univ-lille1.fr

Clack, 2002 ; Retallack *et al.*, 2009). Cette école de pensée est l'héritière du scénario dit du « Drying Pond » (la mare en voie d'assèchement) ou du « Desert Pond » (la mare en cours de désertification) proposé par Romer (1933, 1958). Ce scénario a cependant été critiqué dès qu'il a été émis (voir *in* Romer, 1958) et a donné ultérieurement naissance à une autre école de pensée où la « transition des poissons aux tétrapodes » s'est réalisée dans des environnements marins ou des environnements de transition entre mer et terre (tidaux, intertidaux, lagunaires). Cette théorie est plutôt le fait d'auteurs européens (« continentaux » au sens des Anglais) et russes (par ex. Schultze, 1997, 1999 ; Lelièvre, 2002 ; Lebedev, 2004). Elle gagne cependant du terrain parmi les auteurs de langue anglaise ou formés à l'école « anglo-saxonne » (par ex. Carr & Jackson, 2009 ; Ahlberg *in* Niedzwiedzki *et al.*, 2010). Le présent article propose de passer en revue ces aspects du problème de l'origine des tétrapodes, aussi appelée « terrestrialisation des vertébrés », « transition des poissons aux tétrapodes », « passage de la vie aquatique à la vie terrestre », et quelques-unes des questions qu'il soulève dans les domaines de la paléontologie (paléobiologie) évolutive et de la persistance de certaines théories scientifiques.

Dans cet article il est plusieurs fois fait mention ou référence à la « transition des poissons aux tétrapodes » ou à l'utilisation du mot « poissons ». En fait strictement, l'idée soutenue par cette expression est à bannir, ne serait-ce que parce que les « poissons » constituent un groupe résolument paraphylétique (cf. par exemple Janvier, 1996 ; Lecointre & Le Guyader, 2009). Il n'y a jamais eu de transition entre des clades, *a fortiori* il ne peut y en avoir entre un groupe paraphylétique, les « poissons », et les tétrapodes qui est un clade. Cette expression, si elle représente une vision simplificatrice d'un épisode de l'histoire évolutive des vertébrés, est néanmoins bien connue du public, mais il ne faut pas en abuser. Certains auteurs parlent même de la transformation de la nageoire en patte dans la « transition des poissons aux tétrapodes », ce qui est incorrect. Ce que les modèles de développement nous disent c'est que les cellules embryonnaires à l'origine des nageoires sont les mêmes que celles (= constituent le même tissu embryonnaire) qui chez les tétrapodes sont à l'origine de la constitution des membres (voir des résumés *in* Laurin, 2008 et Steyer, 2009). Il s'agit donc de bien préciser ce que signifie cette expression parce que personne n'a jamais pu constater une quelconque transformation d'un organe en un autre. Enfin, je tiens à faire la précision suivante : il ne s'agit pas de régler des comptes avec qui que ce soit, mais d'émettre une opinion personnelle dans un champ de recherche particulièrement actif et attractif pour les jeunes chercheurs, afin de les alerter sur certains aspects du contexte dans lequel sont menées ces recherches au niveau mondial en 2010.

## II. — AGE DES PREMIERS TETRAPODES ET DEVENIR DES SCENARIOS EN PALEONTOLOGIE

Niedzwiedzki *et al.* (2010) viennent d'annoncer et d'illustrer la découverte de nombreuses traces et pistes de tétrapodes (plus de 200 spécimens et 9 pistes) d'âge éo-eifélien dans le nord de la région de Lysogory des Monts de Sainte Croix, en Pologne, dans la carrière abandonnée de Zachelmie « within the Wojciechowice Formation, some 20m below the level where a conodont sample showing a

characteristic *costatus* Zone assemblage (Eifelian) was taken » (*ibid.*, p. 43). Cette découverte confirme ou tout au moins n'infirme pas le paradigme actuel selon lequel les premiers tétrapodes doivent être recherchés avant le Dévonien supérieur, c'est-à-dire dans le Dévonien moyen ou même encore plus tôt. En effet, une trace d'âge silurien ? – éodévonien d'Australie, si elle est bien datée et s'il s'agit bien d'une trace de tétrapode, impliquerait une origine dès la base du Dévonien voire même au Silurien (Warren *et al.*, 1986 ; Clack, 1997 ; Gouramanis *et al.*, 2003 ; Young, 2006 ; Blicek *et al.*, 2010). Cette dernière éventualité est très brièvement évoquée par Niedzwiedzki *et al.* (2010, p. 46 : « More problematic is the Glenisla trackway from Australia, which appears to be no later than Late Silurian » ; et p. 47 : « For the present the timing of the fish-tetrapod transition is best regarded as uncertain, though it clearly pre-dates the early Eifelian; an Early Devonian date seems most likely, but even earlier potential tetrapod ichnofossils such as the Silurian Glenisla track should not be dismissed out of hand ») qui ne cite que Clack (1997) et Gouramanis *et al.* (2003) mais pas l'article à l'origine de la découverte (Warren *et al.*, 1986).

Cet épisode constitue un exemple typique de ce qui arrive aux scénarios en paléontologie. Niedzwiedzki *et al.* (2010, p. 47) parlent de leur nouveau scénario pour l'apparition des tétrapodes comme d'un scénario qui « has considerable explanatory power. » Il y a quelques années (15 ans ?), nous étions convaincus que les plus vieux tétrapodes étaient d'âge famennien (- 374 à - 359 Ma ; *Ichthyostega* et *Acanthostega* du « Strunien » de l'est du Groenland ; Blom *et al.*, 2007). Puis des restes frasniens ont été trouvés. En tenant compte de ces plus vieux restes osseux, on suppose donc que les tétrapodes sont apparus au Dévonien supérieur (- 385 à - 359 Ma *in* Gradstein *et al.*, 2004) ou un peu plus tôt au Dévonien moyen (- 397 à - 385 Ma). Des collègues polonais trouvent des traces de tétrapodes supposées dans le Dévonien moyen (je dis « supposées » parce que tant que l'organisme réel n'est pas trouvé en connexion avec ces traces, il reste supposé) et ceci est censé « confirmer » l'hypothèse de départ. Cependant, si la trace de Glenisla en Australie est (1) confirmée comme étant celle d'un tétrapode et (2) confirmée comme étant d'âge silurien-éodévonien (âge qui en fait ne fait guère de doute), nous changerons de nouveau le scénario en faveur d'une origine silurienne des tétrapodes (la limite Silurien / Dévonien étant datée à - 416 Ma). Dans ce cas, nous aurons une « lignée fantôme » de plus de 30 Ma pour les tétrapodes et les elpistostégides, le groupe-frère des tétrapodes qui n'est connu que du Givétien terminal-Frasnien (- 385 à - 374 Ma) pour l'instant (Fig. 1) [une « lignée fantôme » est une lignée phylogénétique qui est supposée avoir existé mais pour laquelle nous n'avons pas d'enregistrement fossile]. Que pouvons-nous donc faire ? D'abord essayer de découvrir des elpistostégides plus anciens ; deuxièmement essayer de découvrir davantage de traces de tétrapodes du Dévonien inférieur ou mieux des restes osseux ; troisièmement essayer de découvrir des restes encore plus vieux de tétrapodes. Le processus est sans fin.

