

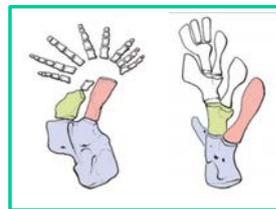


Denis Duboule

Collège de France  
Chaire Internationale

*Evolution des Génomes et du Développement*

[Denis.Duboule@college-de-france.fr](mailto:Denis.Duboule@college-de-france.fr)



 @Duboule

 @CdF1530

Images: Nobu Tamura; Chase Bolt, Michael Coates

1



## *Gènes du développement et évolution. La transition des nageoires aux membres des tétrapodes*

*Cours #1, 17 mai 2022, 17h*

*Des nageoires aux membres tétrapodes, introduction, définitions des membres  
ptérygiens et chirodiens, notions de phylogénèse des animaux à membres pairs,  
fossiles du dévonien, homologie 'classique'*



2



COLLÈGE  
DE FRANCE  
—1530—



Denis Duboule



2021-2022

### Gènes du développement et évolution. La transition des nageoires aux membres des tétrapodes

#### Objectifs du cours

Cette année, le cours aura comme objectif principal de traiter d'une des transitions morphologiques les plus importantes au sein des vertébrés, celle qui conduit à l'apparition du membre archétype (chiridien) des tétrapodes (nos bras et nos jambes) à partir d'une structure ancestrale de type nageoire (membre ptérygien). Cette question très ancienne peut aujourd'hui être revisitée grâce à la fois aux outils les plus récents de la génétique moléculaire et de la génomique, à l'accès facilité (par la technologie) à l'étude d'espèces non-modèles mais informatives de part leurs positions phylogénétiques et également grâce à l'évolution des outils conceptuels utilisés dans ce domaine.

L'objectif sera donc de faire le point sur les différentes théories et conclusions et d'essayer ainsi de reconstruire cette étape évolutive critique, qui a sans doute contribué à la colonisation du milieu terrestre.

3



COLLÈGE  
DE FRANCE  
—1530—

Denis Duboule



2021-2022

### Gènes du développement et évolution. La transition des nageoires aux membres des tétrapodes

#### Objectifs du cours

Ce cours va faire appel à des notions de paléontologie, d'évolution, d'anatomie, d'embryologie de génétique et de génomique, et une des difficultés de traiter de cette question de façon inclusive est précisément les poids respectifs que l'on va donner à chacun de ces corpus de résultats. En effet, à chacun de ces niveaux d'analyses vont correspondre des concepts et même parfois des épistémologies différentes. On peut citer comme exemple la notion d'homologie' qui peut être appréhendée de façons distinctes dans ces différents cadres conceptuels, de l'homologie entre structures à l'homologie entre domaines d'expression génique ou même entre mécanismes de régulation génétique.

Nous verrons également comment les systèmes modèles (dans ce cas précis, les espèces utilisées) sont en fait bien plus que le nom qu'on leur donne, puisque ce sont souvent leurs caractéristiques propres qui fixent une partie des règles du jeu (ce qui est *souhaitable* versus ce qui est *possible*). Nous verrons également qu'une large part des conclusions est laissée à l'interprétation et au génie personnel, comme c'est souvent le cas pour des problèmes fondamentaux d'évolution du développement..

4

Denis Duboule

2021-2022

**Gènes du développement et évolution. La transition  
des nageoires aux membres des tétrapodes**

Déroulé du cours

**Cours 1:** Des nageoires aux membres, introduction, définitions des membres ptérygiens et chirodiens, notions de phylogénèse des animaux à membres paires, fossiles.

**Cours 2:** Homologies 'classiques', 'profondes', 'super-profondes', développement embryonnaire des membres tétrapodes, développement de l'appareil cartilagineux, branchements et segmentation

**Cours 3:** Développement des membres ptérygiens (nageoires), AER versus AEF, squelette dermique (exo-) versus squelette endochondral (endo-), origine de l'exo-squelette

**Cours 4:** Utilisation de marqueurs génétiques, gènes Hox et marquages cellulaires, inactivations fonctionnelles et mutagenèse chez le poisson-zèbre

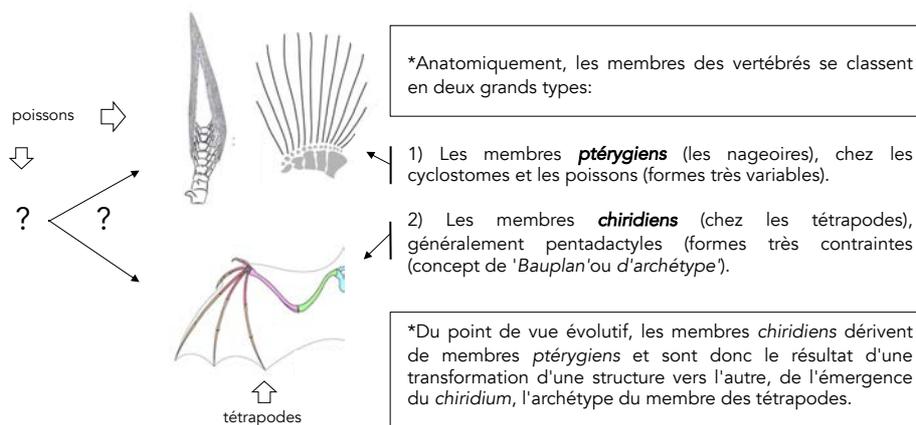
**Cours 5:** L'étude d'espèces 'intermédiaires', poisson-spatule, roussette, poissons à poumons, nous éclaire-t-elle sur les homologies possibles?

**Cours 6:** Homologies super-profondes (mécanistiques, régulatrices..) et conservation des régulations dans les membres ptérygiens et chirodiens. Conclusions

5

Les membres paires

⚠ Dans ce cours, il ne sera question que des membres paires supérieurs (bras, pattes avant, ailes, nageoires pectorales..)

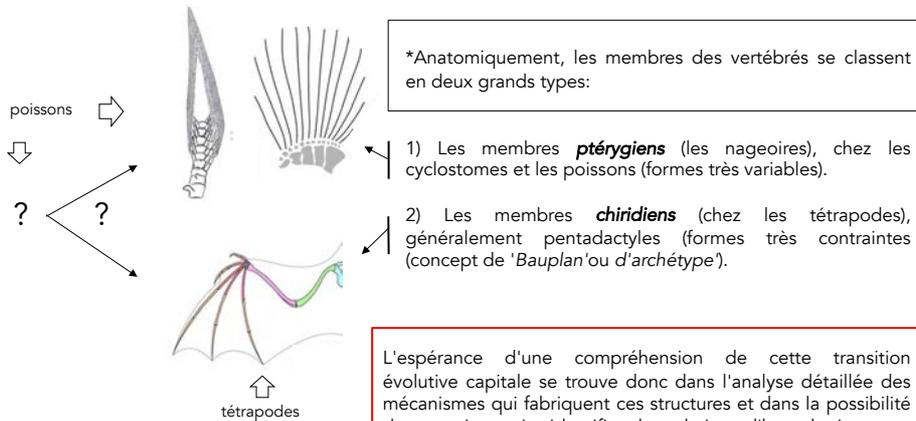


Le problème bien entendu est que les membres ptérygiens actuels ont évolué sur la même durée et ne représentent donc plus les formes ancestrales possibles....

