



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 577–585



Évolution

Variations du rythme du développement chez les trilobites Phacopidae néodévonien

Catherine Crônier ^{a,*}, Philippe Courville ^b

^a USTL, Sciences de la Terre, SN5, laboratoire de paléontologie et paléogéographie du Paléozoïque, UMR 8014 du CNRS, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex, France

^b Université de Rennes-1, Bât. 15, Géosciences Rennes, UMR 6118 du CNRS, 35042 Rennes cedex, France

Reçu le 26 mars 2003 ; révisé et accepté le 1 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Les hétérochronies du développement sont définies comme des changements du « temps relatif d'apparition » et du « taux de développement » de caractères ancestraux. De telles altérations existent notamment chez les trilobites Phacopidae néodévonien. Leur évolution est marquée par le « déplacement » progressif du complexe visuel vers les marges externes, accompagné du déplacement de la suture faciale. Cette évolution relève d'une pedomorphose. Ce caractère paraît adaptatif et se manifeste dans de nombreuses lignées, entraînant entre celles-ci des convergences. Le phénomène de pedomorphose concerne également le changement dans le mode d'exuviation. Ce dernier caractère semble indépendant du milieu et représente un caractère hérité des formes ancestrales. *Pour citer cet article : C. Crônier, P. Courville, C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Developmental variations in neodevonian phacopide trilobites. Heterochrony refers to changes in the timing and the rate of development of ancestral morphological features. This phenomenon has been observed in some neodevonian phacopide trilobites. Their evolution is marked by progressive displacement of the visual complex towards the external margins, accompanied by displacement of the facial suture. This evolutionary pathway is a result of paedomorphosis. These features seem to be adaptative, and may occur in all lineages, leading to convergences between several taxa. A paedomorphic phenomenon also concerns the change of moulting behaviour. This particular feature may not be related to environment but represents a feature inherited from the ancestral forms. *To cite this article: C. Crônier, P. Courville, C. R. Palevol 2 (2003).*

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : trilobites ; Phacopida ; Dévonien ; hétérochronies du développement ; variabilité

Keywords: trilobites; Phacopida; Devonian; heterochrony; morphological variability

* Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : catherine.cronier@univ-lille1.fr (C. Crônier).

Abridged English version

The concept of changes in timing and rate of development of morphological features during ontogeny is known as heterochrony [24]. Many heterochronies have been recognized by Alberch et al. [1] and clearly described and codified by McNamara [31] and Domergues et al. [16]. Such heterochronies have often been reported in trilobites [22,30,32].

Amongst heterochronies, paedomorphosis corresponds to an ancestral juvenile morphology displayed in adult descendants. A paedomorphic evolutionary trend has been observed in Late Devonian phacopine trilobites. This trend concerns the regression of the visual complex, the prolonged functioning of the dorsal facial suture, and the regression of the genal spine.

Paedomorphic visual complex

In most trilobites the eyes are holochroal. The calcitic lenses are small and numerous, and closely packed. A continuous cornea covers the lens array. These lenses are all of the same size. The downward expansion of the eye creates extra space and consequently irregularities in packing are evident on an expanding surface [4,5].

The schizochroal eyes of phacopid trilobites differ from holochroal eyes in possessing thick biconvex lenses which are often relatively few in number and unusually large, separated by distinct interlensar slera. Their size increases regularly from the top to the bottom, and they are arranged in dorso-ventral files. The downward increase in lens spacing is a solution to the lens-packing problem [4,5]. But in one of the earliest of all schizochroal-eyed trilobites, the Early Ordovician Phacopina *Ormathops* Delo, 1935, irregularities in packing are evident (Fig. 1). According to Henry et al. [27] and Clarkson [4], schizochroal eyes were very probably derived paedomorphically from an holochroal-eyed ancestor. In the few larval holochroal eyes that have been described the lenses are relatively large and separated from each other by cuticle: they are miniature schizochroal eyes [4]. The larval holochroal eye has been described and illustrated in Clarkson and Zhang [7] and Clarkson and Taylor [6].

Phacopines were primitively oculated, possessing compound eyes [23]. As trilobites grow from the larval

period, the eyes appear at the anterolateral edges and with successive moults migrate inwards and backwards. The eyes grow in size; this is correlated with an increase of the lens number. In the later stages of phacopine evolution, it has been shown that the visual complex development is paedomorphically delayed (Fig. 2). The gradual regression of the visual complex leads to blindness. This feature seems to be adaptive, and may occur in all lineages leading between the lines to convergences [19].

Paedomorphic facial suture

Dorsal facial sutures are lines of weakness facilitating ecdysis. As phacopines grow from the larval period, the facial suture appears at the anterolateral edges and with successive moults migrates inwards and backwards. In Neodevonian phacopines, the “migration” of facial sutures inwards and backwards is progressively delayed (Fig. 2); it corresponds to a paedomorphosis, *sensu* Gould [24].