Un test possible consisterait à comparer les âges géologiques des fossiles avec les phylogénies moléculaires. Cependant, cette procédure est incorrecte parce qu'il n'y a pas de donnée temporelle dans les phylogénies des moléculaires. Les données temporelles sont localisées aux nœuds des arbres issus d'analyses phylogénétiques (cladistiques), qu'ils soient des nœuds intermédiaires ou des nœuds terminaux (âge des taxons). Les arbres moléculaires ne

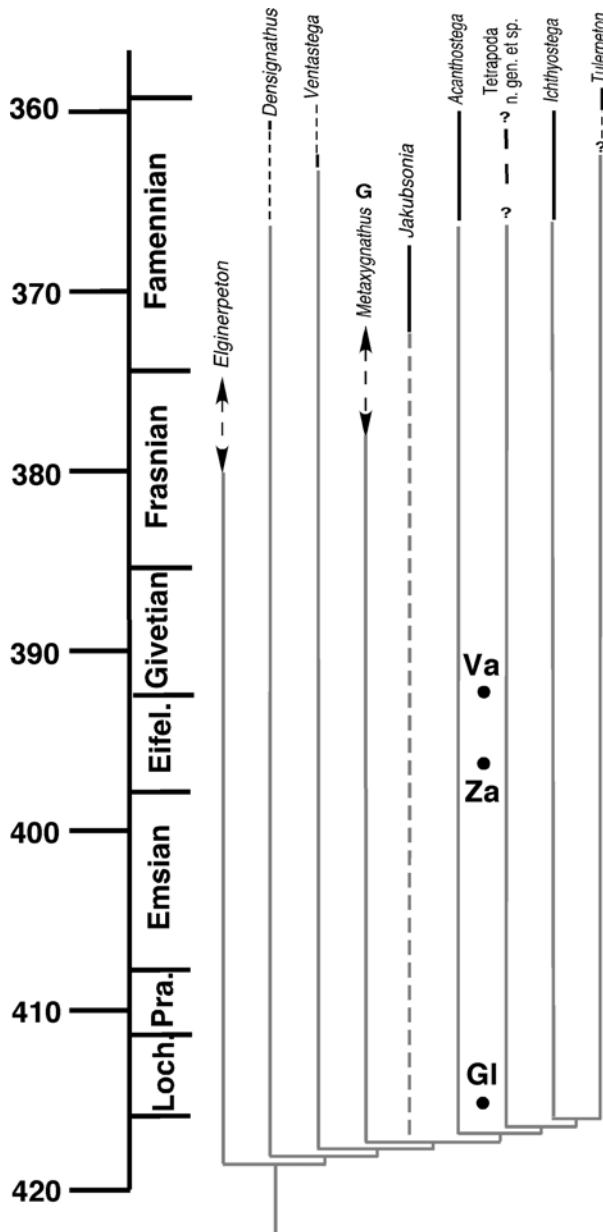


Fig. 1. — Contexte chronologique et relations phylogénétiques des tétrapodes dévoniens d'après Ahlberg *et al.* (2008, in Blicek *et al.*, 2010) avec ajout de trois des traces fossiles connues : Gl- Glenisla (Australie), Va- Valentia Island (Irlande), Za- Zachelmie (Pologne), d'après Niedzwiedzki *et al.* (2010, fig. 5b) et Young (2006). Autre abréviation : G- Gondwana Est (Australie) ; tous les autres taxons proviennent du Continent des Vieux Grès Rouges.

**Fig. 1.** — Chronological context and phylogenetic relationships of Devonian tetrapods after Ahlberg *et al.* (2008, in Blicek *et al.*, 2010) with addition of three of the known trace fossils : Gl- Glenisla (Australia), Va- Valentia Island (Ireland), Za- Zachelmie (Poland), after Niedzwiedzki *et al.* (2010, fig. 5b) and Young (2006). Other abbreviation : G- East Gondwana (Australia) ; all other taxa come from the Old Red Sandstone Continent.

proposent pas de données fiables quant aux datations des événements parce que celles-ci reposent sur l' « horloge moléculaire ». En effet cette « horloge » est établie à partir des phylogénies moléculaires avec des repères datés, ces

repères datés étant fondés sur les restes fossiles les plus vieux et les mieux datés de chacun des clades des phylogénies. Nous sommes ici face à un cas typique de raisonnement circulaire. L'hypothèse de l' « horloge moléculaire » repose donc sur des prémices fausses. Et de toute façon nous serions incapables d'extraire des restes d'acides nucléiques ou de protéines d'elpistostégides. Aussi, que faire ? Continuer et essayer de trouver davantage de fossiles. [Des méthodes différentes de comparaison entre données phylogénétiques et données stratigraphiques ont été développées, comme par exemple le Hierarchical Fit Index (HIFI : Lelièvre, 2002) qui est fondé sur le concept de paralogie temporelle (Lelièvre *et al.*, 2008). Ces méthodes sont critiquées en particulier en ce qui concerne la notion de lignée fantôme (voir in Lelièvre *et al.*, 2008).]

Qui est « convaincu » de l'âge eifélien ou siluro-dévonien des plus vieux tétrapodes ? Certainement les collègues qui, comme tous les autres, ont besoin de faire un coup médiatique dans le but de rechercher et obtenir davantage de fonds pour leurs propres recherches. C'est probablement l'une des raisons pour lesquelles tant de paléontologues se sont mis à travailler sur les plus vieux tétrapodes au cours de la dernière décennie. La terrestrialisation des vertébrés (de même que celle des plantes et des invertébrés) est en effet l'un des sujets les plus « sexy » de la paléontologie moderne (« sexy » dans le sens des médias). Aussi, un conseil : travaillez sur ce sujet, trouvez « le plus vieux », obtenez des crédits de recherche, et publiez (ou périssez). C'est dans ce contexte qu'a été récolté puis reconnu un fragment de mandibule de tétrapode du Famennien du Condroz en Belgique, attribué à un ichthyostégidé (« *Ichthyostega-like* » in Clément *et al.*, 2004, p. 412 ; Clément & Letenneur, 2009), au sein d'une ichthyofaune riche connue dans plusieurs sites du massif ardennais (Clément, 2002 ; Clément & Boisvert, 2006 ; Clément & Prestianni, 2009 ; Clément *et al.*, 2009 ; Janvier & Clément, 2005) (Fig. 2). Notons cependant que l'expression « *Ichthyostega-like* » est taxinomiquement incorrecte et semble pouvoir être attribuée à une erreur des relecteurs de la revue *Nature* qui auraient dû demander aux auteurs d'en proposer une autre, plus conforme aux règles de la nomenclature zoologique. En effet, ou bien il s'agit du genre *Ichthyostega*, ou bien il ne s'agit pas d'*Ichthyostega*. Il est donc suggéré ici de rebaptiser la mandibule du Famennien de Belgique *Ichthyostega* ? sp. (Tableau I), en accord avec certaines des règles de nomenclature ouverte (par exemple Matthews, 1973). Rappelons enfin que les circonstances de cette découverte ont été inhabituelles : ce tétrapode avait été originellement déterminé comme un « poisson » (Lohest, 1888b) tandis que la première mention d'un tétrapode dévonien en Belgique (Lohest, 1888a) s'est révélée être celle d'un dipneuste (Clément & Boisvert, 2006).

