C. R. Palevol xxx (2019) xxx–xxx

Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com

Analyse d'ouvrages/Book review

Cœlacanthe : un poisson énigmatique, L. Cavin. Le Cavalier Bleu, Paris (2018). 176 pp., 20 €

1. Version française

Cet ouvrage de Lionel Cavin, conservateur au Muséum d'histoire naturelle de Genève et spécialiste des ostéichthyens mésozoïques, raconte la fascinante histoire évolutive du cœlacanthe (*Latimeria*), tout en traçant un historique des principaux travaux sur cet énigmatique sarcoptérygien. Il comporte une préface, neuf chapitres, une conclusion et trois annexes. Les illustrations, constituées de photos et de dessins en noir et blanc, sont relativement peu nombreuses mais pertinentes. La courte préface de Gaël Clément, professeur au Muséum national d'histoire naturelle de Paris, attire l'attention sur les menaces (anthropiques) qui planent sur le cœlacanthe, qui sont développées dans un des chapitres.

Le premier chapitre est intitulé « La découverte de *Latimeria* (1938–1952) ». On y rencontre des personnages pittoresques, comme Marjorie Eileen Doris Courtenay-Latimer, infirmière de formation, qui devint la première conservatrice du musée d'East London (Afrique du Sud) à 24 ans et d'après laquelle *Latimeria* est nommé. Le premier spécimen ayant été pêché dans l'estuaire de la rivière Chalumna, on choisit donc l'épithète spécifique « *chalumnae* ». Courtenay-Latimer collecta donc le premier spécimen de cœlacanthe dans un bateau de pêche, le 22 décembre 1938, et se tourna vers James Leonard Brierley Smith pour faire identifier cet étrange animal. C'est donc Smith qui réalisa que ce spécimen était un actinistien actuel, alors qu'on croyait ce taxon éteint depuis le Crétacé (il y donc plus de 66 Ma). Cet homme chercha pendant des années d'autres spécimens de *Latimeria* avec « plus de passion qu'un chevalier de la Table Ronde » (p. 25), ce qui mena finalement à la découverte de la population vivant autour des Comores. Mais il était tellement intransigeant, y compris envers lui-même, qu'il se suicida à l'âge de 70 ans à cause des divers maux dont il souffrait, selon la note qu'il laissa à sa femme.

Le chapitre suivant, « Des fossiles de cœlacanthes (1838–1938) » retrace donc l'histoire évolutive des actinistiens. Les travaux du célèbre naturaliste suisse Louis Agassiz y sont évoqués, car il fut parmi les premiers à étudier les actinistiens fossiles (dont un du Permien, 265 Ma) et sa monographie *Recherche sur les poissons fossiles* fut le premier ouvrage dédié entièrement à la paléoichthyologie (Fig. 1). La biodiversité ancienne des actinistiens nous réserve quelques surprises. Ainsi, *Mawsonia*, qui vivait en Afrique méridionale au Crétacé inférieur, mesurait jusqu'à 6 m de long et habitait des eaux douces ou saumâtres, contrairement au cœlacanthe, qui est exclusivement marin. D'autres, tels *Chinlea* et *Diplurus*, datant du Trias, sont généralement interprétés comme strictement dulçaquicoles (p. 46), mais on peut se demander si ces interprétations sont bien étayées, car la salinité des paléoenvironnements aquatiques est très difficile à déterminer, quand la faune associée n'y est pas franchement marine (Laurin et Soler-Gijón, 2010 ; Schultze, 2009).

Le chapitre « Le cœlacanthe est français ! (1953–1980) » décrit les travaux des scientifiques français suite à la découverte de la population des Comores (Fig. 2), qui était alors un territoire français. Cette découverte déclencha un étrange épisode où se mêlent un nationalisme mal placé et une vaine tentative d'irrégularité nomenclaturale. En effet, Millot considérait à juste titre que le taxon *Malania anjouanae*, nom fondé sur la découverte du premier spécimen de cœlacanthe pêché près de l'île d'Anjouan, dans l'archipel des Comores, était un synonyme de *Latimeria chalumnae*, décrit sur la base du premier spécimen trouvé en Afrique du Sud. Mais Millot trouvait que l'épithète spécifique « *anjouanae* » était plus approprié, car il croyait que les cœlacanthes vivaient près des Comores et que le spécimen d'Afrique du Sud y avait été emporté par des courants (il se trompait sur ce point). Et le cœlacanthe porterait ainsi le nom d'une région française ! Mais les règles de nomenclature sont très claires ; quand deux noms s'appliquent au même taxon, c'est le plus ancien qui est retenu. Depuis la première tentative de créer un code de nomenclature (Strickland et al., 1842), c'est ainsi dans tous les codes linnéens (ex., Anonyme, 1999), et il en sera de même du PhyloCode (Cantino et de Queiroz, 2010), qui devrait entrer en vigueur en 2020. Le nom valide de ce taxon est donc toujours *Latimeria chalumnae*.