This trend also concerns the prolonged functioning of the dorsal facial sutures. In the early larval period, phacopines moulted, like most other trilobites, by breaking the cephalon along the functional marginal suture, whereas in later stages these sutures became ankylosed (Fig. 3). Likewise in Neodevonian phacopine evolution, the change of moulting behaviour is progressively delayed (Fig. 2); it results from paedomorphosis, *sensu* Gould [24]. This feature seems to be independent of environment, and represents a feature inherited from the ancestors.

Paedomorphic genal spine

As phacopines grow from the larval period, an allometric reduction of the genal spines occurs, which seems to be a general feature in phacopid early development [10,13,33].

Growth series of *Trimeroccephalus* Mc Coy, 1849, demonstrate that genal spines are reduced to tubercles by the end of the larval period [10,13,33]. But in one of the species, as an equivalent size is concerned, the genal angles have a long spine [20]. The retention of this juvenile structure into the adult stage is paedomorphic, *sensu* Gould [24]. This feature may not be environment-dependent, and corresponds to a feature inherited from the ancestors.

Discussion and conclusion

Phacopidae reached a maximum in diversity during Middle Devonian; they then declined until end-Devonian, after the mid-Givetian Taghanic onlap. Only a few lineages of trilobites were adapted to deeper shelf environments [18].

Both blind and elliptical reduced-eyed phacopids occur from time to time from the Late Silurian, but the great majority of taxa from the Siluro-Middle Devonian show kidney-shaped and fully developed eyes with numerous lenses.

The gradual regression of the visual complex leading to blindness is an evolutionary trend observed in different families, evolving simultaneously and correlatively to an analogous environmental gradient [19], during the Upper Devonian. This feature seems to coincide to periods of pronounced eustatic deepening. This observed evolutionary trend affecting separate taxa, could be the result of a strategy implying a particular developmental heterochrony in Phacopidae : paedomorphosis giving a less complex visual field. Dommergues et al. [17] suggested that such an evolutionary trend may result from compromises between intrinsic factors, depending on ontogenetic potentialities which are limited in number, and extrinsic factors depending on edaphic constraints. In Phacopiniae, heterochronies of development, *sensu* Gould [24], lead to the exploitation of pre-existing ontogenetic potentialities, through which homeomorphic morphological transformations arise without the creation of new structures.

In addition, the end-Frasnian Kellwasser biocrisis is a time-interval of supposed environmental stress. *Acuticryphops acuticeps* (Kayser, 1889) from Mriit (Moroccan Meseta) and Montagne Noire (South of France) is characterized by both a high degree of variability in the number of eye-lenses, and less and less oculated morphs through time (Fig. 2) [11,12]. A character such as the visual field would not be subject to canalization, in other words the processes which reduce inter-individual variability and developmental stability [15]. Here, the number of lenses appears to be poorly canalized, especially in the most recent assemblages where asymmetric individuals appear [11,12]. The reduced canalization of the lens number observed suggests a relaxation of selective pressures and processes of developmental control on the phacopid eyes.

By contrast, other characters such as the prolonged functioning of the dorsal facial suture, or the persistence of a long genal spine, have, *a priori*, neither adaptative signification nor relation with any edaphic parameter.

1. Introduction

Gould [24] attira l'attention sur l'importance des altérations du développement ontogénétique individuel, et leurs implications phylogénétiques. Les hétérochronies sont définies comme des changements dans le « temps relatif d'apparition » et le taux de développement de caractères morphologiques déjà présents chez les ancêtres [1,24,25] ; elles impliqueraient la modification des gènes du développement [2]. Les paléontologistes et de nombreux biologistes n'ayant pas accès aux données concernant la régulation génétique de la croissance de leurs espèces, utilisent la notion d'hétérochronie plutôt comme un résultat et non comme un processus [34]. Ainsi, de nombreuses hétérochronies ont été reconnues par Alberch et al. [1] et décrites et codifiées par McNamara [31] et Dommergues et al. [16]. De telles hétérochronies peuvent apparaître dans l'enregistrement fossile et ont tout particulièrement été observées dans différents phyla, par exemple chez les mollusques [8,17], les échinodermes [29,38], les arthropodes et notamment chez les trilobites [22,30,32]. Chez les arthropodes, la perte périodique de l'exosquelette permet, pour chaque individu, d'obtenir une série potentielle de mues fossilisables. Celles-ci enregistrent les différents phénotypes qui se succèdent au cours de l'ontogenèse. Gould [24] relie les hétérochronies à des conditions écologiques particulières favorisant certains phénotypes.