### III. — ENVIRONNEMENT DES PREMIERS TETRAPODES ET PERSISTANCE DE THEORIES ERRONEES

Un deuxième problème apparaît à la lecture de l'article de Niedzwiedzki *et al.* (2010). Les auteurs déclarent en effet dès l'introduction de leur article : « Our discovery of diagnostic and securely dated tetrapod tracks from the marine Eifelian ... of Poland shows that the current consensus based on body fossils is substantially mistaken in both the timescale and, probably, the environmental setting of the fish-tetrapod



Fig. 2. — La carrière de Strud, Gesves, Province de Namur, Belgique, qui a fourni un ichthyostégidé ; Formation d'Evieux ou de Souverain-Pré, Famennien moyen (Clément & Prestianni, 2009) ; avec de gauche à droite G. Clément, F. Thirion et S. Olive le 10 juin 2009 [photo A. Blicck].

Fig. 2. — Strud quarry, Gesves, Namur Province, Belgium, that has yielded an ichthyostegid ; Evieux or Souverain-Pré Formation, middle Famennian (Clément & Prestianni, 2009) ; with, from left to right : G. Clément, F. Thirion and S. Olive on 10 June 2009 [photo by A. Blicck].

transition » (Niedzwiedzki *et al.*, 2010, p. 43). Autrement dit, ce serait leur découverte dans la Formation Wojciechowice (sédimentation argilo-dolomitique d'environnement marin restreint : Niedzwiedzki *et al.*, 2010, Supplementary Information, p. 1) qui impliquerait que l'hypothèse courante (= en fait celle d'une partie des spécialistes, par exemple Clack, 2002 ; voir ci-dessus) d'un environnement dulcicole pour la transition poisson-tétrapode doit être abandonnée. Ceci est un raccourci audacieux qui fait fi de plus de 30 années de débat au cours desquelles plusieurs auteurs ont déjà mis en doute l'origine dulcicole des tétrapodes. Je ne prendrai que quelques exemples. Spjeldnaes (1982, p. 340) conclut que la transition poisson-tétrapode « probably took place in large coherent water bodies which may have been connected with the sea, but was not typically marine ... ». H.-P. Schultze quant à lui, plaide depuis les années 1980 pour une origine marine, en particulier dans la zone tidale, par analogie entre les adaptations des elpistostégides et des premiers tétrapodes et celles des périophthalmes, et en se fondant sur l'interprétation de certains des sites fossilifères néodévonien à elpistostégides et tétrapodes (références *in* Schultze & Cloutier, 1996 ; Schultze, 1997, 1999 ; De Ricqlès, 2000).

Ces auteurs sont ignorés dans l'article de Niedzwiedzki *et al.* (2010).

Un autre biais est apparu à la lecture du « News and Views » de présentation de l'article de Niedzwiedzki *et al.* (2010), signé par Janvier & Clément (2010). En effet, ces auteurs vont au-delà des conclusions de Niedzwiedzki *et al.* (2010) en ce qui concerne l'environnement des traces fossiles de l'Eifélien de Pologne : ils attribuent cet environnement à un lagon corallien : « [Niedzwiedzki and colleagues] show that the first tetrapods thrived in the sea, trampling the mud of coral-reef lagoons » (Janvier & Clément, 2010, p. 41). Cette assertion n'est pas en accord avec l'opinion de Niedzwiedzki *et al.* (2010) qui parlent de "marine tidal flat" (*ibid.*, résumé), "marine intertidal and/or lagoonal zone" (*ibid.*, p. 47), "extremely shallow water lagoonal-marine environment with elevated salinity" with "occasional more open marine influence", et de "an extensive shallow-marine carbonate shelf of uniformly flat topography, located hundreds of km from nearest continental areas" (*ibid.*, Supplementary Information, p. 3). A aucun moment ils n'évoquent un lagon corallien. Une plate-forme épicontinentale marine de très faible profondeur peut en effet être séparée de la haute mer par une barrière filtrante sous la forme d'une barrière récifale sans qu'il s'agisse pour autant d'une barrière corallienne. D'où peut bien venir cette idée de Janvier & Clément (2010) ? Peut-être de certains articles tel que celui de Lucifora & Vassallo (2002, p. 40) : « Walking has evolved many times among different lineages of benthic fishes ... In epaulette sharks, walking is said to be adaptive for a living in a structurally complex habitat such as coral reefs ... » Cependant, dans le cas qui nous intéresse ici, rien ne permet de supposer une relation entre le milieu lagunaire corallien et l'origine des pattes des tétrapodes.

Malgré toutes ces discussions, quelques collègues restent adeptes de la théorie dulcicole en matière de milieu de vie des premiers tétrapodes. Ce problème dépasse celui de l'origine des tétrapodes puisqu'il concerne l'ensemble des faciès de type Vieux Grès Rouges ayant livré des restes de vertébrés aquatiques (cf. par exemple Goujet, 1984 ; Blicck, 1985 ; Lelièvre *et al.*, 1988). Le cas qui est discuté ici est celui de l'environnement supposé par Retallack *et al.* (2009) pour les tétrapodes du Famennien de la localité de Red Hill, près d'Hyner en Pennsylvanie (Duncannon Member, Catskill Formation ; *Hynerpeton* et *Densignathus* + quelques autres restes de tétrapodes : Daeschler, 2000 ; Daeschler *et al.*, 1994). Retallack *et al.* (2009) décrivent en effet les niveaux qui ont livré ces tétrapodes comme des « Tetrapod-bearing Farwell paleosols » (*ibid.*, p. 1152). Ces paléosols sont « comparable with soils of the Murray River floodplain in New South Wales, Australia » (*ibid.*, p. 1153). Le milieu invoqué est le suivant : « Wet-season wooded floodplains would have offered Hyner tetrapods food, shelter and spawning grounds » (Martin, 2004 cité par Retallack *et al.*, 2009). On serait donc en présence de tétrapodes récoltés dans des paléosols de plaine d'inondation en bordure de rivière, des circonstances qui sont supposées refléter leur milieu d'origine. [De la même façon, des environnements dulcicoles de deltas alluviaux au sein de systèmes de plaines d'inondation boueuses, riches en paléosols, sont reconstitués pour les tétrapodes du Dévonien du Groenland, par exemple *in* Astin *et al.*, 2010.] Ceci présente néanmoins quelques problèmes vis-à-vis de certains des éléments de l'ichtyofaune et des autres organismes qui accompagnent ces tétrapodes (Tableau IA) :