Le chapitre 4, « Qu'est-ce qu'un cœlacanthe ? », place cet animal dans son contexte évolutif et écologique. On y apprend que les dipneustes, comme le cœlacanthe, furent connus par des fossiles avant qu'on en découvre des spécimens bien vivants. C'est le médecin James Parkinson (1755–1824), d'après qui une fameuse maladie neurodégénérative a été nommée, qui décrivit le premier fossile

https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.08.001
1631-0683/

Pour citer cet article : M. Laurin, Analyse d'ouvrages/Book review. C. R. Palevol (2019), https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.08.001

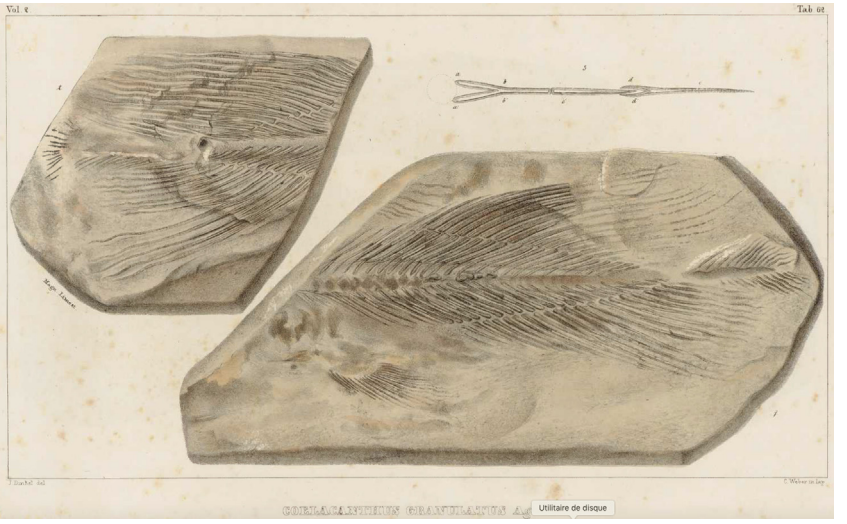

Fig. 1. Dessin du fossile permien de *Coelacanthus granulatus* figurant dans la monographie d'Agassiz (1833–1843). Ce fut le tout premier actinistien (actuel ou éteint) décrit.
Fig. 1. Drawing of the Permian fossil of *Coelacanthus granulatus* that appeared in Agassiz' (1833–1843) monograph. This was the very first (extant or extinct) actinistian described.

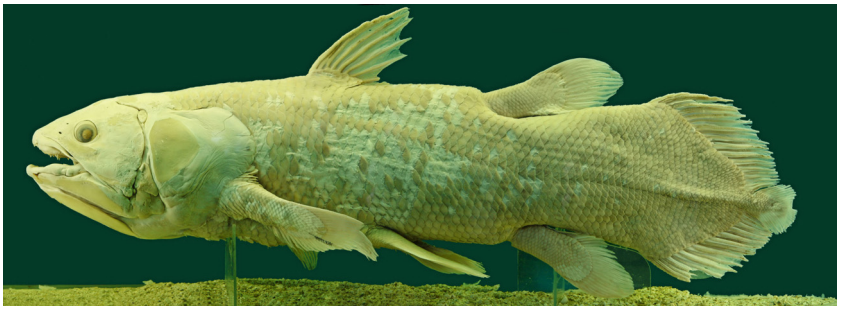

Fig. 2. Spécimen de *Latimeria chalumnae* conservé au musée d'histoire naturelle de Vienne (Autriche). Il fut capturé le 18 octobre 1974 dans l'archipel des Comores ; il a perdu la plus grande partie de sa couleur naturelle, qui devrait être bien plus foncée. Photo : Alberto Fernandez Fernandez – CC BY-SA 3.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2550966.
Fig. 2. Specimen of *Latimeria chalumnae* preserved in the Natural History Museum of Vienna (Austria). This specimen was caught on 18 October 1974 in the Comoro archipelago; it has lost most of its natural color, which should be much darker. Picture by Alberto Fernandez – Own work, CC BY-SA 3.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2550966.

de dipneuste (p. 68). Les dipneustes actuels vivent en eau douce (p. 65), mais on peut ajouter que les premiers dipneustes (Dévonien inférieur) étaient tous marins (Janvier, 1996 : 210–211). L'auteur explique comment on sait que les dipneustes sont plus étroitement apparentés aux tétrapodes qu'au cœlacanthe, et que le poumon « est probablement apparu il y a très longtemps, avant que les deux lignées de poissons osseux (sarcoptérygiens et actinoptérygiens) ne se séparent » (p. 70), ce qui est fort logique. Mais il s'aventure un peu en concluant qu'« Ainsi, la capacité à respirer l'oxygène de l'air est peut-être une particularité primitive pour tous les poissons. » Peut-être l'auteur accepte-t-il l'idée de Denison (1941) que le placoderme *Bothriolepis* possédait un poumon, qui pourrait alors être interprété comme une synapomorphie de l'ensemble des gnathostomes. Janvier et al. (2007) décrivirent bien une structure paire qui pourrait être une structure respiratoire, mais pas forcément un poumon, et Goujet (2011) souleva divers doutes sur les interprétations de Denison (1941) (mais pas sur celles de Janvier et al., 2007). En l'absence d'indications de poumons chez d'autres placodermes, acanthodiens et chondrichthyens, il semble préférable de conclure que le poumon est une synapomorphie des ostéichthyens. Rien ne permet donc de supposer que les chondrichtyens (requins, raies et chimères), dont on a récemment établi l'origine au sein des acanthodiens (Maisey et al., 2017), aient jamais eu de poumon (Janvier, 1996). En revanche, la présence du poumon chez les premiers ostéichthyens facilita sans doute grandement le passage à la vie terrestre chez les stégocéphales (Laurin, 2010).