Gould distingue deux types d'hétérochronies fondamentales : la péramorphose et la pédomorphose. Chez les Phacopiniae néodévonien, seule la pédomorphose est reconnue : des morphologies juvéniles ancestrales s'observent chez les descendants adultes. Dans ces lignées, les tendances évolutives concernent notamment : 1) la régression du complexe visuel, 2) le tracé de la suture faciale et 3) la régression de la pointe génale.

2. Caractère pédomorphique : le complexe visuel

2.1. L'œil des Phacopinae et son origine

La plupart des trilobites ont un œil holochroal, c'est-à-dire comportant de nombreuses petites lentilles juxtaposées recouvertes par une membrane cornée unique. Les irrégularités de répartition de ces lentilles sont fréquentes. L'œil larvaire, quant à lui, possède des lentilles relativement larges, légèrement espacées et très convexes [4,5].

A partir de l'œil holochroal, considéré comme le type « primitif » s'est vraisemblablement développé l'œil schizochroal des Phacopida ordovico-dévonien.

L'œil schizochroal des Phacopida est unique dans tout le règne animal. Les lentilles circulaires, biconvexes, sont larges et espacées, relativement peu nombreuses, recouvertes de leur propre couverture cornéenne. Elles s'ordonnent régulièrement en files dorso-ventrales ; leur taille augmentant de haut en bas [4,5].

Les espèces d'*Ormathops* (Phacopina, Dalmanitidae) d'âges Arénigien/Llanvirnien, sont caractérisées par des lentilles relativement petites et constantes, mais ces lentilles sont nettement séparées les unes des autres et partiellement alignées en files dorso-ventrales ; des irrégularités dans la distribution sont fréquentes (Fig. 1). Au début du Caradocien, les yeux d'*Ormathops hupei* Destombes, 1972 sont parfaitement schizochroaux : aucune irrégularité dans la répartition des lentilles n'est décelée [27]. Selon Henry et al. [27] et Clarkson [4], l'œil schizochroal a pu apparaître à partir d'un œil holochroal à lentilles réparties irrégulière-

ment, puisqu'il existe un type « intermédiaire » s'intercalant entre un œil holochroal primitif et un œil schizochroal dérivé.

L'œil schizochroal dérive probablement par pédomorphose d'un œil holochroal. Cette hypothèse s'appuie sur des comparaisons avec certains Arthropodes actuels. Les yeux composés de certains arthropodes actuels proviennent de la coalescence d'yeux simples et individualisés et, de la disparition des tissus entre eux [4]. De plus, l'œil larvaire d'un trilobite adulte à œil holochroal montre quelques lentilles relativement larges et espacées [6,7]. L'œil schizochroal peut correspondre à la persistance d'un caractère juvénile chez l'adulte ; les auteurs considèrent habituellement l'acquisition d'un œil schizochroal comme le résultat d'une hétérochronie pédomorphique, *sensu* Gould [24].

2.2. L'œil des Phacopinae et sa « réduction »

Les Phacopinae sont primitivement pourvus d'yeux bien développés [23].

Au cours de l'ontogenèse, l'œil « se déplace » depuis une position latérale et antérieure, vers une position interne et postérieure, et acquiert de plus en plus de lentilles oculaires [4]. L'augmentation de la taille de l'œil induit sa rotation, et le rapproche « mécaniquement » de la glabelle (contraintes épigénétiques, *sensu* Dommergues et al. [17]). Par exemple, chez *Phacops spedeni* Chatterton, 1971 [3] du Dévonien inférieur, le complexe visuel est situé sur la marge antérieure des joues, dans les stades larvaires. Les adultes montrent un complexe visuel très développé, atteignant la marge postérieure de la joue (Fig. 2). Ce type « *Phacops* » restera à peu près identique pendant tout le Dévonien moyen indiquant sa bonne adéquation morpho-fonctionnelle à un environnement de plateforme interne.

Au cours de l'histoire phylétique des Phacopinae, on note la réduction progressive de la taille du complexe visuel : acquisition d'une surface visuelle elliptique, avec un nombre réduit de lentilles oculaires, de type « *cryptophthalmus* » [36]. Cette tendance est accompagnée de la persistance du complexe visuel à la périphérie antérieure du céphalon, ce qui correspond à la position habituelle des yeux chez les formes juvéniles. Chez l'ancêtre *Phacops*, l'œil se développe et migre vers l'arrière et vers la glabelle, tandis que chez l'un de ses descendants *Weyerites ensae* (Richter et

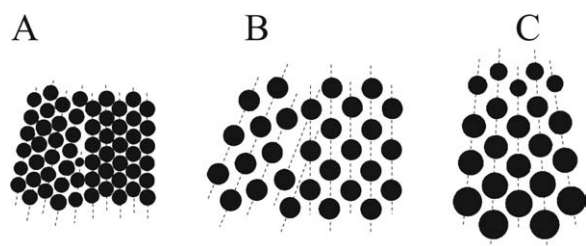


Fig. 1. Distribution des lentilles oculaires chez différents trilobites. A, Œil holochroal avec irrégularités de répartition des lentilles chez *Isotelus* de l'Ordovicien ; B, Œil schizochroal avec irrégularités de répartition des lentilles chez *Ormathops* de l'Ordovicien ; C, Œil schizochroal parfait chez *Phacops* s. l., du Dévonien (d'après [4]).
Fig. 1. Lens packing in trilobites. A, Holochroal eye with packing irregularities in Ordovician *Isotelus*; B, Schizochroal eye with packing irregularities in Ordovician *Ormathops*; C, Perfect schizochroal eye in Devonian *Phacops* s. l. (after [4]).