A- Red Hill, près de Hyner	B- Strud, commune de Gesves
<p><b>Plantes</b>            cf. <i>Protobarinophyton</i> sp.  <b><i>Barinophyton</i></b> <i>obscurum</i>  <b><i>Barinophyton</i></b> <i>sibericum</i>  <i>Otzinachsonia beerboweri</i>            cf. <i>Lepidodendropsis</i> sp.  <b><i>Rhacophyton</i></b> <i>ceratangium</i>  <i>Gillespiea randolphensis</i>  <b><i>Archaeopteris</i></b> <i>halliana</i>  <b><i>Archaeopteris</i></b> <i>hibernica</i>  <b><i>Archaeopteris</i></b> <i>macilenta</i>  <b><i>Archaeopteris</i></b> <i>obtusa</i>            cf. <i>Aglosperma quadripartita</i>  <i>Duodimidia pfefferkornii</i></p>	<p><b>Plantes</b>  <b><i>Rhacophyton</i></b> sp.  <b><i>Archaeopteris</i></b> <i>roemeriana</i>  <i>Condrusia rumex</i>  <i>Pseudosporogonites hallei</i>  <i>Moresnetia zalesskyi</i>  <b><i>Barinophyton</i></b> <i>condrusorum</i>            cf. <i>Calathiops</i> sp.  <i>Sphenopteris flaccida</i>  <i>Sphenopteris modavensis</i></p>
	<p><b>Crustacés</b>            « <i>Triops</i>-like tadpole shrimp »            smooth ostracods indet.            Malacostraca large specimens indet.</p>
<p><b>Arthropodes</b>  <i>Orsadesmus rubecollus</i>            millipede sp. indet.  <i>Gigantocharinus szatmaryi</i>            scorpion sp. indet.</p>	<p><b>Arthropodes</b>            large Eurypterida indet.</p>
<p><b>Vertébrés</b>  <i>Groenlandaspis pennsylvanica</i>  <i>Turrisaspis elektor</i>  <b><i>Phyllolepis</i></b> <i>rosimontina</i>  <i>Ageleodus pectinatus</i>  <i>Ctenacanthus</i> sp.  <i>Gyracanthus</i> sp. cf. <i>G. sherwoodi</i>  <i>Limnomis delaneyi</i>  <b><i>Holoptychius</i></b> sp.            Dipnoi sp. indet.            Megalichthyidae gen. et sp. indet.  <i>Hyneria lindae</i>            cf. <b><i>Glyptopomus</i></b> sp.            cf. <i>Sauripterus</i> sp.  <b>rhizodontid</b> sp. indet.  <i>Densignathus rowei</i>  <i>Hynerpeton bassetti</i>            Tetrapoda sp. indet.            Whatcheeriidae gen. et sp. indet.</p>	<p><b>Vertébrés</b>  <b><i>Phyllolepis</i></b> <i>undulata</i>  <b><i>Groenlandaspis</i></b> <i>thorezi</i>  <i>Bothriolepis</i> sp.            acanthodian indet.            actinopterygian indet.  <b><i>Holoptychius</i></b> <i>flemingi</i>  <b><i>Holoptychius</i></b> <i>nobilissimus</i>            ‘<i>Dipterus</i>’ sp.  <i>Soederberghia</i> sp. cf. <i>S. groenlandica</i>  <i>Jarvikia</i> sp.  <b><i>Glyptopomus</i></b> sp.            cosmine-covered osteolepidid (Megalichthyidae ?)            Tristichopteridae gen. et sp. indet.  <b><i>Rhizodontida</i></b> indet.  <i>Ichthyostega</i> ? sp.</p>

Tabl. I. — Listes des organismes fossiles qui ont été récoltés et déterminés dans les localités famenniennes de : (A) Red Hill, près de Hyner (Pennsylvanie, USA) et (B) Strud, commune de Gesves (Province de Namur, Belgique), d’après Retallack *et al.* (2009, Table 1 ; corrigé suivant Cressler, 2006 et Cressler *et al.*, 2010) et Clément & Prestianni (2009, Appendix, légèrement modifié). En caractères gras : les genres communs aux deux localités.

**Table I.** — List of organisms which have been sampled and determined in the Famennian localities of : (A) Red Hill, near Hyner (Pennsylvania, USA) and (B) Strud, municipality of Gesves (Namur Province, Belgium), after Retallack *et al.* (2009, Table 1, corrected according to Cressler, 2006 and Cressler *et al.*, 2010) and Clément & Prestianni (2009, Appendix, slightly modified). In bold characters : genera which are common to both localities.

— le placoderme *Groenlandaspis*, représenté par l’espèce *G. pennsylvanica* (Daeschler *et al.*, 2003), a une vaste

répartition géographique au Dévonien supérieur, imputée à un milieu de vie et de dispersion marin et non pas continental

dulcicole (Carr & Jackson, 2009, p. 13 et fig. 5-8) ; [Notons que le terme « dispersion » est souvent utilisé quand les auteurs montrent qu'aucun phénomène de vicariance ne peut être mis en évidence, ou simplement quand ce processus n'a pas été envisagé. Cependant, l'absence de vicariance ne signifie rien d'autre qu'il n'y a pas de tel phénomène dans le cas étudié. A coup sûr il ne signifie pas que les taxons se sont alors dispersés, car la dispersion n'est pas testable parce qu'aléatoire et donc elle n'est pas un modèle en biogéographie (H. Lelièvre, comm. pers.)]

— le chondrichtyen *Ageleodus*, représenté par l'espèce *A. pectinatus* (Downs & Daeschler, 2001), serait « probably freshwater because there are no other hints of marine influence in the fauna ... » (Retallack *et al.*, 2009, p. 1152), sauf qu'*Ageleodus* est généralement considéré comme marin ; en dehors du Dévonien de Pennsylvanie, ce genre a été récolté dans le Calcaire carbonifère d'Ecosse (Burdiehouse Limestone, in Zangerl, 1981, p. 102) et dans le Rhétien marin côtier d'Angleterre (Rhaetic Bone Bed, Aust Cliff, Westbury Formation, Pernarth Group, in PBD, 2010) ;

— la présence d'organismes terrestres à Red Hill (scorpions, myriapodes, plantes vasculaires) ne permet pas de caractériser le milieu de vie des tétrapodes qui vivaient vraisemblablement dans l'eau et non pas sur terre (Retallack *et al.*, 2009, p. 1153), si bien que leur présence n'est pas significative en matière de milieu aquatique et que par conséquent elle n'est pas plus indicatrice d'un milieu dulcicole que d'un milieu marin (cf. Schultze, 2009, conclusion 1, p. 133) ; soit dit en passant, le fait d'avoir récolté les tétrapodes dans des paléosols n'est en rien révélateur du fait qu'ils puissent avoir été terrestres : Retallack *et al.* (2009, p. 1152) précisent en effet que « most fish and tetrapods at Hyner are disarticulated ... with cracks, exposed spongy bone, and displaced splinters », ce qui montre bien leur état allochtone par rapport aux paléosols ;

— l'absence apparente d'organismes typiquement marins à Red Hill (tels que les myxines, les brachiopodes articulés, les céphalopodes, les coraux ... — mais voir ci-dessus le cas de *Groenlandaspis* et *Ageleodus*) n'indique pas que les sédiments du milieu de vie originel des tétrapodes étaient non-marins mais seulement que ces organismes sont absents pour diverses raisons (environnement hostile, conditions de dépôt défavorables, diagenèse, ...) (Schultze, 2009, conclusion 3, p. 133).