6

## Les membres pairs

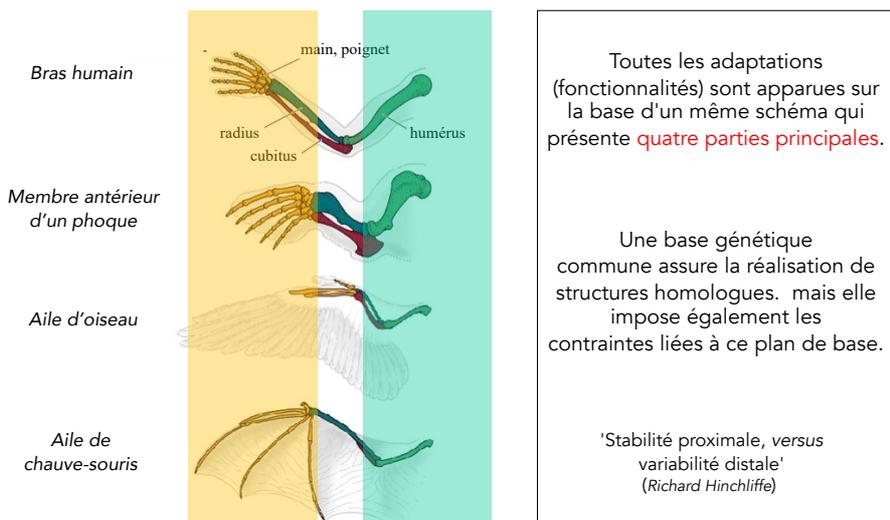
⚠ Dans ce cours, il ne sera question que des membres pairs supérieurs (bras, pattes avant, ailes, nageoires pectorales..)



7

## Homologies...! l'Archétype du membre chiridien

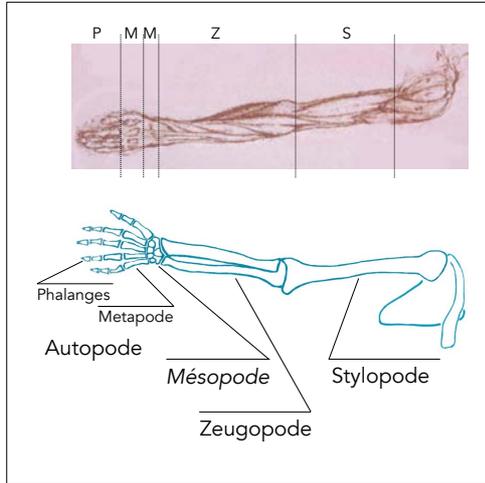
La notion même d'homologie' (au sens historique) implique l'idée de contraintes sous-jacentes...



Scott Gilbert © 2000 Sinauer Associates, Inc.

8

## Homologies...l'Archétype du membre chiridien

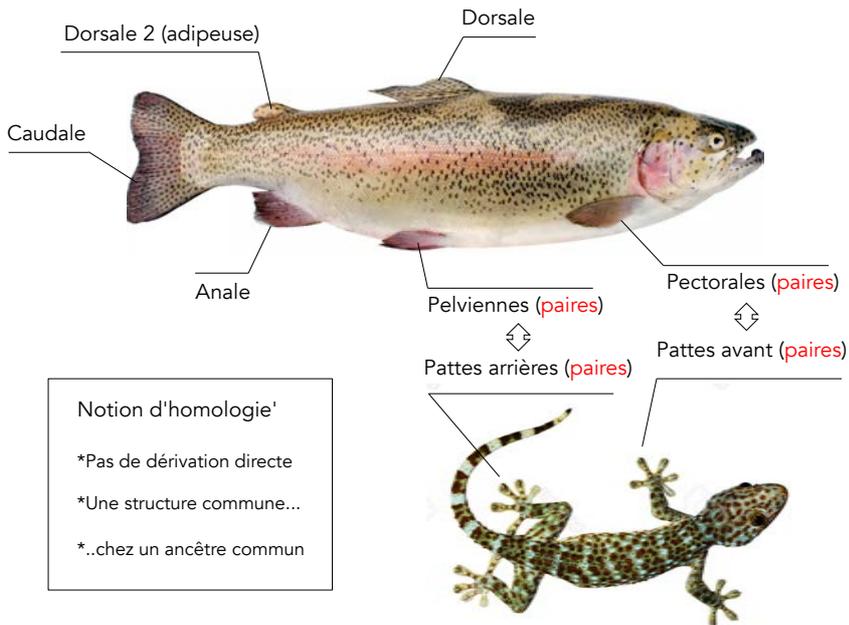


Toutes les adaptations (fonctionnalités) sont apparues sur la base d'un même schéma qui présente quatre parties principales.

Une base génétique commune assure la réalisation de structures homologues mais impose également les contraintes liées à ce plan de base.

9

## Les Nageoires (*Salmo trutta*) et les pattes (*Gekkota*)



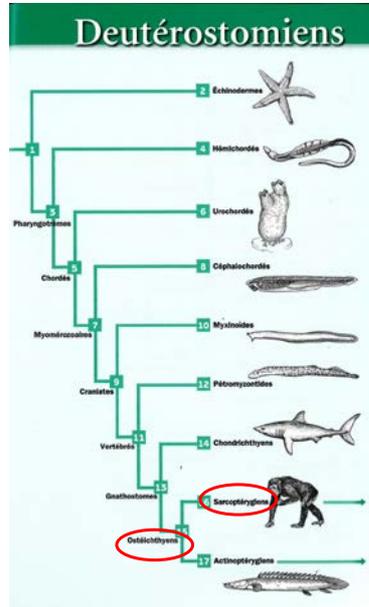
Notion d'homologie'

- \*Pas de dérivation directe
- \*Une structure commune...
- \*..chez un ancêtre commun

10



## Nos Ancêtres les Poissons (un peu de phylogénèse..)



Les deutérostomiens (ca. - 570 Mio années) sont des animaux qui pour la plupart partagent une même organisation générale de leurs embryons, dont le blastopore (le point d'entrée de la gastrulation) devient plus tard l'anus plutôt que la bouche (protostomiens)