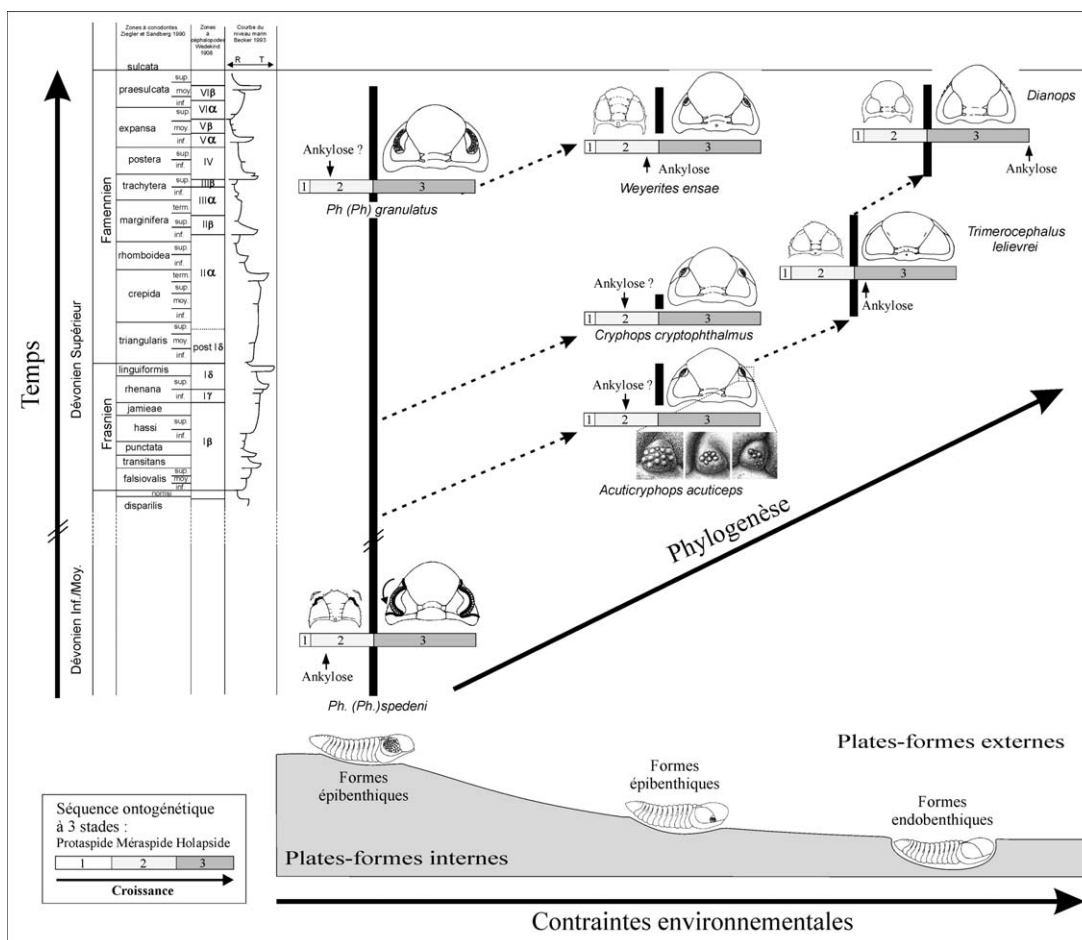


Fig. 2. Les Phacopinae du Dévonien : morphologie, mode de vie et distribution stratigraphique. Histoire phylétique en liaison avec les modifications paléoenvironnementales. Les cartouches ontogénétiques décrivent les variations du complexe visuel et de la suture faciale associée. Le début de l'ankylose des sutures faciales est indiquée par une petite flèche.
 Fig. 2. Devonian Phacopinae: morphological, ecological and stratigraphical data. Phyletic history related to paleoenvironmental changes. Ontogenetic cartouches display general morphologies of the shell. The beginning of the facial suture ankylosis is indicated by a small arrow.

Richter, 1926) [13], l'organe visuel reste petit avec un nombre réduit de lentilles (Fig. 2).