Le deuxième exemple qui est abordé ici concerne la localité de Strud, commune de Gesves, Province de Namur, en Belgique (Formation d'Evieux ou de Souverain-Pré, Famennien moyen ; « *Ichthyostega*-like » : Clément *et al.*, 2004 ; Clément & Prestianni, 2009). Sa liste floristique et faunique présente un certain nombre de taxons en commun avec ceux de Red Hill, au niveau générique (Tableau IB). La proportion est de 23% dans le cas de Red Hill (23% des genres de Red Hill en commun avec ceux de Strud) et de 30% dans le cas de Strud (30% des genres de Strud en commun avec ceux de Red Hill — un taxon 'indet.' étant compté comme un genre distinct). Pour des localités qui, au Dévonien supérieur, étaient éloignées de quelques milliers de kilomètres, ces proportions me semblent bizarrement élevées si on a à faire à des sites continentaux dulcicoles. L'hypothèse traditionnelle qui est retenue pour Strud est celle d'une « very low energy river or [ ] a calm but abandoned channel » au sein d'un « large lagoonal system developed along the south

of the Euramerican continent » (Clément & Prestianni, 2009, p. 108). Il est cependant précisé que « the Upper Famennian environments were diversified and included a large range of ecosystems » (*ibid.* ; voir Thorez *et al.*, 1977) ce qui laisse la place à une interprétation différente pour les couches à tétrapode et à poissons. Les sédiments de la carrière de Strud sont attribués soit à la Formation de Souverain-Pré à cause de leur âge, soit à la Formation d'Evieux à cause de leur lithofaciès (Clément *et al.*, 2004 ; Clément & Prestianni, 2009). La Formation de Souverain-Pré est considérée classiquement comme correspondant à une faible pulsation marine transgressive sur une plate-forme peu profonde en bordure du Continent des Vieux Grès Rouges tandis que la Formation d'Evieux correspond à des environnements marins plus restreints puis continentaux vers le haut de la série (Thorez *et al.*, 1988 ; Boulvain, 2010). Ceci signifie que l'hypothèse « very low energy river or [ ] a calm but abandoned channel » n'est pas fermement établie. En effet :

— la remarque faite ci-dessus à propos de *Groenlandaspis*, présent à Strud avec l'espèce *G. thorezi*, est valable ici aussi : *Groenlandaspis* vivait dans un milieu de vie et de « dispersion » marin et non pas continental dulcicole (Carr & Jackson, 2009, p. 13 et fig. 5-8) ;

— la carrière de Strud n'a jusqu'à présent fourni aucun organisme manifestement terrestre (myriapodes, scorpions) en dehors des plantes vasculaires (mais cf. Schultze, 2009 : cette présence n'est en rien significative d'un milieu terrestre) ;

— la remarque faite ci-dessus à propos de l'absence d'organismes typiquement marins est également applicable à Strud ; cependant cette constatation est caduque si l'on considère que *Groenlandaspis* est marin (Carr & Jackson, 2009) ;

— la présence d'*Ichthyostega* spp. au Groenland oriental (Blom *et al.*, 2007) et d'*Ichthyostega*? sp. à Strud (« *Ichthyostega*-like », distants de près de 1 500 km l'un de l'autre (Clément *et al.*, 2004), n'est pas en faveur d'une « dispersion » par voie continentale fluviale ou lacustre, mais plutôt en faveur d'une « dispersion » par voie marine côtière ; à ce propos, je suis en total désaccord avec l'opinion de Marshall *et al.* (2010, p. 13) selon laquelle « the global distribution of Devonian fish is not an appropriate method to infer sedimentary environment. » Une distribution paléobiogéographique large à l'échelle du globe n'est pas, à elle seule, la preuve que l'organisme en question était marin plutôt que continental, mais c'est un argument pertinent parmi d'autres (Blicek, 1985 ; Schultze, 2009).

Comme le disent Carr & Jackson (2009, p. 14) : « The vertebrate faunas of the late Devonian (Givetian-Frasnian, Schultze and Cloutier, 1996; Famennian, Lelièvre, 2003 [*sic*, en fait 2002]) are suggestive of a marine or marginal marine interpretation for the sediments in which they are preserved » et les données fournies par Retallack *et al.* (2009) et Clément & Prestianni (2009) ne permettent pas d'infirmer cette proposition. Suivant la même tendance critique, Laurin & Soler-Gijón (2010, p. 171) arrivent à la conclusion que, parmi les tout premiers stégocéphales (= tétrapodes basaux), le genre *Metaxygnathus* du Dévonien supérieur d'Australie (voir Fig. 1) « may therefore have tolerated saltwater » et que la majorité de ces stégocéphales vivait en milieu marin ou saumâtre (Laurin & Soler-Gijón, 2010, fig. 4 ; à l'exception

bizarre d'*Acanthostega* et *Ichthyostega*, les deux stégocéphales « iconiques » du Dévonien supérieur du Groenland — voir ci-dessus, Astin *et al.*, 2010). Ceci a bien entendu une conséquence importante qui nous ramène à la conclusion de Niedzwiedzki *et al.* (2010) : « This is an important consideration since it implies that tetrapods originated in a marine influenced habitat and that fully freshwater faunas are a product of the Carboniferous Period » (Carr & Jackson, 2009, p. 14). Il est cependant étrange que les publications de Carr & Jackson (2009) et Schultze (2009) aient pu échapper à la sagacité de Niedzwiedzki *et al.* (2010).

#### IV. — LES « EVENEMENTS » EN PALEONTOLOGIE EVOLUTIVE

En matière d'évolution en général et d'évolution des vertébrés en particulier, qu'est-ce qu'un « major event » ? Est-ce que le passage de la vie aquatique à la vie terrestre est un « major event », qu'il s'agisse des vertébrés, des invertébrés ou des plantes ? Ou ne s'agit-il pas tout simplement d'un choix arbitraire dans la suite ininterrompue de la radiation des formes de vie sur Terre ? C'est ainsi que Janvier & Clément (2010, p. 41) qualifient la découverte de Zachelmie de « grenade into that picture » (= that « There was a consensus that the divergence between some elpistostegalians ... and tetrapods might have occurred during the Givetian ... »). C'est ainsi également que Niedzwiedzki *et al.* (2010, p. 46) parlent de « evolutionary event ». Cet effet d'annonce de la revue *Nature* est même relayé dans la presse, par exemple *The Guardian* du 6 janvier 2010 (site Web) : « Fossil footprints in an old quarry lead to a radical rethink of the evolution of the first four-legged animals or 'tetrapods' ... Ph. Janvier in Paris 'said the finding was as significant as the first footprint of Neil Armstrong on the moon' and described its effect as akin to 'lobbing a grenade' into the previous consensus of when the shift from water to land occurred. » Le même auteur (Janvier, 2010) déclare que « The transition from water to land is perhaps the most dramatic event in the history of life after the rise of photosynthesis, sexuality and predation. » Cependant Niedzwiedzki *et al.* (2010) reconnaissent que le remplacement des elpistostégides par les tétrapodes dans le registre des restes osseux fossiles ('changeover') n'était qu'un artefact causé par un enregistrement fossile incomplet.

Comme le montrent toutes les études anciennes et récentes sur le passage des poissons aux tétrapodes, cet « événement » est en fait une succession de nombreuses étapes évolutives s'échelonnant au moins du Dévonien moyen au Carbonifère inférieur, c'est-à-dire sur une durée d'environ 70 Ma, depuis l'apparition des premiers tétrapodes à l'Eifélien (hypothèse « basse ») jusqu'aux premiers reptiles confirmés du Viséen (Clack, 2002 ; Laurin, 2008 ; Steyer, 2009). Dans ce contexte, qualifier la découverte du plus ancien tétrapode fossile de « grenade évolutive » et le passage à la vie terrestre d'« événement dramatique » paraît pour le moins abusif et relève manifestement du journalisme. En ce qui concerne le passage des poissons aux tétrapodes, qu'est-ce qui est le plus significatif : les changements anatomiques, les changements dans le mode de locomotion (nage / marche sous l'eau), les changements écologiques ou d'environnement, le passage à la vie terrestre (réalisée seulement au Carbonifère) ? Ces réflexions me remettent en

mémoire l'article de Chaline *et al.* (1999) qui prétendaient que l'arbre de la vie avait une structure fractale. Plusieurs auteurs critiques (Lecointre, 1999 ; Picq, 1999 ; Tassy, 1999) ont montré que cette supposition était en fait fondée sur le choix arbitraire de quelques événements évolutifs au sein des différents exemples traités par Chaline *et al.* (1999 : arbre global de la vie, dinosaures, rongeurs, équidés, primates). Autrement dit, il est tentant en paléontologie de mettre en lumière un petit nombre d'événements évolutifs choisis et qualifiés de « majeurs ». Mais qu'est-ce qu'un événement en évolution ? Pourquoi et comment choisir des événements particuliers (cf. le débat sur le « poids » des caractères en analyse cladistique) ? Dans le cas de Chaline *et al.* (1999), les événements ont-ils été choisis à dessein afin de faire coller les événements à la « loi » (Lecointre, 1999) ? Sans vouloir répondre à toutes ces questions dans un article aussi court, il reste que ce sont souvent les auteurs eux-mêmes qui qualifient leurs propres découvertes de « majeures » (avec l'aide de quelques supports médiatiques), celles-ci s'insérant *in fine* dans l'arbre touffu des innovations évolutives « mineures ».