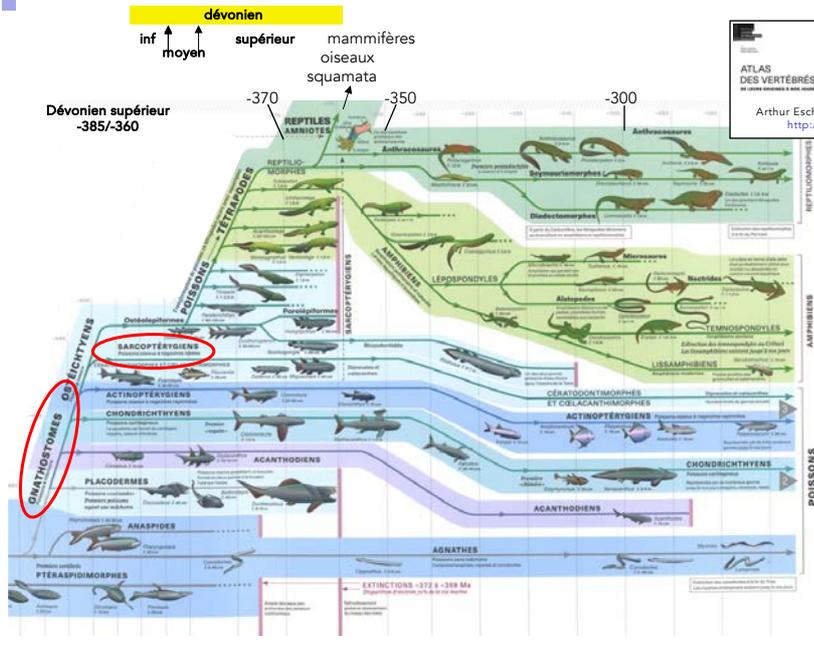


Guillaume Lecointre  
Hervé Le Guyader

- ← Agnathes (lamproie)
- ← Poissons cartilagineux
- ← Sarcoptérygiens ...tétrapodes
- ← Poissons osseux

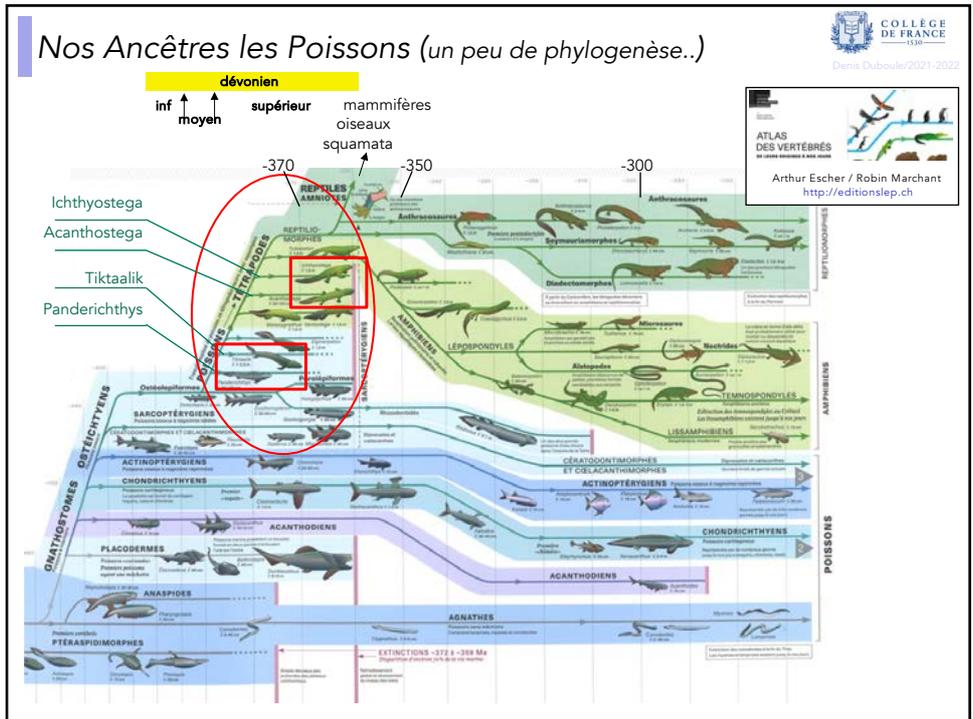
13

## Nos Ancêtres les Poissons (un peu de phylogénèse..)

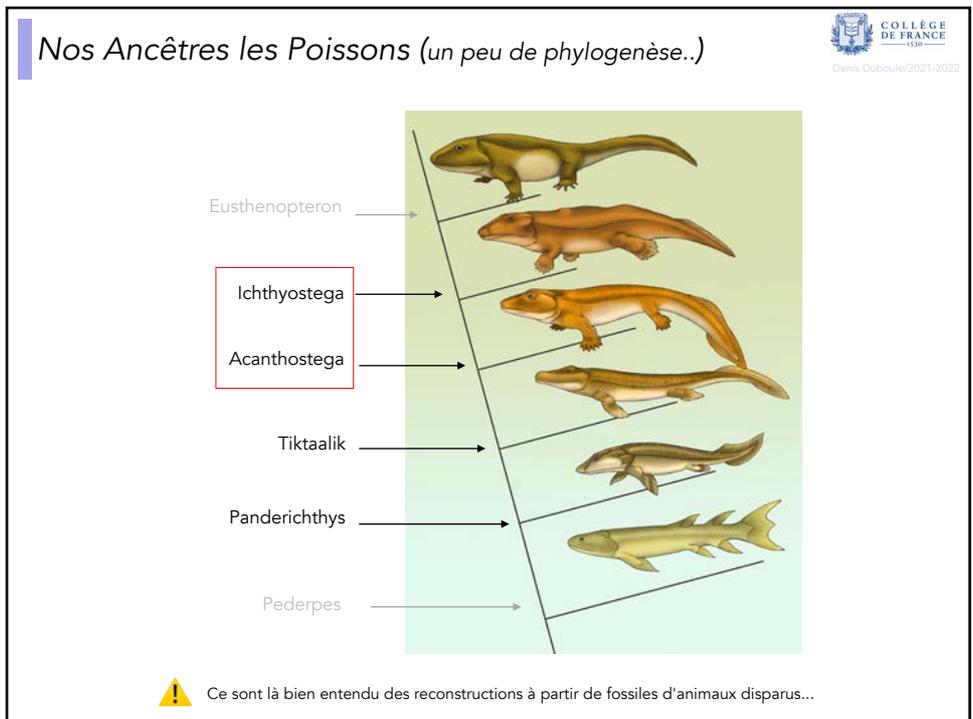


Arthur Escher / Robin Marchant  
<http://editionlep.ch>

14



15



16

## Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts

### Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs

M. I. Coates & J. A. Clack

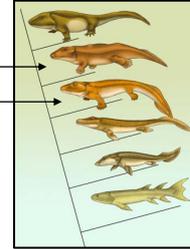
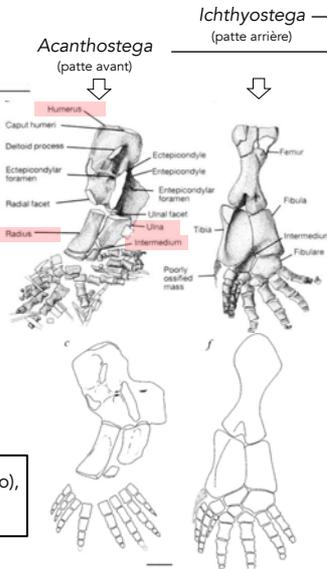
University Museum of Zoology, University of Cambridge,  
Downing Street, Cambridge CB2 3EJ, UK