Si on accentue cette tendance, l'œil, de plus en plus petit, porte de moins en moins de lentilles oculaires. Les formes ultimes sont aveugles comme *Trimerocephalus* ou *Dianops*. Chez *Trimerocephalus*, l'œil n'est jamais atteint : il se développe une protubérance oculaire sans champ visuel qui s'efface [9,11] ou non [9,33] au cours du développement ontogénétique (Fig. 2). Les adultes de *Weyerites* ou *Trimerocephalus* sont, par rapport à leur ancêtre, pédomorphiques, *sensu* Gould [24]. Par le truchement d'une pédomorphose, le type « *Phacops* » a pu se modifier notamment en une

morphologie de type « *cryptophthalmus* », mieux adaptée à un environnement plus profond de plate-forme externe.

Ce caractère paraît adaptatif ; il se manifeste dans de nombreuses lignées, induisant des convergences évolutives qui rendent souvent difficile la détermination [11].

3. Caractère pédomorphique : la suture faciale

3.1. Le tracé

Les sutures faciales sont des lignes de moindre résistance, peu ou pas minéralisées, normalement

fonctionnelles à chaque mue, suivant lesquelles le tégument était susceptible de céder à la pression lors de l'exuviation. Ce mécanisme d'exuviation a été étudié en détail chez les Phacopinae par Richter [35], Henningsmoen [26] et Speyer [39].

La suture faciale apparaît chez la jeune larve sur la bordure antéro-latérale du protocéphalon, puis, elle migre vers l'arrière et vers la glabelle au cours du développement ontogénétique (Fig. 2).

Au cours de l'histoire phylétique des Phacopinae, la « migration » des sutures faciales vers l'arrière est progressivement retardée. Cette migration est incomplète chez *Weyerites* ou *Trimerocephalus*, par exemple ; il en résulte une position submarginale de la suture faciale chez les adultes (Fig. 2). Cette configuration est larvaire chez leur ancêtre *Phacops*. La persistance d'un caractère « juvénile » ancestral, chez l'adulte du descendant, correspond à une pedomorphose, *sensu* Gould [24].

3.2. L'ankylose

Les Phacopidae présentent au cours de leur ontogénèse deux modes d'exuviation successifs (Fig. 3) :

- 1) un mode « *Ductina* » où la suture faciale marginale est fonctionnelle, permettant le dégagement vers l'avant du trilobite (Fig. 3A) ; la plupart des trilobites sont caractérisés par ce mode. Il a été observé dans les stades ontogénétiques précoces de *Trimerocephalus* [10,33] ;
- 2) un mode « saltérien » où les sutures céphaliques sont ankylosées ; la fente d'exuviation est située au niveau de l'articulation céphalo-thoracique, permettant le dégagement vers l'avant du trilobite, par renversement de la pièce céphalique rejetée (Fig. 3B). Il a été observé dans les stades holaspides de *Phacops*, *Trimerocephalus* et *Plagiolaria* [33,35,40].

Au cours de l'histoire phylétique des Phacopinae, le changement du mode d'exuviation est progressivement retardé (Fig. 2). L'ankylose des sutures faciales est réalisée bien avant la fin de la période larvaire chez *Phacops zinkenii* Roemer, 1843 du Dévonien inférieur [28] et juste avant la fin de la période larvaire chez *Weyerites ensae* du Dévonien terminal [13] ; elle apparaît à la fin du stade larvaire chez la forme aveugle *Trimerocephalus dianopsoides*, plus tardivement que chez son ancêtre *Phacops* [33] ; elle est réalisée au

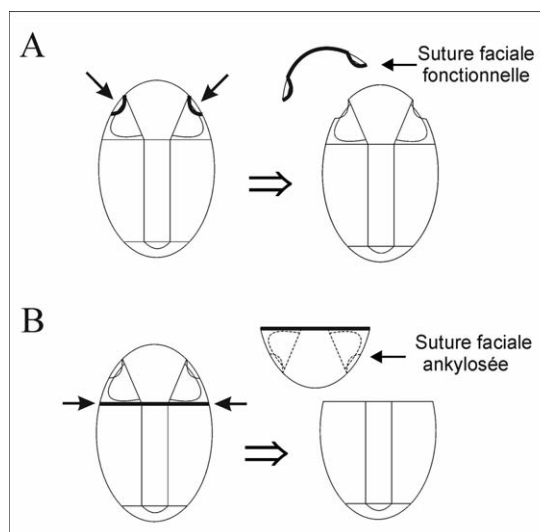


Fig. 3. Modes d'exuviation rencontrés chez les phacopinés. A, Mode d'exuviation « *Ductina* », avec la fente de mue au niveau de la suture faciale marginale ; B, Mode d'exuviation « saltérien », avec la fente de mue au niveau de l'articulation céphalo-thoracique.

