

**LES RELATIONS ONTOGENÈSE-PHYLOGENÈSE :
APPLICATIONS PALÉONTOLOGIQUES**

par

JEAN-LOUIS DOMMERGUES, BRUNO DAVID & DIDIER MARCHAND

LES RELATIONS ONTOGENÈSE-PHYLOGENÈSE : APPLICATIONS PALÉONTOLOGIQUES

par

JEAN-LOUIS DOMMERGUES, BRUNO DAVID & DIDIER MARCHAND *

RÉSUMÉ

Après un bref historique, les principales notions utilisées pour l'étude des rapports entre ontogenèse et phylogenèse sont rappelées. Puis les trois standards fondamentaux (morphologie, âge, taille), sur lesquels se fondent toutes les comparaisons d'ontogenèses, sont définis et discutés.

Sur ces bases, les différentes catégories de modifications de l'ontogenèse sont décrites et illustrées à l'aide d'exemples paléontologiques concrets choisis parmi des groupes divers (Mollusques, Échinodermes et Vertébrés). Ainsi sont successivement abordés :

- les cas particuliers que sont le nanisme et le gigantisme ;

- les 4 hétérochronies élémentaires qui affectent le développement somatique (néoténie et accélération) ou le développement germinale (hypermorphose et progenesis) ;

- les innovations, qui correspondent à l'apparition brutale d'un caractère nouveau, et leurs associations avec les hétérochronies élémentaires.

Les hétérochronies sont ensuite replacées dans un contexte phylétique, ce qui permet de reconnaître deux tendances fondamentales : paedomorphose et peramorphose et de redéfinir les termes de protérogenèse et de palingenèse acceptés ici comme des cas particuliers. Enfin nous resituons l'étude des hétérochronies du développement dans un contexte plus général, en cherchant à montrer l'importance des études ontogénétiques dans la compréhension des phénomènes évolutifs au sens large (rythmes évolutifs, stratégies de peuplement, cladisme).

ABSTRACT

After a short historical introduction, the principal notions used to study the connections between ontogeny and phylogeny are described. The three fundamental standards (shape, age, size) upon which are made ontogenetic comparisons are defined and discussed.

The different ontogenetic heterochronies are described and illustrated with concrete paleontological examples. Successively are studied :

- dwarfism and gigantism which are particular cases ;

- the 4 types of heterochrony which affect somatic development (neoteny and acceleration) or sexual maturation (hypermorphosis and progenesis) ;

- the innovations which are a fast appearance of a new character and their associations with the 4 elementary heterochronies.

The heterochronies are connected with phylogeny. This leads to the definition of two fundamental tendencies : paedomorphosis and peramorphosis ; the terms proterogenesis and palingenesis are redefined. To conclude, this study is inserted in a more wider context that shows the importance of ontogenetic knowledge to understand numerous evolutive processes (tempo in evolution, demographic strategies, cladism).

MOTS-CLÉS : ONTOGENÈSE, PHYLOGENÈSE, HÉTÉROCHRONIES DU DÉVELOPPEMENT, AMMONITES, ÉCHINIDES, AMPHIBIENS, REPTILES, MAMMIFÈRES.

KEY-WORDS : ONTOGENY, PHYLOGENY, HETEROCHRONY, AMMONITES, ECHINOIDS, AMPHIBIANS, REPTILES, MAMMALS.

* U.A. CNRS 157 « Géodynamique sédimentaire et évolution géobiologique », Institut des Sciences de la Terre de l'Université de Dijon, 6 bd Gabriel, 21100 Dijon. Contribution au projet « Ontogenèse et Évolution » de l'A.T.P. « Évolution ».

TABLE DES MATIÈRES

1 — Introduction	p. 336	5 — Les associations d'hétérochronies	p. 348
2 — Préliminaires	p. 337	6 — Les innovations et leurs associations	
a. Définitions	p. 337	avec les hétérochronies	p. 351
b. Les standards de comparaison	p. 338	a. L'innovation précoce	p. 351
3 — Nanisme et gigantisme	p. 339	b. L'innovation tardive	p. 352
4 — Les hétérochronies élémentaires	p. 342	c. Innovation précoce et néoténie	p. 353
a. L'accélération et la néoténie	p. 342	d. Innovation tardive et accélération	p. 353
b. L'hypermorphose et la progénèse	p. 345	7 — Conclusions	p. 354
c. Synthèse et extension phylétique	p. 348	8 — Références bibliographiques	p. 355

1 — INTRODUCTION

Après les débats qui, au cours du 18^e siècle, ont opposé les épigénéticiens et les préformationnistes, l'émergence des idées évolutionnistes modernes (lamarckisme, darwinisme) fournit un cadre conceptuel favorable où la notion de relation entre phylogenèse et ontogenèse acquiert une signification évolutive et fait alors l'objet de nombreuses études approfondies.

La notion d'imbrication entre les deux processus a suscité des théories variées. Les unes admettaient un parallélisme direct entre l'ontogenèse et la phylogenèse (Serres, 1824 ; Agassiz, 1857 ; Hyatt, 1897 ; Weismann, 1904 ...). « Il peut être admis comme un fait général que les phases de développement de tous les animaux vivants correspondent à l'ordre de succession de leurs représentants éteints des temps géologiques. Aussi loin qu'ils remontent, les représentants les plus anciens de chaque classe peuvent être considérés comme les types embryonnaires de leurs ordres ou familles vivants respectifs ». (Agassiz, 1857, *in* Gould, 1977, p. 66). Cette conception a atteint son point culminant avec la loi biogénétique de Haeckel (1866), dite « loi de la **récapitulation** », qui envisageait l'ontogenèse comme une conséquence **mécanique** de la phylogenèse. Les autres accordaient à l'ontogenèse une plus grande indépendance, le développement étant compris comme un processus épigénétique, c'est à dire un processus au cours duquel l'organisme s'élabore par transformation d'organes peu différenciés en

structures de plus en plus complexes. Avec la formulation de la « loi de **différenciation** » von Baer (1828, 1876) fait figure de chef de file de cette école.

En fait, ni la loi de Haeckel ni celle de von Baer ne permettaient de rendre compte de la diversité des phénomènes observés, et il faudra attendre de Beer (1930) pour prendre conscience de l'extraordinaire complexité des interactions entre les deux processus. Dans son travail, de Beer classa ces interactions en huit catégories dont seulement deux peuvent être interprétées comme des récapitulations (*sensu* Haeckel, 1866). Ses travaux et les réflexions qu'ils ont suscitées ont profondément influencé les méthodes d'analyse et les concepts des sciences de l'évolution dont ils constituent encore aujourd'hui un acquis fondamental.

En paléontologie, l'étude des relations entre l'ontogenèse et la phylogenèse est souvent favorisée par l'accès au temps historique, permettant une observation aisée des transformations de l'ontogenèse au cours des séries évolutives fossiles. Toutefois jusqu'à une période récente et en dépit de la diversité reconnue par de Beer (1930), les phénomènes étaient surtout interprétés à l'aide de deux concepts globalement descriptifs.

La palingenèse, envisagée au sens classique, correspond au principe de récapitulation de Haeckel ; elle peut être comprise comme un raccourcissement, au

cours de la phylogenèse, de l'ensemble des stades de l'ontogenèse de la forme ancestrale sous l'effet de la mise en place d'un caractère nouveau qui apparaît en fin de croissance chez le descendant.

La **protérogenèse** (au sens de Pavlow, 1901 ou de Schindewolf, 1936) : cette notion est la réciproque du principe de recapitulation. Elle traduit l'extension d'un caractère nouveau, considéré comme prophétique, depuis les stades juvéniles d'une forme ancestrale vers les stades adultes des descendants.