#### V. — CONCLUSION

Comme annoncé dans l'introduction, il ne s'agissait pas ici de montrer du doigt tel ou tel auteur ou telle ou telle découverte, mais de mettre en évidence, à partir de l'exemple de la découverte des plus anciens restes de tétrapode, d'une tendance certaine vers des dérives de type médiatique dans les publications scientifiques : nécessité absolue de « faire des coups médiatiques » en utilisant des méthodes et un vocabulaire plus près du journalisme que de la science. Cette tendance est probablement à mettre en relation, en première approximation, avec la dépendance croissante des scientifiques vis-à-vis de modes de financements de leurs recherches soit privés soit temporaires (financements sur projets), d'où le besoin de « se faire mousser » en permanence pour être plus efficaces que les concurrents dans la chasse aux crédits, aux sponsors, aux subventions ... Ce type de dérive apparaît dans les secteurs de recherche qui sont décriés comme étant plus intéressants pour le grand public par un nombre restreint de supports médiatiques tels que quelques grandes revues scientifiques généralistes à facteur d'impact élevé (*Nature*, *Science*, *PNAS*), quelques revues de vulgarisation scientifique (*La Recherche*, *Pour la Science* en France), voire quelques journaux quotidiens ou hebdomadaires ou des chaînes de télévision. Ces secteurs de recherche ne sont pas très nombreux, ils incluent « l'explosion cambrienne », l'origine des vertébrés, l'origine et la terrestrialisation des tétrapodes, la grande crise du Permien/Trias, « mère de toutes les crises biologiques », l'origine des angiospermes (plantes à fleurs), la crise du Crétacé/Cénozoïque (anciennement dénommée « Crétacé/Tertiaire ») et la disparition des dinosaures, la radiation des mammifères, l'origine des primates et des hominidés (dont le sens et le contenu varient en fonction des auteurs), l'origine et l'évolution « de l'homme » (aussi appelée « lignée humaine » : hominidés, hominins ou hominini ?). La plupart de ces thèmes ont d'ailleurs un fort contenu émotif/irrationnel : « explosion », « crise », « disparition », « monstres préhistoriques » ; ou sont purement et simplement anthropocentriques (« lignée humaine »). Dans un tel cadre, il est cependant permis de

« positiver » puisque certains collègues, s'ils admettent que ce programme est terriblement réductionniste, considèrent que ces quelques « produits d'appel » permettent d'attirer l'attention du public sur les travaux des paléontologues, d'attirer de jeunes élèves vers la paléontologie et d'entraîner d'autres recherches sur des sujets beaucoup moins « sexy » mais tout compte fait beaucoup plus utiles pour la société : recherches en micropaléontologie pour aider à la prospection et à la découverte de nouveaux gisements d'hydrocarbures — pétrole et gaz ; recherches en paléobotanique et en palynologie pour aider à la prospection et à la découverte de gisements de charbon ; recherches en palynologie dans le cadre des thématiques sur le réchauffement climatique ; pour ne citer que quelques exemples (cependant ces sujets de recherche ont leur dynamique propre qui est directement liée aux commandes soit de l'industrie soit de structures internationales comme le GIEC). *In fine*, ces réflexions relèvent des diverses opinions que l'on est amené à émettre sur les « compromissions » des paléontologues en particulier et des scientifiques en général vis-à-vis des milieux et des pouvoirs industriels et médiatiques. Ce phénomène est perceptible en particulier dans des disciplines proches de la paléontologie, comme l'archéologie, la préhistoire ou l'ethnologie où, comme le dit Plumet (2004, p. 140), il faut

« Publier pour exister », ce qui entraîne une « inflation et dévaluation de l'information scientifique. »

**Remerciements.** — Je voudrais remercier D. Goujet (MNHN, Paris) qui m'a initié de façon critique aux questions sur les environnements des premiers vertébrés ; G. Clément (MNHN, Paris) qui m'a incité à travailler sur les premiers tétrapodes, à la suite de sa découverte d'un ichthyostégide dans les collections de l'Université de Liège (Belgique), en m'invitant à chacune des campagnes de fouilles et de prospection qu'il organise annuellement dans le Famennien du Condroz (massif ardennais) ; G. Clément et O. Lebedev (Académie des Sciences de Russie, Moscou) pour m'avoir invité à participer au Projet International de Coopération Scientifique (PICS) entre le CNRS et la Russian Foundation for Basic Research (RFBR) sur « Origine, écologie, et environnements des premiers tétrapodes du Dévonien supérieur (Frasnien) et paléogéographie de l'est du "Continent des Vieux Grès Rouges" » (2009-2011). Mes remerciements vont également à H.-P. Schultze (University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA) pour les discussions que nous avons eues sur le problème du milieu de vie des premiers tétrapodes, et à D. George (St Peter's Engineering College, Chennai, Tamil Nadu, Inde) pour m'avoir questionné sur l'origine des tétrapodes, ce qui a eu pour résultat une collaboration entre un biomoléculariste et un paléontologue, qui illustre l'un des aspects des recherches actuelles sur l'évolution. Enfin, merci aux deux rapporteurs, F. Amédéo (Calais) et H. Lelièvre (MNHN, Paris) pour leurs remarques critiques constructives.