On apprend ensuite (pp. 70–71) que le cœlacanthe a un taux métabolique très bas, environ 100 fois plus faible que celui des actinoptérygiens les plus actifs. Le livre ne mentionne pas que le génome du cœlacanthe n'est pas exceptionnellement grand (Makapedua et al., 2011), contrairement à celui des dipneustes, qui est le plus grand parmi les sarcoptérygiens (Organ et al., 2016 : fig. 2). Cela est étrange, car diverses études suggèrent que le taux

Pour citer cet article : M. Laurin, Analyse d'ouvrages/Book review. C. R. Palevol (2019), https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.08.001

métabolique est inversement proportionnel à la taille du génome (Maciak et al., 2011 ; Waltari et Edwards, 2002). L'explication du métabolisme très lent du cœlacanthe doit donc se trouver ailleurs.

Le cerveau de *Latimeria* rapetisse (en taille relative, pas absolue) pendant sa croissance, pour n'occuper que 1,5 % de la boîte crânienne chez l'adulte ! L'articulation intracrânienne mobile, qui permet à la portion antérieure (ethmoïdienne) du crâne de bouger par rapport à la portion postérieure (otico-occipitale), était présente chez les premiers sarcoptérygiens (Janvier, 1996), mais elle ne persiste aujourd'hui que chez le cœlacanthe. On a longtemps spéculé sur sa fonction (p. 73), mais des dissections et modélisations de la tête de l'animal suggèrent qu'elle permet d'augmenter la force de la morsure (Dutel et al., 2015). Les capacités électro-sensorielles du cœlacanthe (pp. 76–77) peuvent surprendre, mais en fait, elles existaient peut-être chez les premiers vertébrés (Thomson, 1977) et elles persistent chez les chondrichthyens. Elles furent perdues chez la plupart des ostéichthyens, mais elles réapparurent à l'occasion, comme chez l'ornithorynque (Proske et Gregory, 2003), parmi les mammifères. La reproduction ovovivipare du cœlacanthe est ensuite évoquée. Certains actinistiens avaient déjà développé ce mode de reproduction au Trias moyen (Wen et al., 2013), mais leurs prédécesseurs du Carbonifère (ou au moins *Rhabdoderma*) semblent avoir été ovipares (Schultze, 1985).

Le chapitre « Nouvelles populations, nouvelle espèce et biogéographie » décrit la découverte, en 1997, d'une population de cœlacanthes vivant autour de l'Indonéeis, à environ 10 000 km de ceux précédemment connus. On la jugea suffisamment distincte (au niveau moléculaire et morphométrique) pour ériger une nouvelle espèce, *Latimeria menadoensis* (Pouyaud et al., 1999), même si l'étude qui avait annoncé la découverte de cette population suggérait plutôt (et provisoirement) qu'il s'agissait de *L. chalumnae* (Erdmann et al., 1998). Il faut dire que les catégories linnéennes sont de toutes façons artificielles, même celle de l'espèce (Ereshefsky, 2002), et que pas moins de 146 concepts d'espèce ont été répertoriés (Lherminier et Solignac, 2005). L'essentiel est donc plutôt de comprendre la biodiversité, sans trop s'attacher aux noms. Plus surprenante est la présence de deux populations génétiquement distinctes (mais sympatriques) aux Comores (p. 88 ; Lampert et al., 2012).

Les études moléculaires trouvent des distances moléculaires de 3 à 5 % environ entre les deux espèces nominales, mais les estimations du temps de divergence entre *L. chalumnae* et *L. menadoensis* (Inoue et al., 2005) vont d'environ 1,3 Ma à 30 ou même 40 Ma (p. 95) ! Ceci n'est que très modérément surprenant, car les taux d'évolution sont assez variables ; alors, pour obtenir des dates fiables, il faut avoir de nombreuses contraintes de calibration réparties un peu partout dans l'arbre (Britton, 2005). Ce n'est pas le cas dans ces études, entre autres parce que la lignée qui mena au dernier ancêtre commun des deux espèces nominales actuelles de cœlacanthes s'est différenciée dès le Dévonien inférieur, il y a plus de 400 Ma ; ainsi, Inoue et al. (2005 : tableau 1) n'utilisèrent aucune contrainte de datation au sein des sarcoptérygiens. Il est possible que les dates obtenues par Inoue et al. (2005) soient trop élevées, car ils utilisèrent,

Fig. 3. L'actinistien *Foreyia maxhuhni* (Trias moyen, Suisse). Reconstitution par Alain Bénéteau, in: Lionel Cavin, Bastien Mennecart, Christian Obrist, Loïc Costeur & Heinz Furrer (2017). « Heterochronic evolution explains novel body shape in a Triassic coelacanth from Switzerland », Scientific Reports 7(1), CC BY 4.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=66121088.
Fig. 3. The actinistian *Foreyia maxhuhni* (Middle Triassic, Switzerland). Reconstruction by Alain Bénéteau, in: Lionel Cavin, Bastien Mennecart, Christian Obrist, Loïc Costeur & Heinz Furrer (2017). "Heterochronic evolution explains novel body shape in a Triassic coelacanth from Switzerland," Scientific Reports 7(1), CC BY 4.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=66121088.

pour les analyses principales, seulement deux contraintes d'âge maximal, mais douze contraintes d'âge minimal, un problème très fréquent en datation moléculaire. Or, les contraintes d'âge maximal sont très importantes pour obtenir des âges fiables (Marjanović et Laurin, 2007 ; Warnock et al., 2015), mais elles sont très difficiles à obtenir (Laurin, 2012 ; Marshall, 1994, 2008). De plus, certaines contraintes utilisées semblent trop anciennes par comparaison avec le registre fossile, comme une divergence entre chondrichthyens et ostéichthyens vers le début du Cambrien (528 Ma), ou une entre sarco- et actinoptérygiens dans l'Ordovicien supérieur (450 Ma), qui sont en fait des âges moléculaires (Hedges et Kumar, 2003). Ainsi, on doit pour l'instant conclure que l'âge de divergence entre les deux espèces nominales de cœlacanthes est très difficile à déterminer.