Fig. 3. Exuviation modes in phacopines. A, « *Ductina* » exuviation mode with line of moult along the marginal facial suture ; B, « saltirian » exuviation mode with a line of moult along the cephalo-thoracic articulation.

début de la période holaspide chez *Trimerocephalus lelievrei* Crônier et Feist, 1997 [10] ; les sutures faciales demeurent fonctionnelles chez *Dianops* [37]. Les sutures faciales restent fonctionnelles (mode « *Ductina* ») de plus en plus longtemps. La persistance de ce caractère « juvénile » ancestral, chez l'adulte du descendant, correspond à une pedomorphose, *sensu* Gould [24].

Dans l'état actuel des connaissances, ce caractère n'a ni signification adaptative connue, ni relation avec un paramètre édaphique. Cependant, il est fort probable qu'il existe une relation « mécanique » entre le fait que l'ankylose apparaisse très vite dans le développement et un complexe visuel très développé. Mécaniquement, il semble plus difficile de muer *via* les sutures faciales d'un complexe oculaire très développé ; les mues s'effectuent alors au niveau de l'articulation céphalo-thoracique.

4. Caractère pedomorphique : la pointe génale

Chez les Phacopinae, au cours de l'ontogénèse, la pointe génale se réduit à un tubercule, puis disparaît.

La disparition de cette épine est allométrique. Ceci a été observé par Osmólska [33], Crônier et Feist [10], Crônier et al. [13]. La pointe génale est présente dans les stades juvéniles de divers genres et peut-être considérée comme un critère immature distinctif.

Toutes les séries de croissance étudiées de *Trimeroccephalus* ont clairement montré que les pointes génales sont réduites à des tubercules à la fin du stade méraspide [10,33]. Cependant, à taille équivalente, une espèce de *Trimeroccephalus* possède de longues pointes génales persistant dans les stades holaspis précoces [20]. *Spinicryphops*, un genre proche de *Weyerites*, présente également ce caractère [11].

La persistance de la pointe génale, caractère typiquement larvaire, dans les stades post-larvaires chez plusieurs espèces, est manifestement liée à des hétérochronies pédomorphiques, *sensu* Gould [24].

Rien ne paraît indiquer pour ce caractère une quelconque valeur adaptative, ou une liaison plus ou moins directe avec les facteurs environnementaux.

5. Discussion et conclusion

L'étude des variations du rythme de développement de différentes structures au cours de l'évolution d'une lignée nécessite, au préalable, la connaissance de l'ontogenèse avant d'étudier ses changements le long de la lignée. Ceci constitue un champ important des études morphologiques sur les organismes fossiles. Ces variations dans le temps de développement ont été bien codifiées, mais au-delà de la terminologie, leur signification évolutive reste souvent mal connue [34]. L'utilisation des méthodes de biométrie et de morphométrie offre une opportunité de mieux analyser les variations morphologiques impliquées dans ces phénomènes hétérochroniques, et par là, de mieux cerner leur signification [13,14]. Dans certains cas, les analyses morphologiques sont à replacer dans un contexte de contraintes extérieures. Envisagées dans un cadre phylétique et paléocologique, les hétérochronies du développement permettent ainsi l'interprétation des variations morphologiques observées dans les séries évolutives.

Après un développement maximum de la diversité pendant le Dévonien moyen, les Phacopidae sont sévèrement affectés lors de la grande transgression taghanique au Givétien moyen/supérieur. Seules quel-

ques lignées de trilobites s'adaptent à des habitats benthiques de plate-forme externe, réputés plus profonds [18].

Les Phacopidae, avec peu de lentilles ou aveugles, sont présents ponctuellement depuis le Silurien terminal, mais la majorité des taxons du Siluro-Dévonien moyen sont « normalement » oculés. La réduction de l'œil conduisant à la cécité est une tendance observable dans différentes familles (Proetidae et Phacopidae) phylétiquement indépendantes, évoluant simultanément au Dévonien terminal, et parallèlement à un même gradient environnemental [19]. Ce changement de la morphologie est concomitant de périodes d'approfondissement prononcé. Chez les Phacopinae, cette réduction du complexe visuel s'accompagne de la persistance d'une suture faciale marginale. Cette tendance évolutive observée chez divers taxons peut résulter d'une stratégie « opportuniste » permise par un type précis d'hétérochronie du développement. La pédomorphose induit une structure plus simple du complexe visuel. La pédomorphose autorise une réponse adaptative corrélable avec des contraintes environnementales [18,21], dans la mesure où elle entraîne une bonne adéquation entre les organismes concernés et leur environnement.

Dommergues et al. [17] conçoivent une telle tendance évolutive comme un compromis entre les contraintes internes limitées de nature ontogénétique et/ou épigénétique et les contraintes externes de l'environnement physique et/ou écologique. Les lignées répondraient aux contraintes du milieu en exploitant la potentialité ontogénétique la plus favorable. Chez les Phacopinae, les hétérochronies du développement, *sensu* Gould [24], semblent conduire à l'exploitation de potentialités ontogénétiques préexistantes menant à des transformations morphologiques homéomorphes, sans création de nouveaux types structuraux.