Palingenèse et protérogenèse s'intégraient bien au cadre de la Théorie synthétique de l'évolution puisque ces processus s'accordent l'un comme l'autre aux modèles gradualistes d'anagenèse ou de cladogenèse qui, jusqu'à une époque récente, étaient presque toujours invoqués pour interpréter les successions fossiles. C'est pourquoi les auteurs se sont souvent contentés de cet aspect descriptif des relations ontogenèse-phylogenèse, limitant leurs débats au problème de l'importance relative des deux processus.

Mais les récentes remises en question de nombreux principes de la Théorie synthétique (Eldredge & Gould, 1972 ; Gould & Eldredge, 1977 ; Stanley, 1979) et notamment du rôle universel de la sélection naturelle (Gould & Vrba, 1982 ; Gould & Lewontin, 1982) ont montré que la plupart des successions phylétiques interprétées comme des palingenèses ou des protérogenèses ne pouvaient plus s'expliquer comme de simples enchaînements de processus évolutifs élémentaires. Les paléontologistes, à la recherche d'autres explications, ont donc été conduits à adopter une démarche plus analytique. Gould (1977) a ainsi proposé d'aborder les relations ontogenèse - phyloge-

nèse, d'une part à partir des **processus** de décalage des séquences ontogénétiques et d'autre part à partir des **résultats** que ces décalages font apparaître dans les phylogenèses. Ces idées ont suscité un regain d'intérêt pour l'ontogenèse dans de nombreux domaines :

— l'analyse des processus et des rythmes évolutifs (Gould, 1982 ; Mc Namara, 1982, 1985) ;

— la recherche des significations adaptatives et écologiques des transformations ontogénétiques (Gould, 1968, 1969, 1977) ;

— l'analyse de la diversification des groupes où l'ontogenèse permet une meilleure lecture des relations de parenté (Nelson, 1978 ; Fink, 1982).

Jusqu'à présent, ces nouvelles approches ont été menées sous une forme assez théorique et, si elles restent facilement utilisables en néontologie, d'où sont d'ailleurs tirés la plupart des exemples présentés par les auteurs, leur transposition en paléontologie s'avère par contre plus délicate. Le but de cet article est de rappeler les principaux concepts inspirés par, ou issus de, la synthèse fondamentale de Gould (1977), en les envisageant sous leurs aspects les plus concrets afin d'en dégager des applications pratiques pour les recherches paléontologiques. Nous analyserons la plupart des cas de figure communément rencontrés, en tenant compte de la spécificité des documents fossiles (où l'accès direct au développement individuel est souvent impossible), ainsi que de la dimension des phénomènes évolutifs observés. Notre objectif est de proposer une synthèse des idées les plus récentes. Pour un panorama historique plus complet nous renvoyons à Gould (1977) ainsi qu'à la bibliographie de Delsol (1977).

2. PRÉLIMINAIRES

a) DÉFINITIONS

L'**ontogenèse** est un processus d'agencement spatial et temporel d'éléments qui, assemblés, constituent l'organisme. Elle représente un équilibre entre l'incidence du milieu externe et « une mise en jeu séquentielle de déterminations (exécutions du programme codé) et d'épigenèses (enchaînements nécessaires de phénomènes qui découlent les uns des autres) » (Devillers, 1983, p. 10).

L'importance évolutive de l'ontogenèse tient au fait qu'elle n'est pas une caractéristique immuable de

l'espèce. Elle autorise une certaine variabilité du développement qui coïncide avec l'exploitation d'un éventail de possibilités plus ou moins ouvert selon les contraintes structurales et fonctionnelles inhérentes à l'espèce considérée. Dans une perspective temporelle, cette variabilité du développement et les phénomènes de décalages qui l'accompagnent, peuvent prendre une importance phylétique considérable.

Les modifications qui apparaissent dans le cours des ontogenèses peuvent être commodément regroupées en deux catégories.

★ **Les hétérochronies du développement** sont des décalages qui altèrent la séquence ontogénétique d'une forme (dite forme dérivée) par rapport à celle d'une autre forme choisie comme référence (forme initiale). Elles correspondent à des modalités de synchronisation (« timing » *in* Gould, 1977) qui agissent par accélération ou ralentissement du développement somatique comme du développement germinatif. Elles déterminent le déplacement de structures (séquences de caractères, par exemple) qui peuvent disparaître ou au contraire être prolongées vers d'autres stades du développement. De tels processus peuvent induire, de façon quasi instantanée, des transformations morphologiques importantes avec un minimum de perturbations génétiques. Toutefois, les hétérochronies n'entraînent que le réarrangement ou l'extrapolation d'éléments préexistants, même si, à cette occasion, ces éléments sont placés dans des situations nouvelles. L'impact des hétérochronies est donc, par nature, limité. Leur importance est plutôt à chercher dans les modifications des rythmes biologiques qu'elles impliquent. Ainsi l'accélération ou le ralentissement du renouvellement des générations peut avoir un impact considérable sur les stratégies démographiques de type *r* ou *K* (Gould, 1977).

★★ **Les innovations** (au sens de Dommergues, 1986) correspondent à l'introduction chez la forme dérivée d'un caractère phénotypique nouveau, inconnu à tous les stades de l'ontogenèse de la forme initiale et dont l'expression potentielle n'était pas déductible des modalités de croissance préexistantes. La nouveauté peut apparaître à un stade plus ou moins précoce du développement. Les notions de divergence (Delsol, 1977), de divergence précoce ou de variation adulte (Delsol & Flatin, 1978) correspondent à des cas particuliers qui sont intégrés dans cette définition de l'innovation. L'impact morphologique d'une innovation lors de son apparition est le plus souvent faible. Mais une innovation est fréquemment révélée par une hétérochronie qui la relaye et qui amplifie son impact phénotypique ; son rôle « créateur » prend alors une importance évolutive majeure.

Fondamentalement une innovation n'est pas toujours différente d'une hétérochronie, dans la mesure où l'innovation morphologique est souvent l'expression d'une hétérochronie sous-jacente (à l'échelle tissulaire ou cellulaire par exemple). Leur distinction reste toutefois utile en paléontologie où elle permet de transcrire concrètement les observations.

La **phylogenèse** est un enchaînement historique d'un grand nombre d'ontogenèses (ou de fractions d'ontogenèses) successives. Il y a donc une relation

directe entre les deux phénomènes, ce qui ne signifie pas que l'évolution d'une lignée puisse s'apparenter à un déroulement ontogénétique : « il existe entre ces deux processus une différence de nature qui ne doit jamais être oubliée » (Tintant, 1979, p. 25).

b) LES STANDARDS DE COMPARAISON

Les altérations du développement ne peuvent être appréhendées et décrites qu'à l'aide d'une standardisation qui implique l'utilisation de paramètres de référence. Gould (1977) a montré que trois paramètres suffisent pour saisir pleinement les relations entre ontogenèse et phylogenèse. Il s'agit de la morphologie (« shape » *in* Gould, *op. cit.*), de l'âge (« age ») et de la taille (« size »). Dans un travail ultérieur, Alberch & alii (1979) ont repris ces standards et les ont affinés en leur adjoignant les taux de changement de la morphologie et de la taille, ainsi que la notion de moment de début ou de fin d'édification d'un caractère. Ces précisions autorisent une expression quantitative des transformations ontogénétiques qui permet de ramener toutes les hétérochronies à des variations élémentaires des différents paramètres.

★ **La morphologie et son taux de changement** : (respectivement désignés par les symboles σ et $K\sigma$ dans Alberch & alii, 1979). Ils sont une transcription du développement somatique, compris ici au sens strict : ils rendent compte de l'ampleur et du rythme des modifications que subissent la forme et les proportions relatives des différentes composantes de l'organisme (structures, organes...) au cours de l'ontogenèse. La morphologie ne doit pas être confondue avec la taille de l'individu qui reste, pour partie, indépendante de la forme.