NATURE · VOL 347 · 6 SEPTEMBER 1990

**NEW specimens of the earliest known tetrapod limbs shows them to be polydactylous. The forelimb of *Acanthostega* has eight digits and the hindlimb of *Ichthyostega* has seven. Both of these come from the Upper Devonian of East Greenland, complementing the only other known Devonian tetrapod limb, that of *Tulerpeton* from Russia<sup>1</sup>, which has six digits. The morphology of the specimens suggests that limbs with digits may have been adaptations to an aquatic rather than a terrestrial environment. The pattern of digits corresponds to a recently proposed model for limb development<sup>2</sup> in which digit number is unspecified, rather than earlier models<sup>3-10</sup> which are rejected because they postulate a fixed number of elements in the ancestral limb. We challenge pentadactyly as primitive for tetrapods<sup>5,11</sup>. The form of these limbs suggests early specialization in the evolution of the tetrapod limb bud.**

Specimens of *Acanthostega* and *Ichthyostega* including articulated limbs, were collected by a Cambridge-Copenhagen expedition to East Greenland in 1987 (ref. 12) (Fig. 1a-f). The

Fossiles du dévotion supérieur (-380 Mio/-360Mio),  
découverts à l'est du Groenland, 1987



8 doigts, 7 orteils, la polydactylie comme condition ancestrale (plutôt que la pentadactylie)

17

## Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts

Vol 437 | September 2005 | doi:10.1038/nature03893

nature

2005

LETTERS

### The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*

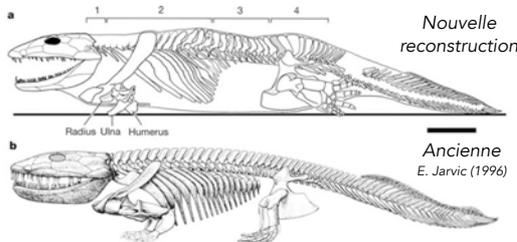
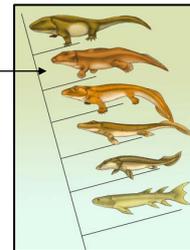
Per Erik Ahlberg<sup>1</sup>, Jennifer A. Clack<sup>2</sup> & Henning Blom<sup>1,2</sup>

***Ichthyostega* was the first Devonian tetrapod to be subject to a whole-body reconstruction<sup>1-3</sup>. It remains, together with *Acanthostega*<sup>4</sup>, one of only two Devonian tetrapods for which near-complete postcranial material is available. It is thus crucially important for our understanding of the earliest stages of tetrapod evolution and terrestrialization. Here we show a new reconstruction of *Ichthyostega* based on extensive re-examination of original material and augmented by recently collected specimens. Our reconstruction differs substantially from those previously published and reveals hitherto unrecognized regionalization in the vertebral column. *Ichthyostega* is the earliest vertebrate to show obvious adaptations for non-swimming locomotion. Uniquely among early tetrapods, the presacral vertebral column shows pronounced regionalization of neural arch morphology, suggesting that it was adapted for dorsoventral rather than lateral flexion.**

\*Réévaluation basée sur de nouveaux spécimens (et sur la réanalyse d'anciens)

\*Une morphologie mieux adaptée au déplacement en milieu non-aquatique

*Ichthyostega*



We hypothesize that this unique morphology reflects a loss of horizontal flexion in the presacral column and possibly the acquisition of limited vertical flexion in the lumbar region. The deeply

18

## Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts

Vol 437 | September 2005 | doi:10.1038/nature03892

LETTERS

### The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*

Per Erik Ahlberg<sup>1</sup>, Jennifer A. Clack<sup>2</sup> & Henning Blom<sup>1,2</sup>

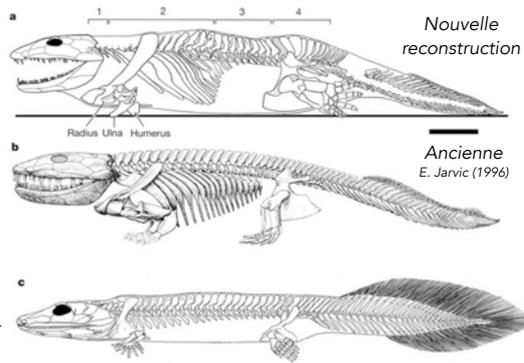
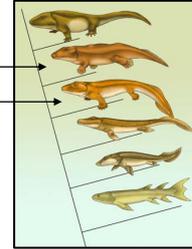
*Ichthyostega* was the first Devonian tetrapod to be subject to a whole-body reconstruction<sup>1-3</sup>. It remains, together with *Acanthostega*, one of only two Devonian tetrapods for which near-complete postcranial material is available. It is thus crucially important for our understanding of the earliest stages of tetrapod evolution and terrestrialization. Here we show a new reconstruction of *Ichthyostega* based on extensive re-examination of original material and augmented by recently collected specimens. Our reconstruction differs substantially from those previously published and reveals hitherto unrecognized regionalization in the vertebral column. *Ichthyostega* is the earliest vertebrate to show obvious adaptations for non-swimming locomotion. Uniquely among early tetrapods, the presacral vertebral column shows pronounced regionalization of neural arch morphology, suggesting that it was adapted for dorsoventral rather than lateral flexion.

\*Réévaluation basée sur de nouveaux spécimens (et des anciens)

\*Une morphologie mieux adaptée au déplacement en milieu non-aquatique

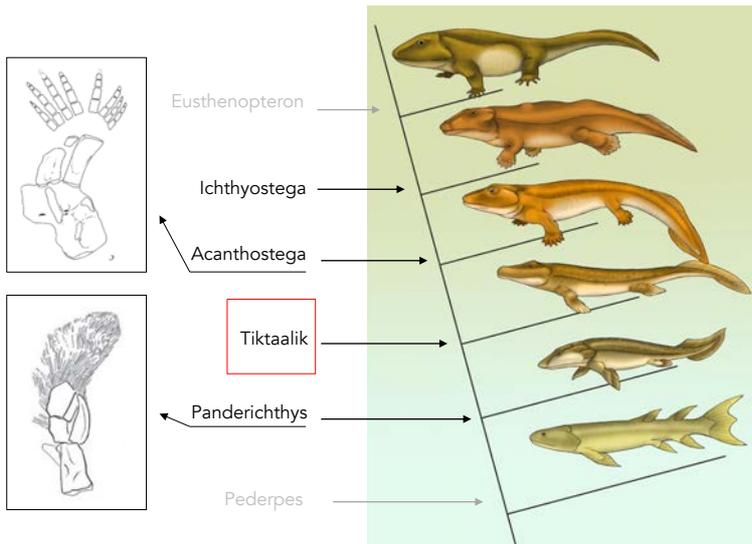
\*Contrairement à *Acanthostega*....