L'événement Kellwasser de la fin du Frasnien, l'une des crises biologiques majeures du Paléozoïque, a induit de fortes perturbations environnementales globales. De façon synchrone, *Acuticryphops acuticeps* de Montagne Noire (France) et du Maroc montre l'augmentation de la variabilité du nombre de lentilles, et une tendance à la régression du complexe visuel (Fig. 2) [11,12]. Une structure telle que le complexe visuel ne serait plus soumis à une canalisation, processus induisant la réduction de la variabilité interindividuelle et de la stabilité de développement [15].

La diminution de la canalisation conduirait à augmenter la variabilité de cet organe [12]. Il existe chez cette espèce une dérive morphologique intra-spécifique induisant une variabilité relativement importante, mais orientée par les potentialités de l'ontogénèse. La dérive morphologique résultante chez *Acuticryphops acuticeps* se situerait aux frontières de la spéciation.

Au contraire, d'autres caractères tels que le prolongement du fonctionnement des sutures faciales, ou la persistance d'une longue pointe génale, n'ont, semble-t-il, ni signification adaptative évidente, ni liaison avec un paramètre édaphique.

Cette approche de l'évolution permet 1) de séparer ce qui revient aux contraintes morpho-fonctionnelles imposées par le milieu, de ce qui revient aux contraintes génétiques héritées de l'espèce souche et 2) de trouver par quels moyens une espèce modifie sa morphologie au niveau de l'ontogénèse (par le biais des altérations des séquences ontogénétiques).

Références

- [1] P. Alberch, S. J. Gould, G. F. Oster, D. B. Wake, Size and shape in ontogeny and phylogeny, *Paleobiology* 5 (1979) 296–317.
- [2] V. Ambros, H. R. Horvitz, Heterochronic mutants of the nematode *Caenorhabditis elegans*, *Science* 226 (1984) 409–416.
- [3] B.D.E. Chatterton, Taxonomy and ontogeny of Siluro-Devonian trilobites from near Yass, New South Wales, *Palaeontographica (A)* 137 (1971) 1–108.
- [4] E.N.K. Clarkson, The evolution of the eyes in Trilobites, *Fossils and Strata* 4 (1975) 7–31.
- [5] E.N.K. Clarkson, The visual system of trilobites, *Palaeontology* 22 (1979) 1–22.
- [6] E.N.K. Clarkson, C. M. Taylor, Ontogeny of the trilobite *Olenus wahlenbergi* Westergård, 1922 from the Upper Cambrian Alum Shales of Andrarum, Skräne, Sweden, *Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci.* 86 (1995) 13–34.
- [7] E.N.K. Clarkson, X. Zhang, Ontogeny of the Carboniferous trilobite *Paladin eichwaldi shunnerensis* (King, 1914), *Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci.* 82 (1991) 277–295.
- [8] P. Courville, J. Thierry, E. Cariou, Modalités évolutives du genre *Bullatimorphites* (Ammonitina) au Bathonien-Callovien en Europe Occidentale, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIa* 328 (1999) 59–65.
- [9] C. Crônier, Systematic relationships of the blind phacopine trilobite *Trimerocephalus*, with a new species from Causses-et-Veyran, Montagne Noire, *Acta Palaeontol. Pol.* 48 (2003) 55–70.
- [10] C. Crônier, R. Feist, Morphologie et évolution ontogénétique de *Trimerocephalus lelievrei* nov. sp., premier trilobite phacopidé aveugle du Famennien nord-africain, *Geobios, Mém. Spécial* 20 (1997) 161–170.
- [11] C. Crônier, R. Feist, Évolution et systématique du groupe *Cryphops* (Phacopinae, Trilobita) du Dévonien supérieur, *Senckenbergiana lethaea* 79 (2000) 501–515.
- [12] C. Crônier, R. Feist, J.-C. Auffray, Stress related variation in the eye of *Acuticryphops acuticeps* (Phacopina, Trilobita) and its significance: a biometric and morphometric approach, *Paleobiology* (soumis).
- [13] C. Crônier, K. Bartsch, D. Weyer, R. Feist, Larval morphology and ontogeny of a Late Devonian phacopid with reduced sight from Thuringia, Germany, *J. Paleontol.* 73 (1999) 240–255.
- [14] C. Crônier, S. Renaud, R. Feist, J.-C. Auffray, Ontogeny of *Trimerocephalus lelievrei* (Trilobita, Phacopida) a representative of the Late Devonian phacopine paedomorphocline: a morphometric approach, *Paleobiology* 24 (1998) 359–370.
- [15] V. Debat, P. David, Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability, *TREE* 16 (2001) 555–561.
- [16] J.-L. Dommergues, B. David, D. Marchand, Les relations ontogénèse-phylogénèse : applications paléontologiques, *Geobios* 19 (1986) 335–356.
- [17] J.-L. Dommergues, E. Cariou, D. Contini, P. Hantzpergue, D. Marchand, C. Meister, J. Thierry, Homéomorphies et canalisations évolutives : le rôle de l'ontogénèse. Quelques exemples pris chez les ammonites du Jurassique, *Geobios* 22 (1989) 5–48.
- [18] R. Feist, The Late Devonian trilobite crises, *Hist. Biol.* 5 (1991) 197–214 1991.
- [19] R. Feist, Effect of paedomorphosis in eye reduction on patterns of evolution and extinction in trilobites, in: K.J. McNamara (Ed.), *Evolutionary change and heterochrony*, John Wiley & Sons Ltd, Chichester, New York, 1995, pp. 225–244.
- [20] R. Feist, T. Becker, Discovery of Famennian trilobites in Australia (Late Devonian, Canning Basin, NW Australia), *Geobios, Mém. Spéc.* 20 (1997) 231–242.
- [21] R. Feist, E.N.K. Clarkson, Environmentally controlled phyletic evolution, blindness and extinction in Late Devonian tropidocoryphine trilobites, *Lethaia* 22 (1989) 359–373.
- [22] R. A. Fortey, R. M. Owens, Trilobita, in: K. J. McNamara (Ed.), *Evolutionary trends*, Belhaven Press, London, 1990, pp. 121–142.
- [23] R. A. Fortey, H. B. Whittington, The Trilobita as a natural group, *Hist. Biol.* 2 (1989) 125–138.
- [24] S. J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England, 1977.
- [25] S. J. Gould, Heterochrony, in: E. F. Keller, E. A. Lloyd (Eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1992, pp. 158–165.
- [26] G. Henningsmoen, Moulting in trilobites, *Fossils and Strata* 4 (1975) 179–200.
- [27] J. L. Henry, D. Vizcaïno, J. Destombes, Évolution de l'œil et hétérochronie chez les trilobites ordoviciens *Ormathops* Delo, 1935 et *Toletanaspis* Rabano, 1989 (Dalmanitidae, Zeliskellinae), *Paläontol. Z.* 66 (1992) 277–290.