## BIBLIOGRAPHIE

- AHLBERG P.E., CLACK J.A., LUKSEVICS E., BLOM H. & ZUPINS I. (2008). — *Ventastega curonica* and the origin of tetrapod morphology. *Nature*, **453** (7199) : 1199-1204 ; + Supplementary Informations : 20 p., 5 fig.
- ASTIN T.R., MARSHALL J.E.A., BLOM H. & BERRY C.M. (2010). — The sedimentary environment of the Late Devonian East Greenland tetrapods. *In* : VECOLI M., CLEMENT G. & MEYER-BERTHAUD B. (eds), *The Terrestrialization Process : Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, **339** : 93-109.
- BLIECK A. (1985). — Paléoenvironnements des Hétérotracés, Vertébrés agnathes ordoviciens à dévoniens. *In* : FISCHER J.-C. (organ.), *Journées d'étude sur les indicateurs paléobiologiques de milieux* (RCP 641, Paris, 26-27 mars 1984). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 4e sér., **7**, C (2) : 143-155.
- BLIECK A., CLEMENT G., BLOM H., LELIEVRE H., LUKSEVICS E., STREEL M., THOREZ J. & YOUNG G.C. (2007). — The biostratigraphical and palaeogeographical framework of the earliest diversification of tetrapods (Late Devonian). *In* : BECKER R.T. & KIRCHGASSER W.T. (eds.), *Devonian Events and Correlations*. *Geol. Soc., London, Spec. Publ.*, **278** : 219-235.
- BLIECK A., CLEMENT G. & STREEL M. (2010). — The biostratigraphical distribution of earliest tetrapods (Late Devonian) — a revised version with comments on biodiversification. *In* : VECOLI M., CLEMENT G. & MEYER-BERTHAUD B. (eds), *The Terrestrialization Process : Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, **339** : 129-138.
- BLOM H., CLACK J.A., AHLBERG P.E. & FRIEDMAN M. (2007). — Devonian vertebrates from East Greenland: a review of faunal composition and distribution. *Geodiversitas*, **29** (1) : 119-141.
- BOULVAIN F. (2010). — *Une introduction à la géologie de la Wallonie*. Université de Liège, Département de Géologie ; World Wide Web address : <http://www2.ulg.ac.be/geolsed/geolwal/geolwal.htm>
- CARR R.K. & JACKSON G.L. (2009). — The vertebrate fauna of the Cleveland Member (Famennian) of the Ohio Shale. *In* : *Guide to the Geology and Paleontology of the Cleveland Member of the Ohio Shale* (68th Annual Meeting Soc. Vert. Paleont., Cleveland, Ohio, Oct. 15-18, 2008). *Ohio Geol. Surv. Guidebook*, **22**, chapter 5 : 17 p.
- CHALINE J., NOTTALE L. & GROU P. (1999). — L'arbre de la vie a-t-il une structure fractale ? *C. R. Acad. Sci. Paris, Sci. Terre & Planètes*, sér. II, **328** (11) : 717-726.
- CLACK J.A. (1997). — Devonian tetrapod trackways and trackmakers; a review of the fossils and footprints. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **130** : 227-250.
- CLACK J.A. (2002). — *Gaining Ground : The Origin and Evolution of Tetrapods*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis : ix + 369 p.
- CLACK J.A. (2006). — The emergence of early tetrapods. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **232** (2-4) : 167-189.
- CLACK J.A. (2007). — Devonian climate change, breathing, and the origin of the tetrapod stem group. *Integr. Compar. Biol.*, **47** (5) : 510-523.
- CLEMENT G. (2002). — Large Tristichopterygidae (Sarcopterygii, Tetrapodomorpha) from the Late Famennian Evieux Formation of Belgium. *Palaeontology*, **45** (3) : 577-593.
- CLEMENT G., AHLBERG P.E., BLIECK A., BLOM H., CLACK J.A., POTY E., THOREZ J. & JANVIER P. (2004). — Devonian tetrapod from western Europe. *Nature*, **427** (6973) : 412-413.
- CLEMENT G. & BOISVERT C. (2006). — Lohest's true and false 'Devonian amphibians': evidence for the rhynchodipterid lungfish *Soederberghia* in the Famennian of Belgium. *Jl. Vert. Paleont.*, **26** (2) : 276-283.
- CLEMENT G. & LETENNEUR C. (2009). — L'émergence des tétrapodes — une revue des récentes découvertes et hypothèses. *C. R. Palevol*, **8** (2-3) : 221-232.



- CLEMENT G. & PRESTIANNI C. (2009). — Fauna, flora and paleoenvironment of the Upper Devonian tetrapod-bearing locality of Strud, Belgium. In : GODEFROIT P. & LAMBERT O. (eds.), *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodonts* (EAVP Extraordinary Meeting, Brussels, 2009). Programme, abstracts and field trips guidebook : 105-115.
- CLEMENT G., SNITTING D. & AHLBERG P.E. (2009). — A new tritichopterid (Sarcopterygii, Tetrapodomorpha) from the Upper Famennian Evieux Formation (Upper Devonian) of Belgium. *Palaeontology*, **52** (4) : 823-836.
- CRESSLER III W.L. (2006). — Plant paleoecology of the Late Devonian Red Hill locality, north-central Pennsylvania, an *Archaeopteris*-dominated wetland plant community and early tetrapod site. In : GREB S.F. & DIMICHELE W.A. (eds.), *Wetlands through time*. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* **399** : 79-102.
- CRESSLER III W.L., DAESCHLER E.B., SLINGERLAND R. & PETERSON D.A. (2010). — Terrestrialization in the Late Devonian : a palaeoecological overview of the Red Hill site, Pennsylvania, USA. In : VECOLI M., CLEMENT G. & MEYER-BERTHAUD B. (eds.), *The Terrestrialization Process : Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* **339** : 111-128.
- DAESCHLER E.B. (2000). — Early tetrapod jaws from the Late Devonian of Pennsylvania, USA. *Jl. Paleont.*, **74** : 301-308.
- DAESCHLER E.B., SHUBIN N.H., THOMSON K.S. & AMARAL W.W. (1994). — A Devonian tetrapod from North America. *Science*, **265** : 639-642.
- DAESCHLER E.D., FRUMES A.C. & MULLISON F. (2003). — Groenlandaspid placoderm fish from the Late Devonian of North America. *Rec. Austral. Mus.*, **55** : 45-60.
- DE RICQLES A. (2000). — Le problème de l'origine des tétrapodes hier et aujourd'hui. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, **96** : 39-55.
- DOWNS J.P. & DAESCHLER E.B. (2001). — Variation within a large sample of *Ageleodus pectinatus* teeth (Chondrichthyes) from the Late Devonian of Pennsylvania, U.S.A. *Jl. Vert. Paleont.*, **21** : 811-814.
- GOUJET D. (1984). — Les Poissons Placodermes du Spitsberg : Arthroires Dolichothoraci de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur). *Cah. Paléont. (Vertébrés)*, C.N.R.S. édit., Paris : 284 p.
- GOURAMANIS C., WEBB J.A. & WARREN A.A. (2003). — Fluviodeltaic sedimentology and ichnology of part of the Silurian Grampians Group, western Victoria. *Austral. Jl. Earth Sci.*, **50** (5) : 811-825.
- GRADSTEIN F.M., OGG J.G. & SMITH A.G. eds. (2004). — *A Geologic Time Scale 2004*. Cambridge University Press, Cambridge : 589 p.
- JANVIER P. (1996). — *Early Vertebrates*. Oxford Science Publications, Clarendon Press, Oxford : 393 p.
- JANVIER P. (2010). — Terrestrialization : the early emergence of the concept. In : VECOLI M., CLEMENT G. & MEYER-BERTHAUD B. (eds.), *The Terrestrialization Process : Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, **339** : 5-9.
- JANVIER P. & CLEMENT G. (2005). — A new groenlandaspid arthroire (Vertebrata: Placodermi) from the Famennian of Belgium. *Geologica Belgica*, **8** (1-2) : 51-67.
- JANVIER P. & CLEMENT G. (2010). — Muddy tetrapod origins. *Nature*, **463** (7277) : 40-41.
- LAURIN M. (2008). — *Systématique, paléontologie et biologie évolutive moderne : l'exemple de la sortie des eaux chez les vertébrés*. Ellipses, Paris : 176 p.
- LAURIN M. & SOLER-GIJON R. (2010). — Osmotic tolerance and habitat of early stegocephalians : indirect evidence from parsimony, taphonomy, palaeobiogeography, physiology and morphology. In : VECOLI M., CLEMENT G. & MEYER-BERTHAUD B. (eds.), *The Terrestrialization Process : Modelling Complex Interactions at the Biosphere-Geosphere Interface*. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, **339** : 151-179.
- LEBEDEV O. (2004). — A new tetrapod *Jakubsonia livnensis* from the Early Famennian (Devonian) of Russia and palaeoecological remarks on the Late Devonian tetrapod habitats. *Acta Universitatis Latviensis, Earth and Environment Sciences*, **679** : 79-98.
- LECOINTRE G. (1999). — Réfutation de la « loi de l'évolution ». Attention au bogue de l'an 800 000. *Charlie Hebdo*, **378** (15 septembre 1999) : 6.
- LECOINTRE G. & LE GUYADER H. (2009). — *Classification phylogénétique du vivant*. 3<sup>e</sup> édition revue et augmentée. Belin édit., Paris : 569 p. + hors texte (illustrations de D. Visset).
- LELIEVRE H. (2002). — *Phylogénie des Brachythoraci (Vertebrata, Placodermi) et ajustement de la phylogénie à la stratigraphie. Les sites du Dévonien terminal, la caractérisation de leur milieu de dépôt par analyse de similitude de leur ichthyofaune*. H.D.R. Sci. Nat., Univ. Sci. Techn. Lille, Villeneuve d'Ascq (12 déc. 2002) : 191 + xxvii p. [ronéotypé].
- LELIEVRE H., GOUJET D., BLIECK A. & JANVIER P. (1988). — Poissons du Dévonien du Boulonnais (France). In : BRICE D. (ed.), *Le Dévonien de Ferques, Bas-Boulonnais (N. France). Paléontologie-Sédimentologie-Stratigraphie-Tectonique. Biostratigraphie du Paléozoïque*, **7** : 503-522.
- LELIEVRE H., ZARAGUETA BAGILS R. & ROUGET I. (2008). — Temporal information, fossil record and phylogeny. *C. R. Palevol*, **7** : 27-36.
- LOHEST M. (1888a). — Découverte du plus ancien amphibien connu et de quelques fossiles remarquables dans le Famennien supérieur de Modave. *Ann. Soc. Géol. Belg.*, XV [1887-1888], *Bulletin* : CXX - CXXVII.
- LOHEST M. (1888b). — Recherches sur les poissons des terrains paléozoïques de Belgique. Poissons des psammites du Condroz, Famennien supérieur. *Ann. Soc. Géol. Belg.*, XV [1887-1888], *Mémoire* : 112-203.
- LUCIFORA L.O. & VASSALLO A.I. (2002). — Walking in skates (Chondrichthyes, Rajidae) : anatomy, behaviour and analogies to tetrapod locomotion. *Biol. Jl. Linn. Soc.*, **77** : 33-41.
- MARSHALL J., BROWN J., NEWMAN M. & DAVIDSON B. (2010). — *The Old Red Sandstone of Scotland - IPC3 Pre-Conference Field Trip (23-26 June 2010)*. Subcommission on Devonian Stratigraphy : 53 p.
- MARTIN R.A. (2004). — *Missing Links: Evolutionary Concepts and Transitions through Time*. Jones and Bartlett, Sudbury, MA : 303 p.
- MATTHEWS S.C. (1973). — Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology*, **16** (4) : 713-719.
- NIEDZWIEDZKI G., SZREK P., NARKIEWICZ K., NARKIEWICZ M. & AHLBERG P.E. (2010). — Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature*, **463** : 43-48 ; Supplementary Information : 13 p., 25 fig., 3 vidéos.