*Ichthyostega*  
*Acanthostega*



19

## Nos Ancêtres les Poissons



⚠ Ce sont là bien entendu des reconstructions à partir de fossiles d'animaux disparus...

20

## Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts ?

nature Vol 440/6 April 2006/doi:10.1038/nature04437

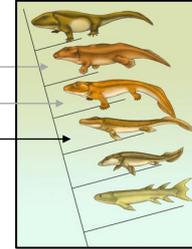
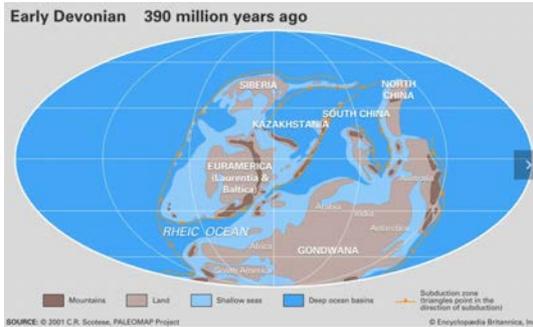
2006  
ARTICLES

### The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb

Neil H. Shubin<sup>1</sup>, Edward B. Daeschler<sup>2</sup> & Farish A. Jenkins Jr<sup>3</sup>

*Tiktaalik roseae*

\*Trois squelettes, Dévonien supérieur, île de Ellesmere (archipel arctique canadien) (-380 à -375 Mio), palécontinent Laurentia, sur l'équateur, climat chaud.



Ichthyostega  
Acanthostega  
Tiktaalik

Ile d'Ellesmere



21

## Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts ?

nature Vol 440/6 April 2006/doi:10.1038/nature04437

2006  
ARTICLES

### The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb

Neil H. Shubin<sup>1</sup>, Edward B. Daeschler<sup>2</sup> & Farish A. Jenkins Jr<sup>3</sup>

*Tiktaalik roseae*

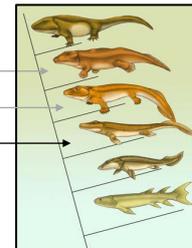
\*Trois squelettes, Dévonien supérieur, île de Ellesmere (archipel arctique canadien) (-380 à -375 Mio), palécontinent Laurentia, sur l'équateur, climat chaud.

\*Vit dans des eaux peu profondes, avec peu d'oxygène (conditions qui sembleraient avoir favorisé l'émergence des premiers tétrapodes).

\*Squelette osseux articulé permettant un déplacement hors des eaux et une vessie natatoire très vascularisée, suggérant une capacité d'extraction de l'oxygène en cas de sécheresse de la mangrove... (à cet égard proche de Acanthostega...).

\*Mosaïque de caractères hérités des poissons et des tétrapodes, ressemblant en cela Acanthostega et Ichthyostega.

\*Mais, les membres....



Ichthyostega  
Acanthostega  
Tiktaalik

Ile d'Ellesmere



22

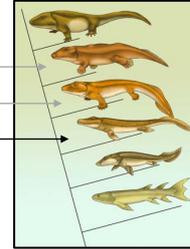
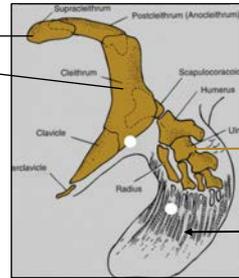
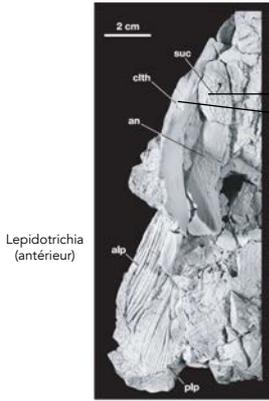
# Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts ?

nature | Vol 440/6 April 2006/doi:10.1038/nature04437

## ARTICLES

### The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb

Neil H. Shubin<sup>1</sup>, Edward B. Daeschler<sup>2</sup> & Farish A. Jenkins Jr<sup>3</sup>



Endosquelette (radiaux, os ou cartilage)

Exosquelette (rayons, actinotriches ou lépidotriches -téléostéens-)

[https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-45719-1\\_1](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-45719-1_1)

Les actinotriches sont composés essentiellement d'élastoïdine (comprenant les protéines Actinodine 1 et 2; Zhang et al., 2010, Nature)

23

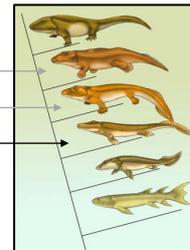
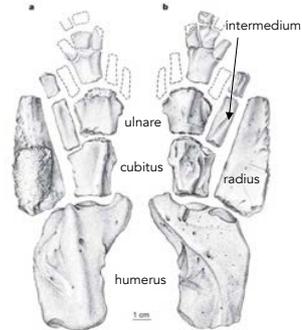
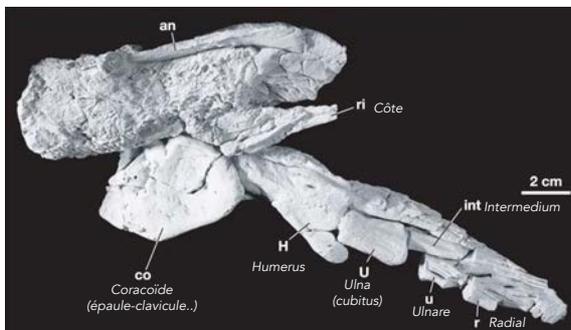
# Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts ?

nature | Vol 440/6 April 2006/doi:10.1038/nature04437

## ARTICLES

### The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb

Neil H. Shubin<sup>1</sup>, Edward B. Daeschler<sup>2</sup> & Farish A. Jenkins Jr<sup>3</sup>



24

# Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts ?

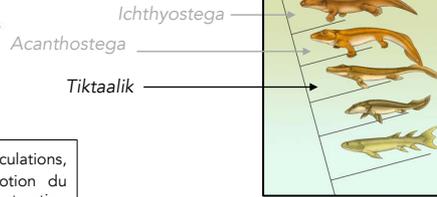
nature | Vol 440 | 6 April 2006 | doi:10.1038/nature04437

## ARTICLES

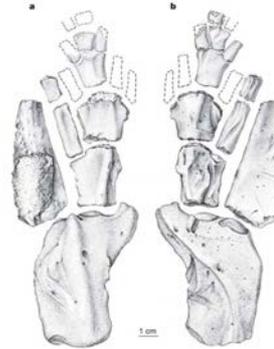
### The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb

Neil H. Shubin<sup>1</sup>, Edward B. Daeschler<sup>2</sup> & Farish A. Jenkins Jr<sup>3</sup>

En se basant sur un certain nombre de critères (surfaces des articulations, architecture générale de la structure, dimension et locomotion du spécimen, existence de formes vivantes...) une première reconstruction peut alors être proposée, puis un schéma qui prendra sa place dans une vue cladistique de la transformation de ces structures.