★ **L'âge** : il peut être compris comme un intervalle de temps qui va de la fécondation à la fin de la croissance (ou de la vie) d'un organisme. Il est étalonné par des événements repères (expression d'un caractère, état particulier de l'organisme...) qui sont généralement définis par leurs moments de début (☛) ou de fin d'édification (♠). Les plus communément utilisés sont la naissance, les ruptures de croissance, la fin de la croissance, l'acquisition de la maturité sexuelle... Dans ce dernier cas l'âge est une transcription du développement germinatif. C'est un standard qui, sauf exception (stries d'accroissement couplées à des rythmes saisonniers), reste inaccessible au paléontologiste. Attention, l'âge (critère d'ordre biologique) n'est pas nécessairement confondu avec le temps (critère d'ordre cosmique), il est d'ailleurs possible de rechercher la fonction qui les lie (fonction ϕ *in* Alberch & alii, 1979).

★ **La taille et son taux d'accroissement** (respectivement désignés par les symboles S et K_s dans Alberch & alii, 1979). En règle générale, la taille est étroitement corrélée à l'âge ; cette dépendance permet aux paléontologistes d'estimer de façon commode les modifications relatives de ce dernier. Ils accordent ainsi à la taille une double signification : la sienne propre et celle de l'âge. Toutefois, cette corrélation n'est pas une règle absolue et divers facteurs, comme les contraintes écologiques, peuvent la contrarier : il existe même des exceptions flagrantes comme le nanisme ou le gigantisme. Une telle assimilation reste donc commode, mais elle n'est pas sans risque et le paramètre taille doit être utilisé avec prudence.

En résumé, il découle de la définition de ces standards, qu'en paléontologie l'analyse des hétérochronies revient à interpréter les modifications que présente la relation taille-morphologie en fonction des

variations de 4 paramètres de croissance : K_s (taux d'accroissement), $K\sigma$ (taux de changement), α et β (repères chronologiques).

Nous envisagerons successivement dans les pages qui viennent :

- les modifications particulières que sont le nanisme et le gigantisme ;
- les modes élémentaires d'hétérochronie (décrits par Gould, 1977 et Alberch & alii, 1979) ;
- leurs possibilités de combinaisons ;
- leurs associations avec les innovations.

Ces descriptions mettront l'accent sur les transformations de l'ontogenèse en tant que sources particulières de variation. Le prolongement évolutif de la variation ainsi produite, qui représente sans doute son impact le plus important, sera laissé en filigrane dans le texte, mais apparaîtra concrètement dans les exemples illustrant les différents modes hétérochroniques.

3. NANISME ET GIGANTISME

Ce sont deux modifications de l'ontogenèse qui résultent d'un changement du taux d'accroissement de taille (K_s). Il y a uniquement réduction ou augmentation du volume corporel sans altération de la synchronisation des développements somatique ou germinale. Les différentes étapes du développement se succèdent, chez la forme dérivée, selon la même chronologie (ordre de succession et durée) que chez la forme initiale, mais à un taux de croissance ralenti (nanisme) ou accéléré (gigantisme). Chez les invertébrés, le nanisme et le gigantisme sont, dans de nombreux cas, les manifestations directes de contraintes extérieures (nanismes écologiques par exemple), mais ils peuvent également provenir de contraintes internes (hormonales en particulier).

Le nanisme et le gigantisme sont particulièrement délicats à déceler pour le paléontologiste : il ne suffit pas qu'une forme présente une taille adulte relativement faible ou forte pour pouvoir être considérée comme naine ou géante, il faut aussi que les modifications de taille ne s'accompagnent d'aucun changement d'âge ou de forme. C'est pour cela que de nombreuses espèces naines ou géantes citées dans la littérature paléontologique proviennent en fait de vraies hétérochronies du développement (progenèse ou hypermorphose).

EXEMPLE : nanisme et gigantisme (Fig. 1).

Parmi les cas les plus célèbres de nanisme et de gigantisme figurent ceux liés à l'insularité. Ainsi les mammifères du Pléistocène des îles méditerranéennes ont-ils des tailles différentes de celles de leurs homologues continentaux : plus grandes pour les petites formes et, inversement, plus petites pour les grandes formes (Ambrosetti, 1968 ; Petronio, 1970). Mais les processus ontogénétiques impliqués dans la différenciation de ces faunes insulaires ne sont pas symétriques.

Les *Leithia* géants découverts dans le Pléistocène de Sicile atteignent deux fois la taille de leur proche parent supposé, le loir commun (*Glis glis*), tout en conservant des proportions voisines. Seul le coefficient K_s d'accroissement de taille est modifié et il s'agit d'un gigantisme vrai, au moins pour la morphologie générale du crâne, les dents présentant par contre des différences, notamment « un taux exceptionnel de molarisation » (Mein, 1983, p. 191) qui n'est pas sans évoquer une tendance hypermorphique (voir définition ci-dessous). Ceci montre que le gigantisme proportionné reste assez théorique, dans la mesure où un changement de taille suscite presque mécaniquement des modifications de proportion.

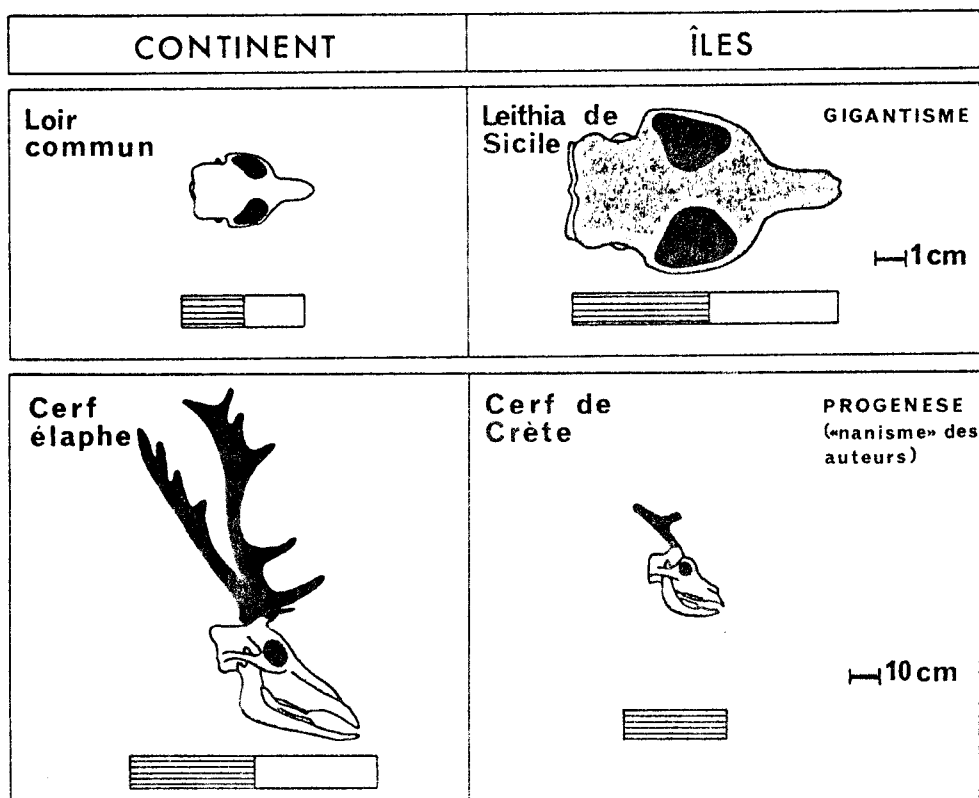


Fig. 1 — Nanisme et gigantisme.

Comparaison des mammifères des îles méditerranéennes (Sicile, Crète...) avec des formes continentales apparentées.

Cadre supérieur : le rongeur géant de Sicile (*Leithia melitensis*) comparé au loir commun (*Glis glis*).

Cadre inférieur : le petit cerf de Crète (*Megaceros*) comparé à la forme continentale (*Cervus elaphus*) ; cet exemple, généralement interprété par les auteurs comme un cas de nanisme, est en réalité une progénèse (figure réalisée d'après les dessins de Petronio, 1970). Les cartouches sont construits sur le modèle utilisé et expliqué pour le tableau 1.