- [28] H. Janhke, F. A. Phacops zinkenii, Roemer 1843 – ein Beispiel für eine ontogenetische Entwicklung bei Phacopiden (Trilobitae, Unterdevon), N. Jahrb. Geol. Paläont., Abh. 133 (1969) 309–324.
- [29] M. L. McKinney, Allometry and heterochrony in an Eocene echinoid lineage: morphological change as a by-product of size selection, *Paleobiology* 10 (1984) 407–419.
- [30] M. L. McKinney, K. J. McNamara, *Heterochrony: the evolution of ontogeny*, Plenum Press, New York, 1991.
- [31] K. J. McNamara, A guide to the nomenclature of heterochrony, *J. Paleontol.* 60 (1986) 4–13.
- [32] K. J. McNamara, The abundance of heterochrony in the fossil record, in: M.L. McKinney (Ed.), *Heterochrony in Evolution: A Multidisciplinary Approach*, Plenum Press, New York, 1988, pp. 287–325.
- [33] H. Osmólska, On some Famennian Phacopinae (Trilobita) from the Holy Cross Mountains (Poland), *Acta Palaeontol. Pol.* 8 (1963) 495–523.
- [34] R. A. Raff, *The shape of life. Genes, development, and evolution of animal form*, The University of Chicago Press, 1996.
- [35] R. Richter, Von Bau und Leben der Trilobiten. 8. Die Salter'sche Einbettung als Folge und Kennzeichen des Häutungs-Vorgangs, *Senckenbergiana* 19 (1937) 413–431.
- [36] R. Richter, E. Richter, Die Trilobiten des Oberdevons. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten IV, *Abh. Preuss. Geol., L.* 99 (1926) 1–314.
- [37] R. Richter, E. Richter, 1. Trilobiten aus der Prolobites-Stufe III. 2. Phylogenie der oberdevonischen Phacopidae, *Senckenbergiana Lethaea* 36 (1955) 49–72.
- [38] J. Sprinkle, B. M. Bell, Paedomorphosis in edrioasteroid echinoderms, *Paleobiology* 4 (1978) 82–88.
- [39] S. E. Speyer, Moulting in phacopid trilobites, *Trans.R. Soc. Edinburgh* 76 (1985) 239–259.
- [40] J. Wang, N. Han, La mue de *Plagiolaria* (Trilobita) du Dévonien inférieur de Chine, *Geobios* 30 (1997) 831–834.