**Figure 2 | Reconstruction of the right pectoral fin of *Tiktaalik*.** a, Dorsal view; b, ventral view. Elements with stipple shading were preserved in articulation in NUFV 109 and prepared in the round. Elements with a dashed outline are reconstructed based on their presence in the articulated distal fin of NUFV 110. It is not known how many radials lie distal to the first, second and fourth in the proximal series. Note the dorsal expansion of the distal articular facets on the ulnare and third distal radial/mesomere. The dorsal expansion of these facets would have facilitated extension of the distal fin.



25

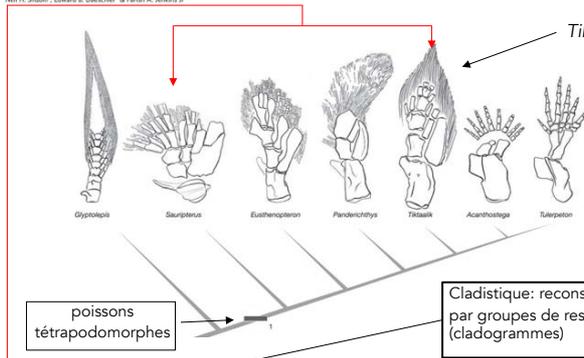
# Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts ?

nature | Vol 440 | 6 April 2006 | doi:10.1038/nature04437

## ARTICLES

### The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb

Neil H. Shubin<sup>1</sup>, Edward B. Daeschler<sup>2</sup> & Farish A. Jenkins Jr<sup>3</sup>



**Figure 4 | Cladogram of the pectoral fins of taxa on the tetrapod stem.** Unlike other tetrapodomorph fishes (1), *Tiktaalik* has reduced the unjointed lepidotrichia, expanded the radials to a proximal, intermediate and distal series, and established multiple transverse joints in the distal fin. The fin also retains a mosaic of features seen in basal taxa. The central axis of enlarged endochondral bones is a pattern found in basal sarcopterygians and accords with hypotheses that a primitive fin axis is homologous to autopodial bones

of the tetrapod limb. In some features, *Tiktaalik* is similar to ~~fish~~ rodentids such as *Sauripterus*. These similarities, which are probably homoplastic, include the shape and number of radial articulations on the pinnare, the presence of extensive and branched endochondral radials, and the retention of unjointed lepidotrichia. Figures redrawn and modified from *Glyptolepis*<sup>1</sup>, *Eusthenopteron*<sup>2</sup>, *Panderichthys*<sup>3</sup>, *Acanthostega*<sup>4</sup> and *Tulerpeton*<sup>5</sup>.

Des traits similaires sans origine commune...

26

COLLEGE DE FRANCE  
1330  
Denis Duboule/2021-2022

## Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts ?

nature | Vol 440/6 April 2006/doi:10.1038/nature04437

ARTICLES

### The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb

Neil H. Shubin<sup>1</sup>, Edward B. Daeschler<sup>2</sup> & Farish A. Jenkins Jr<sup>3</sup>

**Figure 6 |** Aposing joint surfaces of the left pectoral fin of NUVF 109 in articular view. **a**, The shoulder joint consists of a large, shallow ball and socket posteriorly and a small accessory cam anteriorly. The cam serves to limit humeral protraction and supination. **b**, At the elbow joint, both epipodial facets of the humerus face slightly ventrally, with the radial facet offset anterovertrally from that for the ulna. **c**, The joints of the ulna and intermedium with the ulna are also offset from one another. As in the anterovertrally offset of the numeroradial joint, the joint of the intermedium is similarly offset relative to the joint for the ulna. **d**, The distal ulnae, intermedium and radius form a transverse joint plane across the appendage; the ulnae and intermedium articulate with five radials at shallow concavoconvex joints. 1, 2 and 3 indicate proximal to distal succession of joints that run transversely across the fin.

Ichthyostega  
Acanthostega  
Tiktaalik

Mesopode (poignet)?

27

COLLEGE DE FRANCE  
1330  
Denis Duboule/2021-2022

## Fossiles des anciens tétrapodes...à doigts ?

nature | Vol 440/6 April 2006/doi:10.1038/nature04437

ARTICLES

### The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb

Neil H. Shubin<sup>1</sup>, Edward B. Daeschler<sup>2</sup> & Farish A. Jenkins Jr<sup>3</sup>

**Wrists, ankles and digits distinguish tetrapod limbs from fins, but direct evidence on the origin of these features has been unavailable. Here we describe the pectoral appendage of a member of the sister group of tetrapods, *Tiktaalik roseae*, which is morphologically and functionally transitional between a fin and a limb. The expanded array of distal endochondral bones and synovial joints in the fin of *Tiktaalik* is similar to the distal limb pattern of basal tetrapods. The fin of *Tiktaalik* was capable of a range of postures, including a limb-like substrate-supported stance in which the shoulder and elbow were flexed and the distal skeleton extended. The origin of limbs probably involved the elaboration and proliferation of features already present in the fins of fish such as *Tiktaalik*.**

Ichthyostega  
Acanthostega  
Tiktaalik

\**Tiktaalik* est devenu LE fossile transitionnel entre la nageoire et les membres tétrapodes, malgré les conclusions originales qui étaient beaucoup plus nuancées. On entre là à la limite de la sémantique et de la signification précise de la notion d'**homologie**'.

28

# Homologie, homologie, homologie et homologie

## Homologie (évolution)

☛ Pour les articles homonymes, voir Homologie.

☞ Ne doit pas être confondu avec Analogie (évolution).



En biologie de l'évolution, une **homologie** désigne un lien évolutif entre deux traits (en général anatomiques) observés chez deux espèces différentes, qui est dû au fait que toutes deux l'ont hérité d'un ancêtre commun. Ces traits sont alors dits **homologues**. Ce peut être des caractères anatomiques, ou moléculaires (protéines homologues). Ce terme s'étend aussi aux séquences génétiques (de l'ADN).