Dwarfism and giantism.

Comparison between mammals living in mediterranean islands (Crete, Sicily) with connected continental mammals.

Upper cartouche : the giant (*Leithia melitensis*) living in Sicily is compared with the common dormouse (*Glis glis*).

Lower cartouche : the small stag living in Crete (*Megaceros*) is compared with the continental stag (*Cervus elaphus*). This example, always interpreted as dwarfism is, in fact, a progenesis (drawing from Petronio, 1970). The symbols in the cartouches are the same as those used on the table 1.

. En revanche, les « cerfs » de Crète, prétendus nains, associent en fait à leur petite taille des proportions différentes de celles de leurs parents du continent : bien qu'adultes, ils ont une allure juvénile. Ce sont des formes progénétiques et non pas des formes naines au sens strict.

Deux solutions ontogénétiques différentes ont donc été adoptées par les petits et les grands mammifères soumis à l'insularité. Mais bien que différentes, ces solutions tendent toutes deux à l'acquisition d'une « taille raisonnable » (Thaler, 1973, p. 750).

Tabl. 1 — Les principales modifications de l'ontogénèse (hétérochronies, innovations ou processus associés) et leur extension phylétique. Les modifications ontogénétiques (partie supérieure du tableau) correspondent à des processus qui aboutissent à des résultats morphologiques (expressions phénotypiques). Ces résultats (paedomorphose, peramorphose) peuvent être notamment perçus dans une perspective phylétique (partie inférieure du tableau).

Les cartouches horizontaux symbolisent le déroulement de l'ontogénèse. Leur longueur est proportionnelle à la taille de l'adulte ; à l'intérieur les différents figurés (de gauche à droite : rayures horizontales, blanc, rayures obliques) représentent la succession des stades ontogénétiques. Le figuré noir est réservé aux innovations.

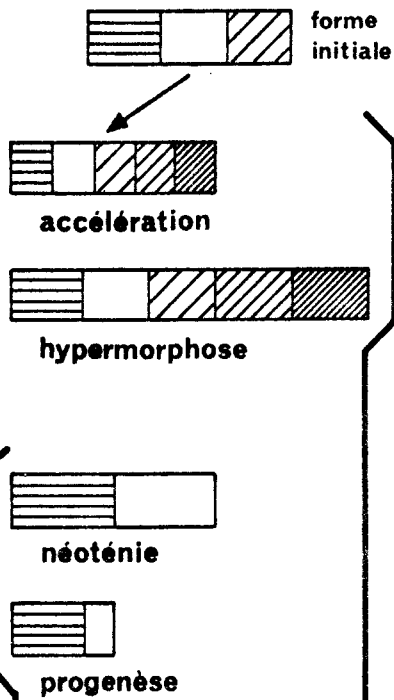
Les concepts anciens de palongenèse et protérogenèse apparaissent ici comme des cas particuliers de paedo- et peramorphose (d'après David, 1985, modifié).

Main ontogenetic heterochronies, innovations, associated process and their phyletic extension.

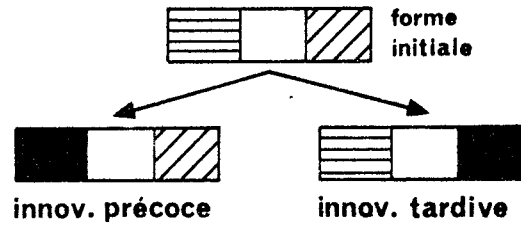
The horizontal cartouches represent symbolically the ontogeny. The length of these cartouches is related with the adult size. Inside, the different patterns represent the succession of the ontogenetic stages (from left to right : horizontal stripes, white, and crossed stripes). The black is reserved for innovations.

MODIFICATIONS ONTOGENETIQUES

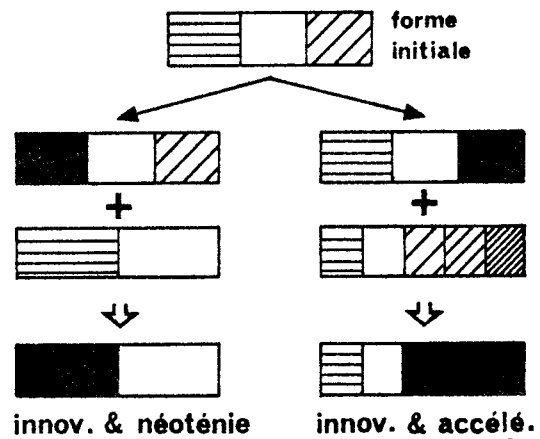
HETEROCHRONIES



INNOVATIONS

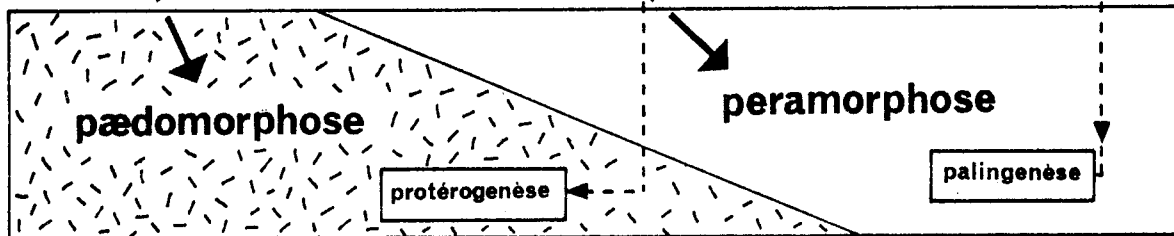


PROCESSUS ASSOCIES



EXTENSION

PHYLETIQUE



4. LES HÉTÉROCHRONIES ÉLÉMENTAIRES

Elles correspondent à des modifications de l'ontogénèse sans innovation apparente, mais avec altération des séquences du développement somatique ou germinale. Elles sont au nombre de 4 (tabl. 1) et peuvent être classées en 2 catégories fondées sur la nature des paramètres de croissance impliqués.

a) L'ACCÉLÉRATION ET LA NÉOTÉNIE

Dans ce type d'hétérochronie seul le taux de changement de forme ($K\sigma$) est modifié : la taille adulte de la forme dérivée reste inchangée par rapport à celle de la forme initiale et la fin de la croissance survient à un âge biologique identique. Par contre le déroulement du développement somatique est accéléré (accélération) ou ralenti (néoténie). Dans le premier cas, l'ensemble des étapes de la croissance de la forme initiale est condensé vers les premiers stades de l'ontogénèse de la forme dérivée et des morphologies nouvelles, expressions d'éventuelles disharmonies de croissance, peuvent apparaître à la fin du développement (état adulte). La plupart des exemples de palingénèse cités dans la littérature correspondent en fait à des accélérations. Dans le cas d'une néoténie, les étapes juvéniles de la croissance de la forme initiale persistent jusqu'à l'âge adulte chez la forme dérivée et certains stades tardifs peuvent même disparaître au profit de l'expression de ces stades plus précoces.

La « synaptogénèse » (Mattéi, 1984, 1985) est une accélération qui affecte seulement une partie du développement et qui provoque la condensation, voire la disparition, d'un ou plusieurs stades de croissance en un « module synaptofère ». Ce concept recouvre simplement un cas particulier d'accélération et nous ne l'utiliserons pas ici.