Le chapitre suivant traite de « Faux témoignages et faux documents », qui relate des épisodes peu glorieux pour les acteurs de ces travaux et qu'il n'y a pas lieu de développer ici. Le chapitre « "Fossiles vivants" et fossiles aberrants » décrit comment les actinistiens ont évolué lentement et méritent donc leur appellation de « fossiles vivants », une expression inventée par Darwin (p. 122). Il y a cependant eu des exceptions, car quelques actinistiens anciens différaient assez fortement des autres, tels *Foreyia maxhuhni* du Trias moyen de Suisse (Fig. 3), au crâne si étrange qu'il rappelle davantage un téléostéen spécialisé à manger des coraux qu'un cœlacanthe (Cavin et al., 2017). La discussion sur les taux d'évolution, très variables selon les groupes, est intéressante, mais l'auteur est peut-être optimiste quand il qualifie de « lois » certaines généralisations sur des

Pour citer cet article : M. Laurin, Analyse d'ouvrages/Book review. C. R. Palevol (2019), https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.08.001

tendances évolutives, qui connaissent maintes exceptions, et ne méritent donc pas ce nom. Ainsi, il n'y a pas de loi sur l'accroissement corporel, que l'auteur appelle (p. 133) « loi de Cope », car de nombreuses exceptions existent, et d'ailleurs Polly (dans Polly et Alroy, 1998) a démontré que Cope n'a pas énoncé de règle sur l'accroissement corporel. On doit plutôt créditer Depéret (1907) d'avoir remarqué que l'accroissement de la taille corporelle est très fréquent et il vaut mieux parler de la « règle de Depéret » (Bokma et al., 2016).

On se demande ensuite s'il faut « Rendre visite aux cœlacanthes ou les inviter chez nous ? » Les premières observations du cœlacanthe dans son milieu nous apprirent qu'il n'utilisait pas ses nageoires charnues pour marcher sur le fond océanique, contrairement à ce qu'on pensait auparavant. De toutes façons, on ne pense plus que les nageoires charnues des tétrapodomorphes dévoniens servaient à marcher (Laurin et al., 2007) ; il faut donc imaginer d'autres pressions sélectives pour comprendre l'origine de ce type de nageoires. Le cœlacanthe utilise ses nageoires pour nager lentement (conformément à son métabolisme très lent) à grande profondeur (plus de 150 m). Le chapitre conclut par une discussion sur les tentatives de capturer des cœlacanthes vivants, dont on se demande si les motivations sont scientifiques ou commerciales. L'auteur suggère qu'on devrait se contenter de développer un aquarium spécialisé capable d'accueillir un cœlacanthe qui aurait été pêché accidentellement pour le soigner et le réintroduire dans la nature. Ceci semble être une bonne suggestion, vu le statut précaire de cet animal.

Ces considérations mènent logiquement au chapitre intitulé « Quel avenir pour les cœlacanthes ? ». Il est alarmant d'apprendre que des forages pétroliers profonds ont lieu au large de la côte sud-africaine, pas très loin de la baie de Sodwana, où vit le cœlacanthe. Si une fuite survenait, on imagine aisément l'effet dévastateur que cela pourrait avoir sur les populations de cœlacanthes. De plus, les quelques populations connues semblent ne comporter que peu d'individus, probablement moins de 300 pour celle des Comores (p. 161). Il n'est donc pas surprenant que dans la liste de l'IUCN, *Latimeria chalumnae* soit classé « en danger critique d'extinction ».

La conclusion nous apprend que les effets anthropiques néfastes s'étendent jusqu'aux profondeurs où vivent le cœlacanthe, puisqu'un individu amaigri de *Latimeria menadoensis* récemment pêché en Indonésie souffrait d'une occlusion intestinale causée par un sac de chips ! Et comme le souligne l'auteur, la perte en biodiversité que représenterait l'extinction du cœlacanthe serait autrement plus grave (même si moins visible pour nous) que celle de l'ours polaire, car la lignée évolutive du cœlacanthe s'est détachée des autres il y a environ 420 Ma, alors que celle de l'ours polaire date d'à peine 50 000 ans. La branche du cœlacanthe est donc environ 8 milliards de fois plus ancienne que celle de l'ours polaire ! Ce fait n'est pas anecdotique ; la meilleure mesure de biodiversité, de plus en plus utilisée en biologie de la conservation, utilise précisément ces longueurs de branches (Faith, 1992). On ne peut qu'espérer que les initiatives de création de réserves marines pour le cœlacanthe évoquées par l'auteur (p. 161) voient le jour, ou le cœlacanthe risque bien d'être une des nombreuses prochaines victimes de la sixième extinction massive (Ceballos et al., 2017).

Ce livre couvre donc, dans un style très accessible et agréable, une grande diversité de sujets scientifiques intéressants. Il se lit presque comme un roman, mais cela ne l'empêche pas de nous transmettre une profusion d'informations sur le cœlacanthe, les actinistiens, les sarcoptérygiens, ainsi que sur la communauté des scientifiques qui les étudient. Il intéressera donc les passionnés de biologie marine, de conservation de la nature, ou de l'histoire de la zoologie. Les plus enthousiastes regretteront peut-être la bibliographie limitée à des ouvrages de vulgarisation, mais les références citées ici comblent cette petite lacune.