Le terme homologie est un concept fondamental pour la biologie en ce qui concerne l'organisation d'un organisme. Il est aussi un sujet très flou et complexe car il est expliqué différemment selon la communauté scientifique. L'homologie a été identifiée, par Hall en 2000, comme l'un des cinq éléments le plus important dans le domaine de développement évolutif. Au niveau de la **biologie évolutive du développement**, le terme homologie est utilisé pour expliquer les structures similaires et répétitives d'un organisme à travers plusieurs générations. Selon Van Valen, *l'homologie est la correspondance provoquée par une continuité de l'information pour des structures au sein d'un organisme ou entre des organismes*. Le concept d'homologie est peu connu et peu développé par les biologistes, surtout au niveau moléculaire. **Malgré, les nombreuses définitions décrivant l'homologie, il n'y en a encore aucune qui est acceptée par tous les biologistes. Ne pas confondre avec la définition d'homologie du domaine en biologie comparative et évolutionnaire.**

1) '**Homologie**' (structures issues de la même structure ancestrale)

2) '**Homologie profonde**' (formalisée par Shubin, Tabin and Carroll, 1997, revue 2009); structures différentes (non-homologues) issues de l'utilisation de réseaux de gènes et de leurs interactions mises au point à l'origine pour une structure qui n'est pas sensu stricto 'homologue')

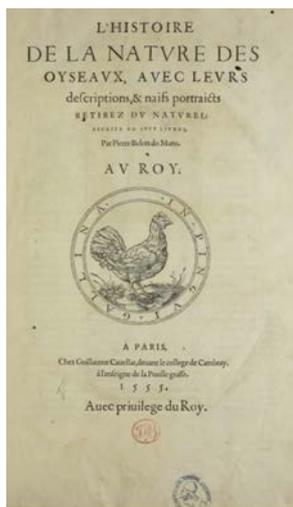
3) '**Homologie super-profonde mécanistique**' (formalisée par Wagner et Collègues, notion de ChIMs..)

4) '**Homologie super-profonde ontologique**' (structures 'homologues' produites suite à l'évolution de systèmes de régulations spécifiques à la fonction (nouveau, structure..)

29

# Homologie, homologie, homologie et homologie

1) '**Homologie classique**' (structures issues de la même structure ancestrale)



Pierre Belon du Mans (1517-1564)

Naturaliste de la Renaissance, spécialiste en ichtyologie, en botanique, en anatomie comparée, en ornithologie, grand voyageur en Europe et au moyen orient



\*Naissance de l'ichtyologie moderne (De aquatilibus (1553) *La Nature et Diversité des poissons* (trad. 1555).



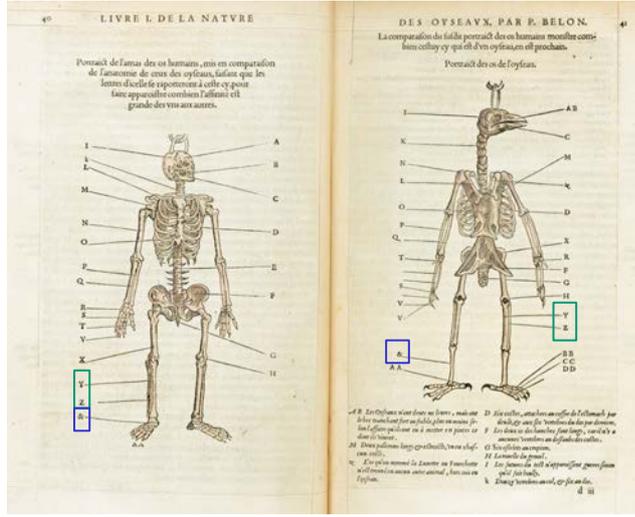
\*Naissance de l'anatomie comparée, suite à quelques planches dans *l'Histoire de la Nature des Oiseaux* (1555)

• *Histoire de la nature des oiseaux* (in French). Paris: Guillaume Cavellat. 1555.

30

# Homologie, homologie, homologie et homologie

1) 'Homologie classique' (structures issues de la même structure ancestrale)



Pierre Belon du Mans  
(1517-1564)  
Anatomie comparée

(André Vésale (1514-1564)  
Anatomie humaine

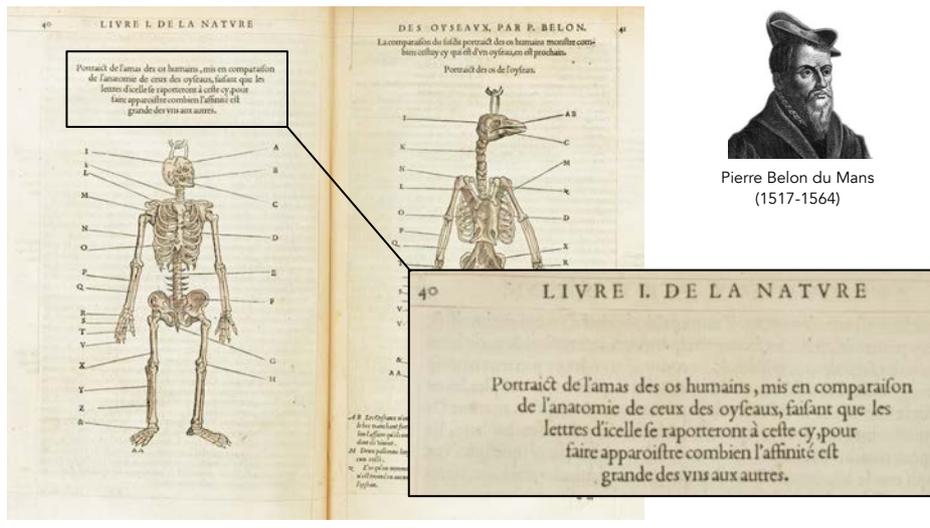
Tibia, péroné

Tarsométatarse  
(fusion du tarse -cheville- et  
du métatarse -pied- des  
mammifères)

31

# Homologie, homologie, homologie et homologie

1) 'Homologie classique' (structures issues de la même structure ancestrale)



Pierre Belon du Mans  
(1517-1564)

32

## Homologie, homologie, homologie et homologie

1) '*Homologie classique*' (structures issues de la même structure ancestrale)

Définition de structures/organes 'homologues' (1843):

'Le même organe chez des animaux différents, sous toutes formes de varités et de fonctions.' (trad. DD).

En 1848, développement du concept d'archétype', qui en lui-même contient le notion d'homologie (mais approche téléonomique, explication théologique..)

Dans une conférence en 1849, publiée la même année sous le titre: '*On the Nature of Limbs*' (Sur la nature des membres, trad. DD), il propose clairement que les nageoires de plusieurs groupes de poissons sont 'homologues' aux membres chirodiens des vertébrés, en comparant les différentes pièces osseuses (tel Pierre Belon avec les oiseaux).



Richard Owen  
(1804-1892)

Zoologiste anglais et l'un des grands spécialistes de l'anatomie comparée et de la paléontologie du 19ème siècle (figure controversée...plagiarisme)

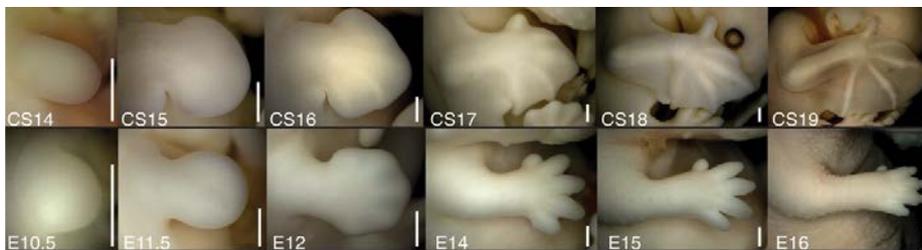
33

## Un même plan de base pour les membres également

L'archétype du membre chirodien est particulièrement visible et compréhensible lorsque l'on considère les développement respectifs.