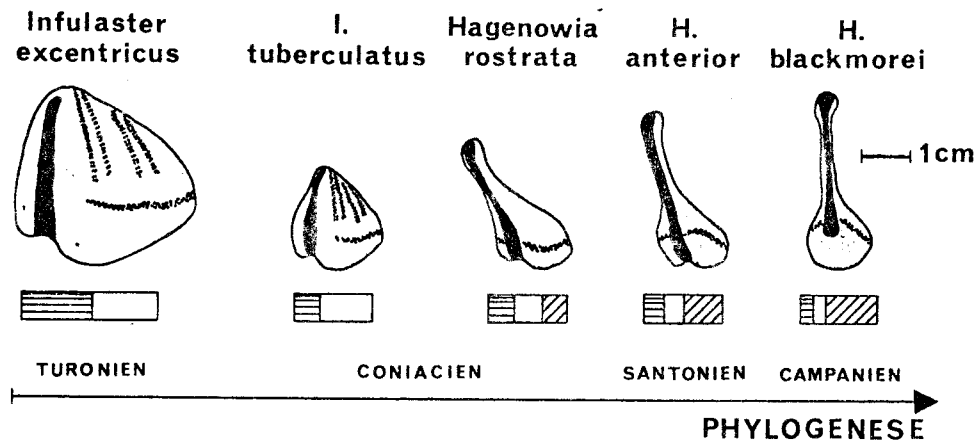


Fig. 2 — Accélération

Évolution au cours du Crétacé supérieur de la lignée d'échinides *Infulaster-Hagenowia*. La tendance à l'élongation et au redressement du rostre apical résulte d'une accélération du développement (la tendance ne s'exprime pleinement qu'à partir du stade *Hagenowia*). C'est un exemple de peramorphocline (*sensu* Mc Namara, 1982).

Acceleration

Evolution of the phylum *Infulaster - Hagenowia* (echinoids) during the Upper Cretaceous. The trend to elongation and straightening of the apical rostrum is the result of an acceleration of the development. It is an example of peramorphocline (*sensu* Mc Namara, 1982).

EXEMPLE : accélération (Fig. 2).

Dans la mer de la Craie, se sont différenciés des oursins aux formes étranges dont l'évolution au cours du Crétacé supérieur peut être suivie en détail dans la lignée *Infulaster - Hagenowia*. Le premier membre de la lignée (*I. excentricus*) possède un test accuminé, profondément échancré par le sillon ambulacraire

antérieur et il dérive d'Holastéroïdes classiques, au test arrondi et aux formes d'allure plus juvéniles.

Ces caractères particuliers s'accroissent légèrement chez *Infulaster tuberculatus* qui est de plus petite taille. Ils s'hypertrophient ensuite chez le genre *Hagenowia* dont le test porte un rostre, creusé d'une gouttière, qui abrite l'ambulacre antérieur. La suite de

l'évolution (*H. anterior* et *H. blackmorei*) se marque par le redressement du rostre à la verticale et par la migration de la bouche qui remonte sur la face antérieure. La mise en place de ces caractères et notamment l'édification du rostre sont l'expression d'allométries de croissance qui deviennent de plus en plus accusées au fil de la lignée : les zones ambulacraires et

interambulacraires antérieures constituent une part de plus en plus importante du test puisque leur coefficient de changement de forme ($K\phi$) augmente. L'évolution de la lignée procède donc d'une accélération qui amène, par amplification des allométries de croissance, la réalisation de morphologies hyper-adultes.

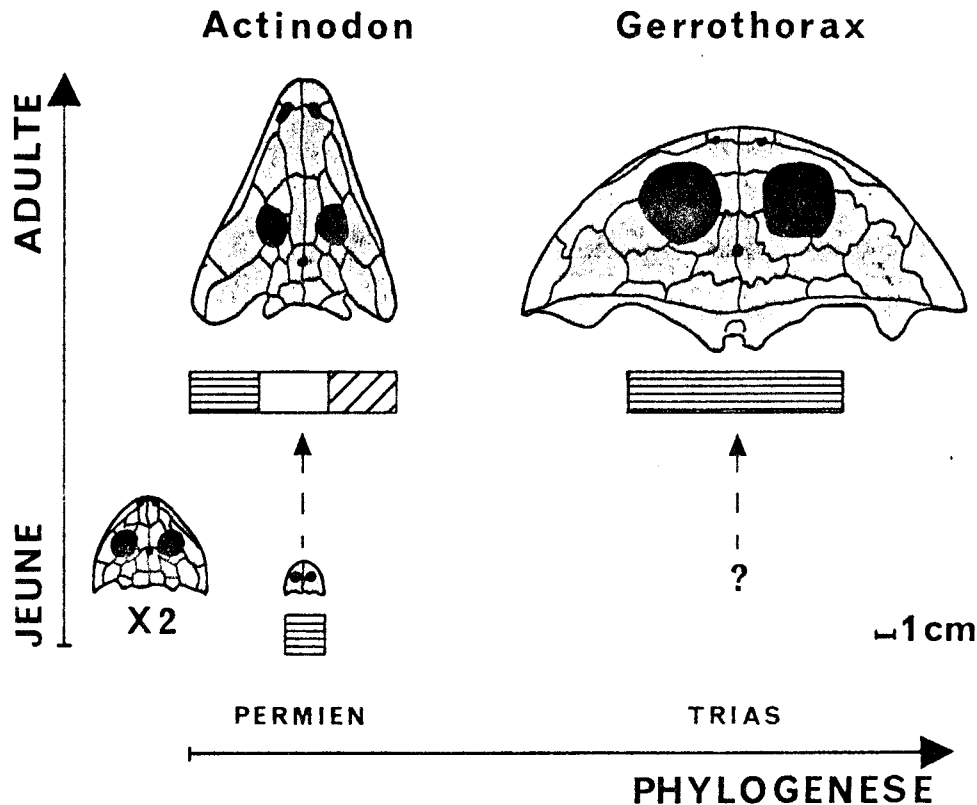


Fig. 3 — Néoténie

Comparaison de deux amphibiens stégocéphales. Au Trias, l'adulte de *Gerrothorax* a une morphologie similaire à celle du jeune *Actinodon* du Permien, tout en atteignant une taille comparable à celle de l'adulte d'*Actinodon* (d'après de Ricqlès, 1979, modifié).

Neoteny

Comparison between two Stegocephal amphibians. The adult of *Gerrothorax* is close shaped to the youthful *Actinodon* from the Permian, but its size is similar (from de Ricqlès, 1979, modified).

EXEMPLE : néoténie (Fig. 3)

Le rôle des altérations de l'ontogenèse au cours de l'histoire évolutive de certaines lignées d'amphibiens du groupe des Stégocéphales Temnospondyles a été pressentie depuis longtemps, mais la démonstration des phénomènes de néoténie est récente (de Ricqlès, 1975, 1979). Les formes anciennes ont un développement ontogénétique complet qui permet aux adultes d'acquérir un mode de vie amphibie, voire dans certains cas, presque terrestre. Les genres *Eryops* ou

Actinodon sont de bons exemples de ces amphibiens de grande taille, à ossification toujours très poussée. Ainsi, chez *Actinodon*, dont le déroulement de l'ontogenèse a pu être reconstitué, le crâne des formes juvéniles est large tandis que celui des adultes est plus étroit. Ces espèces permienues relativement primitives, mais à ontogenèse complète, ont donné naissance, au Trias, à des formes chez lesquelles on observe une disparition progressive des stades tardifs de l'ontogenèse : *Gerrothorax* fournit un exemple

très démonstratif de l'aboutissement de cette tendance. Si les formes adultes de ce genre atteignent une taille voisine de celle de leurs ancêtres, leur morphologie en fin de croissance est par contre très différente. En effet, l'ornementation des os dermiques, la forme largement arrondie du crâne ainsi que le faible degré d'ossification du squelette rappellent les caractères des larves ou des formes juvéniles d'*Eryops* ou

d'*Actinodon*. Ces formes tardives, à ontogenèse « incomplète », conservaient très probablement jusqu'à la fin de leur croissance des branchies fonctionnelles qui les rendaient dépendantes du milieu aquatique.

De telles transformations de l'ontogenèse s'accordent parfaitement avec une hétérochronie de type néoténie.