2. English version

This book by Lionel Cavin, a Curator in the Natural History Museum of Geneva and a specialist of Mesozoic osteichthyans, tells the fascinating evolutionary history of the coelacanth (*Latimeria*) through the main scientific works on this enigmatic sarcopterygian. It includes a preface, nine main chapters, a conclusion, and three appendices. The figures, composed of black-and-white pictures and drawings, are relevant, although not numerous. The short preface by Gaël Clément, Professor at the National Museum of Natural History, Paris, draws attention to the anthropic threats facing the coelacanth, which are detailed in one of the chapters.

The first chapter is entitled "The discovery of *Latimeria* (1938–1952)" (all translations into English are mine). It presents colorful characters, such as Marjorie Eileen Doris Courtenay-Latimer, nurse by training, who became the first curator of the Museum of East London (South Africa) when she was barely 24 and after whom *Latimeria* was named. The first specimen was caught in the Chalumna River, hence the specific epithet "*chalumnae*". Courtenay-Latimer collected the first coelacanth specimen in a fishing boat on 22 December 1938 and asked James Leonard Brierley Smith to identify that strange animal. Smith realized that the specimen was an extant actinistian, a group that was thought to be extinct since the Cretaceous (more than 66 Ma). Smith searched for more specimens of *Latimeria* with "more passion than a knight of the Round Table" (p. 25), and finally discovered the population that lives around the Comoro islands. But he was so uncompromising, including with himself, that he committed suicide when aged 70 because of various ailments that affected him, according to a note that he left to his wife.

The next chapter "Coelacanth fossils (1838–1938)" traces the evolutionary history of actinistians. The works of the famous Swiss naturalist Louis Agassiz are evoked because he was among the first to study actinistian fossils (including one from the Permian, 265 Ma) and his monograph *Research on fossil fishes* was the first work dedicated entirely to paleoichthyology (Fig. 1). The paleobiodiversity of actinistians yields surprises. Thus, *Mawsonia*, which lived in southern Africa in the Early Cretaceous, measured up to 6 m in length and inhabited fresh or brackish water, contrary to the coelacanth, which is strictly marine. Others, such as *Chinlea* and *Diplurus*, from the Triassic, are generally interpreted as freshwater forms (p. 46), but we

Pour citer cet article : M. Laurin, Analyse d'ouvrages/Book review. C. R. Palevol (2019), https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.08.001

may wonder if these interpretations are all well supported, because the salinity of aquatic paleoenvironments is very difficult to assess, when the associated fauna is not strictly marine (Laurin and Soler-Gijón, 2010; Schultze, 2009).

The chapter "The coelacanth is French ! (1953–1980)" describes the works by French scientists that were published in the wake of the discovery of the population around the Comoro archipelago (Fig. 2), which was then a French territory. That event triggered a strange episode featuring misplaced nationalism and a futile attempt at a nomenclatural irregularity. Indeed, Millot considered correctly that taxon *Malania anjouanae*, based on the first coelacanth fished near the island of Anjouan (in the Comoro archipelago), was a synonym of *Latimeria chalumnae*, a taxon based on the first specimen found in South Africa. However, Millot thought that the specific epithet "*anjouanae*" was more appropriate because he hypothesized that the coelacanths lived around the Comoro islands and that the specimen found in South Africa had been carried there by currents (which is probably incorrect). The coelacanth would thus bear the name of a French region ! But the nomenclatural rules are very clear on this point: when two names apply to the same taxon, the oldest one has priority. This rule was proposed in the first attempt at creating a nomenclatural code (Strickland et al., 1842), it is enforced in all the Linnaean codes (e.g., Anonymous, 1999), and the PhyloCode (Cantino and de Queiroz, 2010), which should take effect in 2020, does not differ in this respect. The valid name of this taxon thus remains *Latimeria chalumnae*.

Chapter 4, entitled "What is a coelacanth?", places this animal in its evolutionary and ecological context. We read that dipnoans (lungfishes), like the coelacanth, were known from the fossil record before live specimens were discovered. The physician James Parkinson (1755–1824), after which a well-known neurodegenerative disease is named, was the first to describe a dipnoan fossil (p. 68). Extant dipnoans live in freshwater (p. 65), but the author could have mentioned that the first ones were all marine (Janvier, 1996: 210–211). The author explains how we know that dipnoans are more closely related to tetrapods than to the coelacanth, and that the lung "probably appeared long ago, before both lineages of bony fishes (sarcopterygians and actinopterygians) diverged" (p. 70), which is logical. But he speculates a bit when concluding that "Thus, the capacity to breath atmospheric oxygen may be a primitive feature of all fishes." Perhaps he accepted the idea proposed by Denison (1941) that the placoderm *Bothriolepis* possessed a lung, which could then be interpreted as a gnathostome synapomorphy. Janvier et al. (2007) described a paired structure that may well be a respiratory organ, but not necessarily a lung, and Goujet (2011) raised doubts about Denison's (1941) interpretations (though not those of Janvier et al., 2007). In the absence of traces of lungs in other placoderms, acanthodians and chondrichthyans, it seems preferable to conclude that the lung is an osteichthyan synapomorphy. Nothing suggests that chondrichthyans (sharks, rays and chimaeras), whose origin among acanthodians was recently demonstrated (Maisey et al., 2017), ever had lungs (Janvier, 1996). However, the presence of the lung in the first osteichthyans must have facilitated the move onto land among stegocephalians (Laurin, 2010).

We then read (pp. 70–71) that the coelacanth has a very low metabolic rate, about 100 times lower than in the most active actinopterygians. The book does not mention the strange fact that the coelacanth's genome is not exceptionally large (Makapedua et al., 2011), contrary to that of the dipnoans, which have the largest genomes among sarcopterygians (Organ et al., 2016: fig. 2). This is strange because various studies suggest that the metabolic rate is inversely proportional to the size of the genome (Maciak et al., 2011; Waltari and Edwards, 2002). The explanation for the coelacanth's very slow metabolism must thus be sought elsewhere.