Initialement, tous les embryons mammifères ont une palmature sur leurs membres précoces, maintenue seulement chez la chauve-souris.

*Chauve-souris*



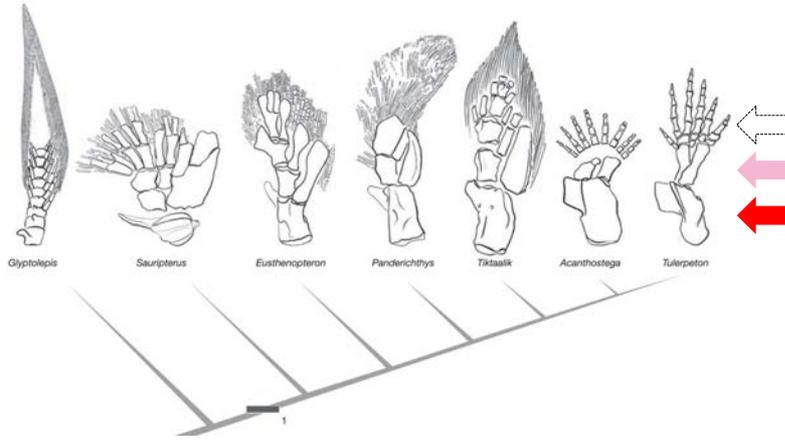
Souris

Membres antérieurs

Cretokos et al. and Behringer 2008. *Genes & Dev.*

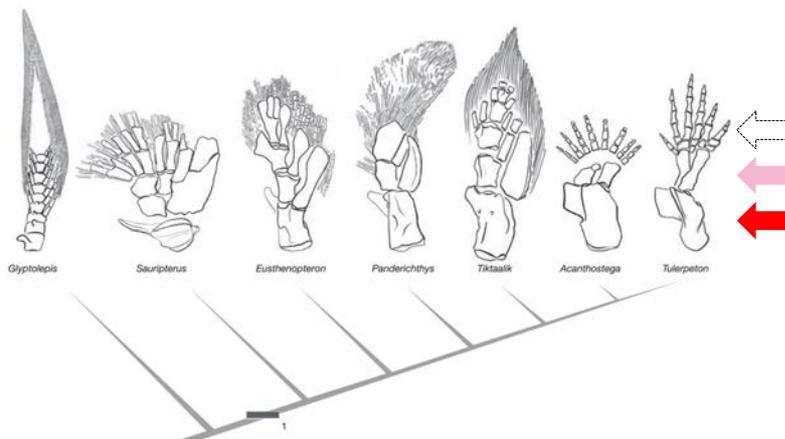
34

## Homologie



35

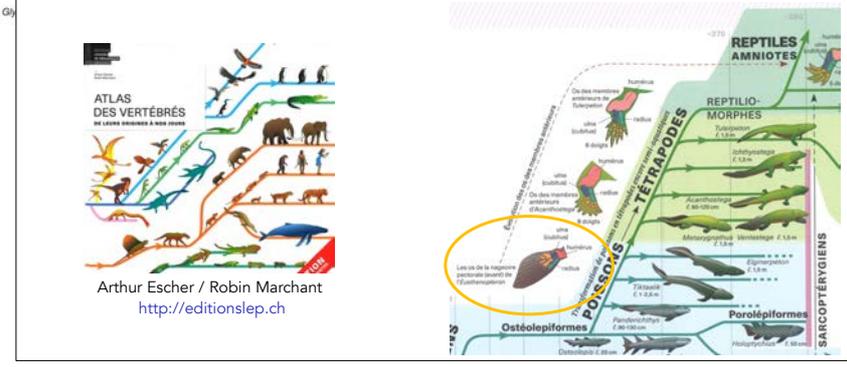
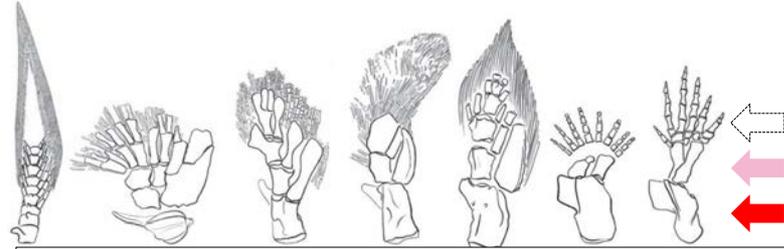
## Homologie



Wrists, ankles and digits distinguish tetrapod limbs from fins, but direct evidence on the origin of these features has been unavailable. Here we describe the pectoral appendage of a member of the sister group of tetrapods, *Tiktaalik roseae*, which is morphologically and functionally transitional between a fin and a limb. The expanded array of distal endochondral bones and synovial joints in the fin of *Tiktaalik* is similar to the distal limb pattern of basal tetrapods. The fin of *Tiktaalik* was capable of a range of postures, including a limb-like substrate-supported stance in which the shoulder and elbow were flexed and the distal skeleton extended. The origin of limbs probably involved the elaboration and proliferation of features already present in the fins of fish such as *Tiktaalik*.

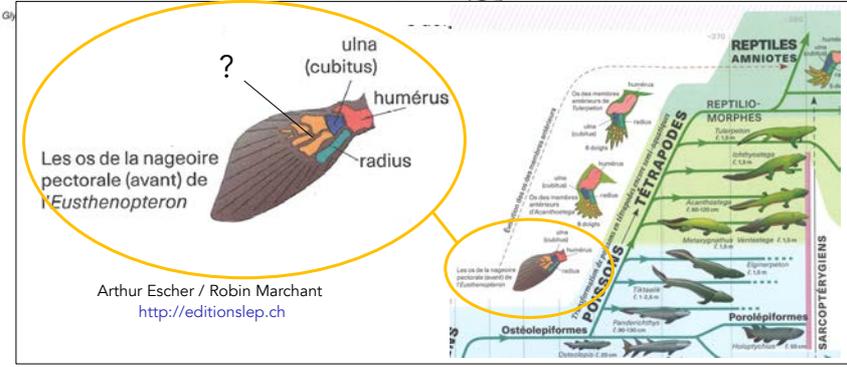
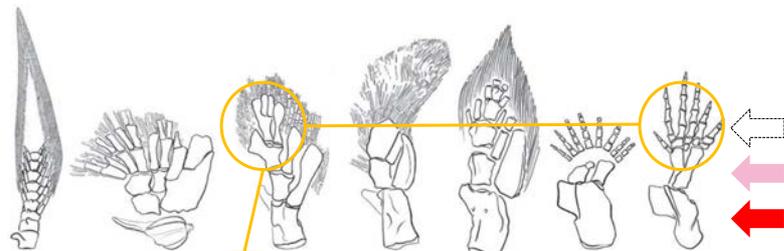
36

# Homologie



37

# Homologie



38