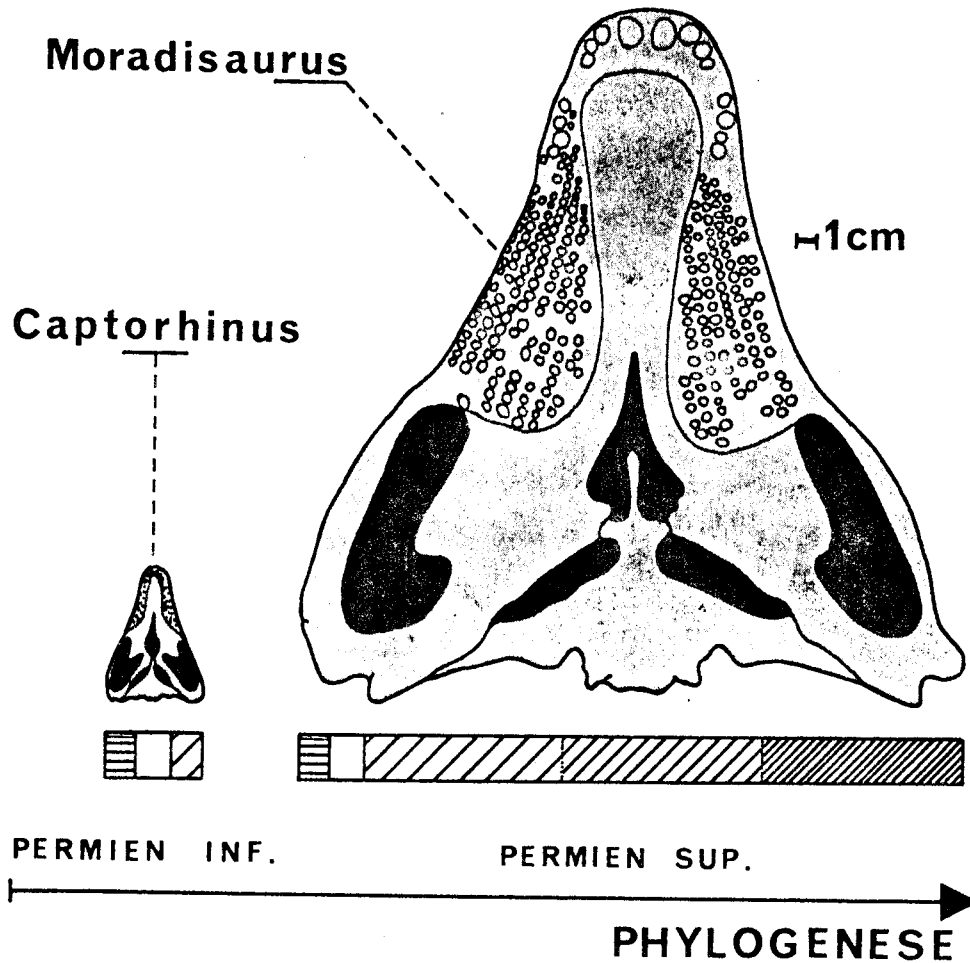


Fig. 4 — Hypermorphose

Comparaison de deux reptiles captorhinomorphes. Au Permien inférieur, *Captorhinus* est une forme de petite taille, qui porte trois rangées dentaires sur le maxillaire supérieur. Au Permien supérieur, *Moradisaurus* est une forme dérivée, de très grande taille, qui porte une dizaine de rangées dentaires. L'augmentation concomitante de la taille et du nombre de rangées dentaires résulte d'une hypermorphose (d'après de Ricqlès, 1979, modifié).

Hypermorphosis

Comparison between two Captorhinomorph reptiles. *Captorhinus* (Lower Permian) is a small sized animal with 3 dental rows on the upper maxillary. *Moradisaurus* (Upper Permian) is a big sized derived form with about 10 dental rows. Increases in size and in number of dental rows are the result of an hypermorphosis (from de Ricqlès, 1979, modified).

b) L'HYPERMORPHOSE ET LA PROGENÈSE

Ces hétérochronies affectent l'âge (au sens de développement germinale). Le moment de la fin de la croissance (β) est décalé : soit retardé (**hypermorphose**), soit avancé (**progenèse**). La taille (adulte par exemple) atteinte par la forme dérivée sera donc respectivement plus grande ou plus petite que celle de la forme initiale. Par contre la synchronisation des développements somatique et germinale n'est pas affectée et la corrélation taille-forme reste inchangée, même si, la croissance d'une forme hypermorphique se poursuivant plus longtemps, on peut voir apparaître en fin d'ontogenèse, à des tailles plus grandes, des morphologies nouvelles liées à la prolongation de modalités de croissance disharmoniques. A l'inverse, la croissance d'une forme progénétique se déroule sur une période plus brève et la forme dérivée présente la morphologie et la taille qu'avait la forme initiale à un stade juvénile de son développement.

Dans la littérature les cas de progenèse ont souvent été interprétés comme des exemples de nanisme. En réalité la progenèse, qui implique un raccourcissement de l'âge biologique, paraît beaucoup plus fréquente que le nanisme où la durée du développement germinale reste inchangée. Pour le paléontologiste, la progenèse se distingue toutefois du nanisme par l'aspect juvénile des espèces qui en sont issues, les formes naines atteignant, malgré leur petite taille, une morphologie adulte.

L'hypermorphose et la progenèse ont respectivement les mêmes effets sur la morphologie que l'accélération et la néoténie. En effet, la morphologie d'une forme hypermorphique est identique à celle induite par une accélération ; il en va de même avec la progenèse et la néoténie. Cependant, comme on vient de le voir, hypermorphose et progenèse s'accompagnent de changements de taille, tandis qu'accélération et néoténie se déroulent à taille constante.

L'impact évolutif de l'hypermorphose et de la progenèse peut venir du changement morphologique : la première entraîne l'apparition de morphologies de plus en plus spécialisées alors que la seconde induit des structures plus simples. Mais il doit aussi être recherché dans le type de stratégie démographique que ces hétérochronies suscitent. En effet le raccourcissement ou la prolongation du développement germinale agissent **directement** sur le rythme de renouvellement des générations. Ainsi une progenèse est en général associée à l'acquisition d'une stratégie démographique de type r, tandis qu'une hypermorphose coïncide souvent avec l'acquisition d'une stratégie de type K (Gould, 1977 ; de Ricqlès, 1979).

EXEMPLE : hypermorphose (Fig. 4)

L'évolution des reptiles Captorhinomorphes du Paléozoïque résulte d'une hétérochronie du développement (de Ricqlès, 1979, 1980). Cet auteur reconnaît au cours du Permien une série morphologique qui représente autant que possible la lignée phylogénétique réelle. Cette série débute avec *Captorhinus* au Permien inférieur et s'achève avec *Moradisaurus* au Permien supérieur. *Captorhinus* est une forme adulte de très petite taille dont les maxillaires supérieurs ne portent que trois à quatre rangées dentaires ; *Moradisaurus* est une forme de grande taille possédant un nombre élevé (jusqu'à 11) de rangées dentaires. Par ailleurs l'étude des tissus osseux montre que la croissance de *Captorhinus* était rapide, mais courte, tandis que celle de *Moradisaurus* se poursuivait à un rythme sensiblement plus lent pendant plus longtemps. Tout se passe comme si, corrélativement à un accroissement de la durée de vie, des « tranches supplémentaires d'ontogenèse » (de Ricqlès, 1979, p. 1148) s'accumulaient en fin de croissance au cours de l'histoire évolutive du groupe. *Moradisaurus* présente au Permien supérieur une morphologie identique à celle qu'aurait pu virtuellement avoir *Captorhinus* dès le Permien inférieur si sa croissance avait été prolongée. Il s'agit donc d'une forme hypermorphique.