Latimeria's brain shrinks (in relative, though not absolute size) during ontogeny, and that it barely fills 1.5 % of the braincase in the adult ! The mobile intracranial articulation, which allows movement between the anterior (ethmoid) and the posterior (otico-occipital) portions, was present in the first sarcopterygians (Janvier, 1996), but today it persists only in the coelacanth. We long speculated about its function (p. 73), but dissections and modeling of the coelacanth head suggest that it allows for a stronger bite (Dutel et al., 2015). The electro-sensory capabilities of the coelacanth may surprise (pp. 76–77), but in fact, they may have existed in the first vertebrates (Thomson, 1977) and they persist among extant chondrichthyans. They were lost in most osteichthyans, but they reappeared in some taxa, such as in the platypus (Proske and Gregory, 2003), among mammals. The ovoviviparous reproduction of the coelacanth is then evoked. Some actinistians had already developed this reproductive mode in the Middle Triassic (Wen et al., 2013), but their Carboniferous predecessors appear to have been oviparous (Schultze, 1985).

The chapter "New populations, new species and biogeography" describes the discovery, in 1997, of a population of coelacanths around Indonesia, about 10,000 km away from previously known populations. It has been deemed sufficiently distinct (both genetically and morphologically) to erect a new species for it, *Latimeria menadoensis* (Pouyaud et al., 1999), and despite the fact that the study that announced its discovery suggested (provisionally) that it belonged to *L. chalumnae* (Erdmann et al., 1998). It must be admitted that the Linnaean categories, even the species, are artificial (Ereshefsky, 2002) and that no less than 146 species concepts have been used (Lherminier and Solignac, 2005). Thus, understanding biodiversity is what matters, and no undue importance should be attributed to the names. More surprising is the presence of two genetically distinct, sympatric populations in Comoro (p. 88; Lampert et al., 2012).

Molecular studies have found distances of approximately 3 to 5 % between the sequences of both nominal species, but the estimates of divergence times between *L. chalumnae* and *L. menadoensis* (Inoue et al., 2005) range from about 1.3 Ma to 30 Ma, or even 40 Ma (p. 95) ! This is only moderately surprising because evolutionary rates are fairly variable, so to obtain reliable molecular ages, numerous calibration constraints must be available and scattered in the various parts of the tree (Britton, 2005). This is not the case here, among other reasons because the lineage that led

Pour citer cet article : M. Laurin, Analyse d'ouvrages/Book review. C. R. Palevol (2019), https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.08.001

to the last common ancestor of both extant nominal species originated in the Early Devonian, more than 400 Ma; thus, Inoue et al. (2005: table 1) used no constraint among sarcopterygians. The ages obtained by Inoue et al. (2005) may be too old because they used, in their main analyses, only two maximal age constraints, but twelve minimal age constraints, a frequent problem in molecular dating. Indeed, it has been shown that maximal age constraints are important to obtain reliable ages (Marjanović and Laurin, 2007; Warnock et al., 2015), but they are very difficult to secure (Laurin, 2012; Marshall, 1994, 2008). Some of the constraints used seem too old, considering the fossil record, such as a divergence between chondrichthyans and osteichthyans early in the Cambrian (528 Ma), or one between sarco- and actinopterygians in the Late Ordovician (450 Ma), which are in fact molecular ages (Hedges and Kumar, 2003). Thus, we must provisionally conclude that estimating the divergence time between both nominal species of coelacanths is very difficult.

The next chapter deals with "False witnesses and false documents", and relates petty episodes in the study of the coelacanth and need not be detailed here. The chapter "'Living fossils' and strange fossils" describes how actinistians evolved slowly and deserve the designation of "living fossils", an expression invented by Darwin (p. 122). However, there have been exceptions, with a few strange, very different actinistians. An example is *Foreyia maxhuhni* from the Middle Triassic of Switzerland (Fig. 3); its strange skull is more reminiscent of a coral-eating teleost than of a coelacanth (Cavin et al., 2017). The discussion about evolutionary rates (which vary widely between taxa) is interesting, but the author may be overly optimistic when he calls "laws" some generalizations about evolutionary trends. Indeed, many exceptions are known, so these are not genuine laws. Thus, we know many counter-examples to the tendency to increase body size through evolutionary time, which the author calls (p. 133) "Cope's law". By the way, Polly (in Polly and Alroy, 1998) demonstrated that Cope never argued for the presence of a pervasive trend towards body size increase. We must instead credit Depéret (1907) to have noticed that such increases are very frequent and it is thus more appropriate to call this phenomenon "Depéret's rule" (Bokma et al., 2016).

We then wonder if we should "Visit the coelacanths or invite them?" We learned from the first observations of the coelacanth in its habitat that it does not use its fleshy fins to walk on the ocean bottom, contrary to what was previously thought. In any case, we no longer think that the fleshy fins of Devonian tetrapodomorphs were used to walk (Laurin et al., 2007); we must thus imagine other selective constraints to understand the origin of this type of fin. The coelacanth uses its fins to swim slowly (as we could expect from its very slow metabolism) at great depth (over 150 m). The chapter concludes by a discussion of the attempts at capturing live coelacanths, and of their commercial or scientific motivations. The author suggests that we should only develop a specialized aquarium designed to shelter a coelacanth that might be accidentally captured to restore its health before reintroducing it into its habitat. This seems like a good suggestion, given the threats facing the survival of this taxon.