- PBD (2010). — †*Ageleodus* Owen 1867 (cartilaginous fish). The Palaeobiology Database ; World Wide Web address : <http://www.paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>
- PICQ P. (1999). — Fractales fatales : la polémique — L'équation inconnue de l'homme. *Libération*, 7 septembre 1999 : 31.
- PLUMET P. (2004). — *Des mythes à la Préhistoire – Peuples du Grand Nord I*. Préface de L.-E. Hamelin. Editions Errance, Paris : 322 p.
- RETALLACK G.J., HUNT R.R. & WHITE T.S. (2009). — Late Devonian tetrapod habitats indicated by paleosols in Pennsylvania. *Jl. Geol. Soc. London*, **166** : 1143-1156.
- ROMER A.S. (1933). — *Man and the Vertebrates*. University of Chicago Press, Chicago.
- ROMER A.S. (1958). — Tetrapod limbs and early tetrapod life. *Evolution*, **12** : 365-369.
- SCHULTZE H.-P. (1997). — Umweltbedingungen beim Übergang von Fisch zu Tetrapode [Paleoenvironment at the transition from fish to tetrapod]. *Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin*, (N.F.) **36** : 59-77. [En Allemand, avec résumé en Anglais]
- SCHULTZE H.-P. (1999). — The Fossil Record of the Intertidal Zone. In : HORN M.H., MARTIN K.L.M. & CHOTKOWSKI M.A. (eds.), *Intertidal Fishes - Life in Two Worlds*. Academic Press, San Diego and London : 373-392.
- SCHULTZE H.-P. (2009). — Interpretation of marine and freshwater paleoenvironments in Permo-Carboniferous deposits. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **281** : 126-136.
- SCHULTZE H.-P. & CLOUTIER R. (1996). — Comparison of the Escuminac Formation ichthyofauna with other late Givetian / early Frasnian ichthyofaunas. In : SCHULTZE H.-P. & CLOUTIER R. (eds.), *Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München : 348-368.
- SPJELDNAES N. (1982). — Palaeoecology of *Ichthyostega* and the origin of the terrestrial vertebrates. In : GALLITELLI E.M. (ed.), *Palaeontology, essential of historical geology* (Venice, 1981). Mucchi, Modena : 323-343.
- STEYER S. (2009). — *La Terre avant les dinosaures*. Illustré par A. Benéteau. Belin / Pour la Science, Paris : 205 p.
- TASSY P. (1999). — Fractales fatales : la polémique — Ce que cache cet arbre. *Libération*, 7 septembre 1999 : 31.
- THOREZ J., GOEMAERE E. & DREESEN R. (1988). — Tide- and wave-influenced depositional environments in the Psammites du Condroz (Upper Famennian) in Belgium. In : DE BOER P.L. et al. (eds), *Tide-Influenced Sedimentary Environments and Facies*. D. Reidel Publ. : 389-415.
- THOREZ J., STREEL M., BOUCKAERT J. & BLESS M.J.M. (1977). — Stratigraphie et paléogéographie de la partie orientale du Synclinorium de Dinant (Belgique) au Famennien supérieur : un modèle de bassin sédimentaire reconstitué par analyse pluridisciplinaire sédimentologique et micropaléontologique. *Meded. Rijks Geol. Dienst, N.S.*, **28** (2) : 17-28.
- WARREN A., JUPP R. & BOLTON B. (1986). — Earliest tetrapod trackway. *Alcheringa*, **10** : 183-186.
- YOUNG G.C. (2006). — Biostratigraphic and biogeographic context for tetrapod origins during the Devonian: Australian evidence. In : REED L., BOURNE S., MEGIRIAN D., PRIDEAUX G., YOUNG G. & WRIGHT A. (eds), *Proceedings of CAVEPS 2005. Alcheringa, Spec. Iss.* **1** : 409-428.
- ZANGERL R. (1981). — Chondrichthyes I. Paleozoic Elasmobranchii. In : SCHULTZE H.-P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, vol. 3A, G. Fischer Verlag, Stuttgart and New York : 114 p.