EXEMPLE : progenèse (Fig. 5)

Les Clypeastéroïdes sont un ordre d'Echinides Irréguliers apparus au début du Tertiaire. Ils dérivent des Cassiduloïdes (Phelan, 1977) qui sont des oursins fouisseurs, dépositivores, au test généralement arrondi et dépourvus de mâchoires (lanterne d'Aristote) à l'état adulte. *Togocyamus*, considéré comme le premier représentant des Clypeastéroïdes, est une très petite forme du Paléocène d'Afrique occidentale qui, par de nombreux caractères, est tout à fait analogue à un jeune Cassiduloïde : *Togocyamus* a un test ovoïde assez élevé, des pétales peu développés, un péripacte supramarginal, un péristome central de grande taille et il possède des mâchoires. Il semble donc bien que *Togocyamus* soit l'équivalent progénétique d'un Cassiduloïde (étape 1). L'impact majeur de cette progenèse a été la réapparition à l'état adulte des mâchoires perdues au Lias par les premiers Cassiduloïdes. Ce retour d'une lanterne peu différenciée a suscité l'acquisition d'un nouveau mode trophique chez des échinides endobenthiques et il est à l'origine de la radiation adaptative des Clypeastéroïdes qui regroupent des formes aussi diverses que les *Clypeaster*,

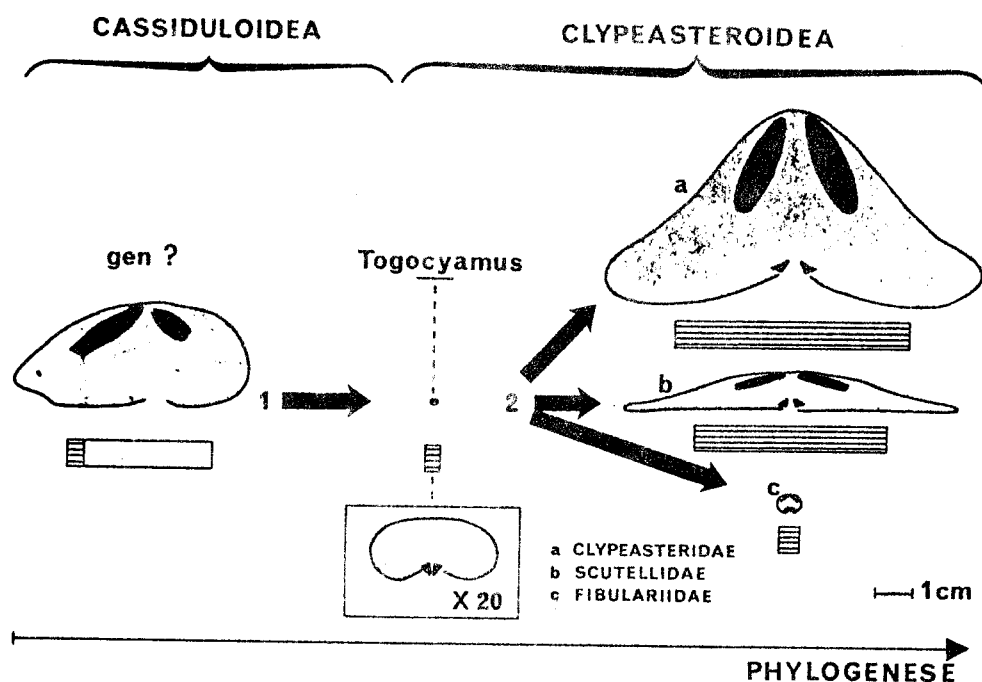


Fig. 5 — Progenèse

Les Cassiduloïdes possèdent des mâchoires uniquement dans les premiers stades de leur ontogenèse. Les Clypéastéroïdes dérivent de ces derniers par l'intermédiaire d'une forme progénétique, *Togocyamus*, qui, restant de très petite taille, conserve ses mâchoires jusqu'au stade adulte (d'après les données de Phelan, 1977).

Progenesis

Classiduloïds echinoids have a lantern (dental apparatus) in the first stages of their ontogeny ; this lantern disappear after. Clypeasteroids echinoids are probably derived from Cassiduloïds by a progenetic process : the genus *Togocyamus*, because reaching the adult stage at a very small size, retains the lantern (from Phelan informations, 1977).

Tabl. 2 — Tableau des 28 combinaisons obtenues en associant 2 à 2 les différentes altérations de l'ontogenèse.

Les informations sont analysées en fonction de leur possibilité de reconnaissance en paléontologie où l'on ne dispose pas d'indications directes sur l'âge biologique. On distingue alors :




- . 6 combinaisons *antinomiques* (carrés noirs) ;
- . 6 combinaisons *amplificatrices* (hyperperamorphoses : losanges clairs ; hyperpaedomorphoses : losanges barrés) ;
- . 10 combinaisons *mimétiques* (marquées par un triangle sur fond gris) ;
- . 6 combinaisons correspondent à des *cas complexes* (numérotées de 1 à 6).

Mapping of the 28 combinations obtained by association two by two of principal heterochronies.

Informations are analysed from a paleontological point of view (without information on biological age). Four cases can be distinguished :

- . 6 *antinomic* combinations (black squares) ;
- . 6 *increasing* combinations (hyperperamorphosis : clear diamonds ; hyperpaedomorphosis : crossed diamonds) ;
- . 10 *mimetic* combinations (triangles in grey squares) ;
- . 6 combinations which are *complex* associations (numbered from 1 to 6).

	Gigan- tisme						
Nanisme		Nanisme	Accélération				
Accé- lération	▽ H	4					
Néoténie	1	▽ P		Néoténie			
Hyper- morphose	3	▽ A	◇	▽ gg	Hypermorphose		
Progenèse	▽ N	6	▽ nn	◇		Progenèse	
Pré- déplac. ^t	▽ H	5	◇		◇	▽ nn	Pré-déplacement
Post- déplac. ^t	2	▽ P		◇	▽ gg	◇	

 Combinaisons incompatibles
  Hyper-paedomorphose
  Hyper-peramorphose

▽ Pseudo { nn: nanisme, gg: gigantisme
 H: hypermorphose, P: progenèse, A: accélération, N: néoténie

1-6 : Cas complexes 1-2: gigantisme néoténique, 3: hypergigantisme
 4-5: nanisme accéléré, 6: hypernanisme

les Scutelles (dollars des sables) ou les petits *Fibularia* (étape 2). Cet exemple illustre bien l'importance phylétique considérable que peut avoir une progenèse.

REMARQUE

Deux autres hétérochronies existent en plus des quatre types principaux qui viennent d'être décrits, mais elles sont plus difficiles à saisir. Il s'agit des « déplacements » (au sens d'Alberch & *alii*, 1979) qui affectent la durée d'expression d'un caractère au cours de la morphogenèse : le décalage concerne le début de la morphogenèse dont l'amorce est anticipée (**prédéplacement**) ou différée (**post-déplacement**). Ce sont les moments initiaux (✕) qui sont modifiés, mais les aboutissements adultes de ces hétérochronies sont exactement les mêmes que ceux de l'accélération et de la néoténie, seuls les processus biologiques diffèrent. Cette nuance prend toute son importance en embryologie, à l'échelle des différenciations cellulaires par exemple. En revanche, son utilisation en paléontologie apparaît plus délicate, surtout en l'absence de marqueurs précis de l'âge biologique.

c) SYNTHÈSE ET EXTENSION PHYLÉTIQUE

Les 4 hétérochronies élémentaires peuvent être regroupées d'après leurs conséquences sur la morphologie en modes paedomorphiques ou peramorphiques (Alberch & *alii*, 1979). On parlera de paedomorphose lorsque la maturité survient à des stades morphologiques plus précoces (juvéniles) du développement somatique ; réciproquement on parlera de peramorphose lorsque l'arrêt de la croissance correspond à des stades plus tardifs (hyper-adultes) du développement somatique. Ces termes sont en principe réservés aux seules conséquences morphologiques des perturbations de l'ontogenèse.