These considerations logically lead to the chapter entitled "What future for the coelacanths?" It is disturbing to learn that the deep sea is being drilled for petroleum off the South African coast, not far from the Sodwana bay, where the coelacanth lives. If oil leaked, we can easily imagine the devastating effect that this might have on the coelacanth populations. Furthermore, the few known populations seem to contain a relatively low number of individuals, probably fewer than 300 for the Comorian population (p. 161). It is thus not surprising that *Latimeria chalumnae* is classified as "critically endangered" on the IUCN list.

The conclusion explains that the negative anthropic effects extend to the depths where the coelacanth lives, as shown by the fact that an emaciated individual of *Latimeria menadoensis* recently caught in Indonesia suffered from an intestinal occlusion caused by a bag of potato chips ! As pointed out by the author, the loss of biodiversity that would result from the extinction of the coelacanth would be far greater (though less visible for us) than that of polar bears because the lineage of the coelacanth originated about 420 Ma ago, whereas that of the polar bear barely harks back to 50,000 years ago. Thus, the lineage of the coelacanth is about 8 billion times older than that of the polar bear ! This fact is not anecdotal; the best measure of biodiversity, which is increasingly used in conservation biology, precisely uses these branch lengths (Faith, 1992). We can only hope that the initiatives to create marine preserves for the coelacanth (p. 161) be successful, or the coelacanth risks being among the numerous next victims of the sixth mass extinction (Ceballos et al., 2017).

This book covers, in a very accessible and pleasant style, a great diversity of interesting scientific topics. It reads almost like a novel, but this does not preclude the book from transmitting a wealth of information on the coelacanth, actinistians, sarcopterygians, and the scientific community that studies them. Its potential readership includes all those interested in marine biology, conservation biology, or the history of biology. The most advanced readers may regret the fact that the bibliography is limited to popular books, but the references cited here should alleviate this small problem.

Références

Agassiz, J.L.R., 1833–1843. Recherches sur les Poissons Fossiles, Tome 2. Contenant l'Histoire de l'Ordre des Ganoïdes. Imprimerie Petitpierre, Neuchâtel.

Anonymous, 1999. International Code of Zoological Nomenclature, Fourth ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.

Bokma, F., Godinot, M., Maridet, O., Ladevèze, S., Costeur, L.C., Solé, F.A., Gheerbrant, E., Peigné, S.P., Jacques, F., Laurin, M., 2016. Testing for Depéret's rule (body size increase) in mammals using combined extinct and extant data. Syst. Biol. 65, 98–108.

Britton, T., 2005. Estimating divergence times in phylogenetic trees without a molecular clock. Syst. Biol. 54, 500–507.

Cantino, P.D., de Queiroz, K., 2010. PhyloCode: A Phylogenetic Code of Biological Nomenclature. Version 4c. https://www.ohio.edu/phylocode/.

Cavin, L., Mennecart, B., Obrist, C., Costeur, L., Furrer, H., 2017. Heterochronic evolution explains novel body shape in a Triassic coelacanth from Switzerland. Sci. Rep. 7, 13695.

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. Proc. Natl. Acad. Sci. U S A 114, E6089–E6096.

Denison, R.H., 1941. The soft anatomy of *Bothriolepis*. J. Paleontol. 15, 553–561.

Pour citer cet article : M. Laurin, Analyse d'ouvrages/Book review. C. R. Palevol (2019), https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.08.001

Depéret, C., 1907. Les Transformations du Monde Animal. Flammarion, Paris.
Dutel, H., Herbin, M., Clément, G., Herrel, A., 2015. Bite force in the extant coelacanth *Latimeria*: the role of the intracranial joint and the basicranial muscle. Curr. Biol. 25, 1228–1233.
Erdmann, M.V., Caldwell, R.L., Moosa, M.K., 1998. Indonesian 'king of the sea' discovered. Nature 395, 335.
Ereshefsky, M., 2002. Linnaean ranks: vestiges of a bygone era. Phil. Sci. 69, S305–S315.
Faith, D.P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. Biol. Conserv. 62, 1–10.
Goujet, D., 2011. "Lungs" in Placoderms, a persistent palaeobiological myth related to environmental preconceived interpretations. C. R. Palevol 11, 323–329.
Hedges, B.S., Kumar, S., 2003. Genomic clocks and evolutionary timescales. TIG 19, 200–206.
Inoue, J.G., Miya, M., Venkatesh, B., Nishida, M., 2005. The mitochondrial genome of Indonesian coelacanth *Latimeria menadoensis* (Sarcopterygii: Coelacanthiformes) and divergence time estimation between the two coelacanths. Gene 349, 227–235.
Janvier, P., 1996. Early Vertebrates. Oxford University Press, Oxford, UK.
Janvier, P., Desbiens, S., Willett, J.A., 2007. New evidence for the controversial "lungs"of the Late Devonian antiarch *Bothriolepsis canadensis* (Whiteaves, 1880) (Placodermi: Antiarcha). J. Vert. Paleontol. 27, 699–708.
Lampert, K.P., Fricke, H., Hissmann, K., Schauer, J., Blassmann, K., Ngatunga, B.P., Schartl, M., 2012. Population divergence in East African coelacanths. Curr. Biol. 22, R439–R440.
Laurin, M., 2010. How Vertebrates Left the Water. University of California Press, Berkeley, CA, USA.
Laurin, M., 2012. Recent progress in paleontological methods for dating the Tree of Life. Front. Gen. 3 (130), 1–16.
Laurin, M., Soler-Gijón, R., 2010. Osmotic tolerance and habitat of early stegocephalians: indirect evidence from parsimony, taphonomy, paleobiogeography, physiology and morphology. In: Vecoli, M., Clément, G. (Eds.), The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere–Geosphere Interface. The Geological Society of London, London, pp. 151–179.
Laurin, M., Meunier, F.J., Germain, D., Lemoine, M., 2007. A microanatomical and histological study of the paired fin skeleton of the Devonian sarcopterygian *Eusthenopteron foordi*. J. Paleontol. 81, 143–153.
Lherminier, P., Solignac, M., 2005. De l'espèce. Syllepse, Paris.
Maciak, S., Janko, K., Kotusz, J., Choleva, L., Boroń, A., Juchno, D., Kujawa, R., Kozłowski, J., Konarzewski, M., 2011. Standard metabolic rate (SMR) is inversely related to erythrocyte and genome size in allopolyploid fish of the *Cobitis taenia* hybrid complex. Funct. Ecol. 25, 1072–1078.
Maisey, J.G., Miller, R., Pradel, A., Denton, J.S., Bronson, A., Janvier, P., 2017. Pectoral morphology in Doliodus: bridging the 'acanthodian'-chondrichthyan divide. Am. Mus. Novit. 3875, 1–15.
Makapedua, D.M., Barucca, M., Forconi, M., Antonucci, N., Bizzaro, D., Amici, A., Carradori, M.R., Olmo, E., Canapa, A., 2011. Genome size, GC percentage and 5mC level in the Indonesian coelacanth *Latimeria menadoensis*. Mar. Genomics 4, 167–172.
Marjanović, D., Laurin, M., 2007. Fossils, molecules, divergence times, and the origin of lissamphibians. Syst. Biol. 56, 369–388.
Marshall, C.R., 1994. Confidence intervals on stratigraphic ranges: partial relaxation of the assumption of randomly distributed fossil horizons. Paleobiology 20, 459–469.
Marshall, C.R., 2008. A simple method for bracketing absolute divergence times on molecular phylogenies using multiple fossil calibration points. Am. Nat. 171, 726–742.
Organ, C., Struble, M., Canoville, A., Buffrénil, V.de., Laurin, M., 2016. Macroevolution of genome size in sarcopterygians during the water–land transition. C. R. Palevol 15, 67–75.
Polly, P.D., Alroy, J., 1998. Cope's rule. Science 282, 50–51.
Pouyaud, L., Wirjoatmodjo, S., Rachmatika, I., Tjakrawidjaja, A., Hadiaty, R., Hadie, W., 1999. Une nouvelle espèce de cœlacanthe. Preuves génétiques et morphologiques. C.R. Acad. Sci. Paris Ser. III3 22, 261–267.
Proske, U., Gregory, E., 2003. Electrolocation in the platypus – some speculation. Comp. Biochem. Physiol. 136, 821–825.
Schultze, H.-P. 1985. Reproduction and Spawning Sites of *Rhabdoderma* (Pisces, Osteichthyes, Actinistia) in Pennsylvanian Deposits of Illinois, USA. In: Dutro, J.T.J., Pfefferkorn, H.W. (Eds.), Neuvième Congrès international de stratigraphie et géologie carbonifère. Compte rendu, vol. 5. Paleontology, Paleoecology, Paleogeography, Southern Illinois University Press, Washington & Champaign–Urbana, IL, USA, pp. 326–330.
Schultze, H.-P., 2009. Interpretation of marine and freshwater paleoenvironments in Permo–Carboniferous deposits. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 281, 126–136.
Strickland, H.E., Henslow, J.S., Phillips, J., Shuckard, W.E., Richardson, J.B., Waterhouse, G.R., Owen, R., Yarrell, W., Jenyns, L., Darwin, C., Broderip, W.J., Westwood, J.O., 1842. Report of a committee appointed "to consider of the rules by which the Nomenclature of Zoology may be established on a uniform and permanent basis.". Ann. Mag. nat. Hist. 11, 1–17.
Thomson, K.S., 1977. On the individual history of cosmine and a possible electroreceptive function of the pore-canal system in fossil fishes. In: Andrews, S.M., Miles, R.S., Walker, A.D. (Eds.), Problems in Vertebrate Evolution. Academic Press, London, pp. 247–270.
Waltari, E., Edwards, S.V., 2002. Evolutionary dynamics of intron size, genome size, and physiological correlates in Archosaurs. Am. Nat. 160, 539–552.
Warnock, R.C., Parham, J.F., Joyce, W.G., Lyson, T.R., Donoghue, P.C., 2015. Calibration uncertainty in molecular dating analyses: there is no substitute for the prior evaluation of time priors. Proc. R. Soc. Lond. B 282, 20141013.
Wen, W., Zhang, Q.Y., Hu, S.X., Benton, M.J., Zhou, C.Y., Tao, X., Huang, J.Y., Chen, Z.Q., 2013. Coelacanths from the Middle Triassic Luoping Biota, Yunnan, South China, with the earliest evidence of ovoviviparity. Acta Palaeont. Pol. 58, 175–193.

Michel Laurin
Centre de recherche en paléontologie – Paris (CR2P), UMR 7207, CNRS, MNHN, Sorbonne Université, Muséum national d'histoire naturelle, 75005 Paris, France
Adresse e-mail : michel.laurin@mnhn.fr

Reçu le 1er août 2019

Accepté le 24 août 2019
Disponible sur internet le xxx

Pour citer cet article : M. Laurin, Analyse d'ouvrages/Book review. C. R. Palevol (2019), https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.08.001