Dans une perspective phylétique, la peramorphose produit une **récapitulation** (la séquence ontogénétique de la forme dérivée récapitule la phylogenèse), tandis que la paedomorphose est toujours associée à une **récapitulation inverse** (la séquence ontogénétique de la forme initiale est une image inversée de la phylogenèse). Nous ne maintiendrons cependant pas ces nuances introduites par Alberch & *alii* (1979) et nous ne conserverons que les termes de peramorphose et de paedomorphose compris ici au sens large et englobant les dimensions géographique, écologique ou historique (phylétique) des variations observées.

5. LES ASSOCIATIONS D'HÉTÉROCHRONIES

Dans les paragraphes précédents nous avons envisagé les cas simples d'altération de l'ontogenèse, où, lorsque l'un des standards varie, les autres restent stables. Cette approche, nécessaire pour la clarté de l'exposé, ne rend toutefois pas compte de la complexité des faits observables dans la nature. En réalité, l'indépendance possible des développements somatique et germinale permet la réalisation de nombreux cas de figures. Le tableau 2 rassemble toutes les possibilités combinatoires entre nanisme, gigantisme et hétérochronies élémentaires envisagées deux à deux. Les 28 combinaisons théoriques obtenues peuvent être regroupées en 4 ensembles.

★ 6 combinaisons théoriques associent des transformations antinomiques et elles n'ont pas de signification réelle (nanisme + gigantisme par exemple) ; (combinaisons antinomiques du tableau 2).

★ 6 autres, en associant des transformations de même tendance, provoquent une amplification des modes paedomorphiques (hyperpaedomorphose) ou au contraire peramorphiques (hyperperamorphose)

(combinaisons amplificatrices du tableau 2). Ce sont par exemple :

- les **progenèses néoténiques** où le raccourcissement du développement germinale est associé à un développement somatique ralenti ;
- les **hypermorphoses accélérées** où la prolongation du développement germinale est associée à un développement somatique accéléré.

EXEMPLE : hypermorphose accélérée (Fig. 6)

L'étude des Liparoceratidae capricornes (ammonites, Lias moyen) révèle un cas d'hétérochronie hyperperamorphique où une hypermorphose est associée à une accélération (Dommergues, 1986). Ces ammonites ont une morphologie originale, dite capricorne (symbolisée en noir sur les cartouches de la figure) qui correspond à l'association d'une coquille évolutive et d'une ornementation à côtes simples non interrompues sur le ventre. La mise en place de la morphologie capricorne chez *Aegoceras capricornus* est l'aboutissement d'une tendance évolutive néoténique à partir

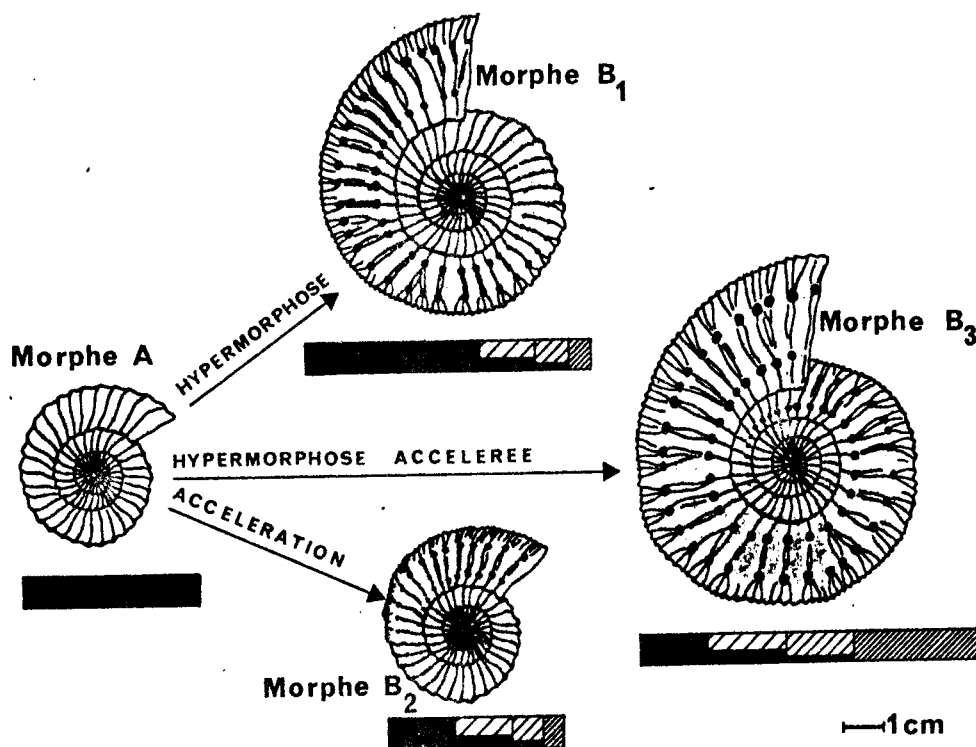


Fig. 6 — Hypermorphose accélérée

La variabilité intraspécifique du liparocératidé *Aegoceras capricornus* intègre deux types morphologiques principaux : l'un, évolue à ornementation simple (morphé A), l'autre, identique au précédent dans les tours internes, montre en fin de croissance une ornementation complexe (morphes B₁, B₂, B₃). Cette variabilité traduit des peramorphoses associant accélération et hypermorphose.

Accelerated hypermorphosis

The infraspecific variability in *Aegoceras capricornus* is constituted with two principal morphologies ; the first one has a simple ribbing (morph A) the second one, similar in the inner whorls has a complex ribbing in outer whorls (morphs B₁, B₂, B₃). This variability is the result of a peramorphosis which mixt acceleration and hypermorphosis.

de formes à ornementation complexe faite de côtes divisées sur la région ventrale et d'une double rangée de tubercules latéraux (cf. Figure 8). L'étude de la variabilité de l'espèce *A. capricornus* montre qu'à une grande majorité d'individus à morphologie capricorne (morphé A de la figure), sont associées quelques rares formes (morphes B₁, B₂, B₃) qui, en cours de croissance, adoptent une ornementation complexe proche de celle de leur ancêtre. Ces différents morphes expriment tous, à des degrés divers, une tendance hétérochronique peramorphique qui provoque le retour de la morphologie ancestrale, auparavant masquée par la néoténie. Par rapport au morphé A pris comme référence, la variabilité observée s'explique soit par une hypermorphose (B₁), soit par une accélération (B₂), soit le plus fréquemment par une hypermorphose accélérée (B₃). Dans le premier cas la réapparition en fin de croissance de l'ornementation complexe découle d'une prolongation du dévelop-

pement ; dans le second cas la durée du développement reste inchangée et l'ornementation complexe réapparaît en fin de croissance à la faveur d'une accélération ; enfin le troisième cas peut être compris comme la convergence des deux tendances hétérochroniques précédentes et la morphologie qui en résulte est hyperperamorphique. Les morphes peramorphiques (B₁, B₂, B₃) sont toujours rares au sein des populations et peuvent être assimilés à des accidents ontogénétiques. Ils ne sont donc pas, comme on le pensait auparavant, les représentants rares de lignées évoluant en parallèle.

★ 10 combinaisons sont difficilement interprétables lorsque l'on ne dispose pas d'informations directes sur l'âge biologique (combinaisons mimétiques du tableau 2). Ces imbrications peuvent se faire avec un très faible découplage entre les développements somatique et germinale. Les habitus induits par de telles

transformations complexes miment alors ceux provoqués par d'autres transformations élémentaires. Par exemple :

- les **progenèses accélérées**, où le raccourcissement du développement germinale et de l'âge biologique est associé à un développement somatique accéléré, peuvent miner un nanisme ;

- les **hypermorphoses néoténiques**, où la prolongation du développement germinale et de l'âge biologique est associée à un développement somatique ralenti, peuvent mimer un gigantisme.

Dans les deux cas envisagés ici, la taille adulte reste corrélée avec l'âge biologique alors qu'elle ne l'est pas dans le nanisme et le gigantisme.

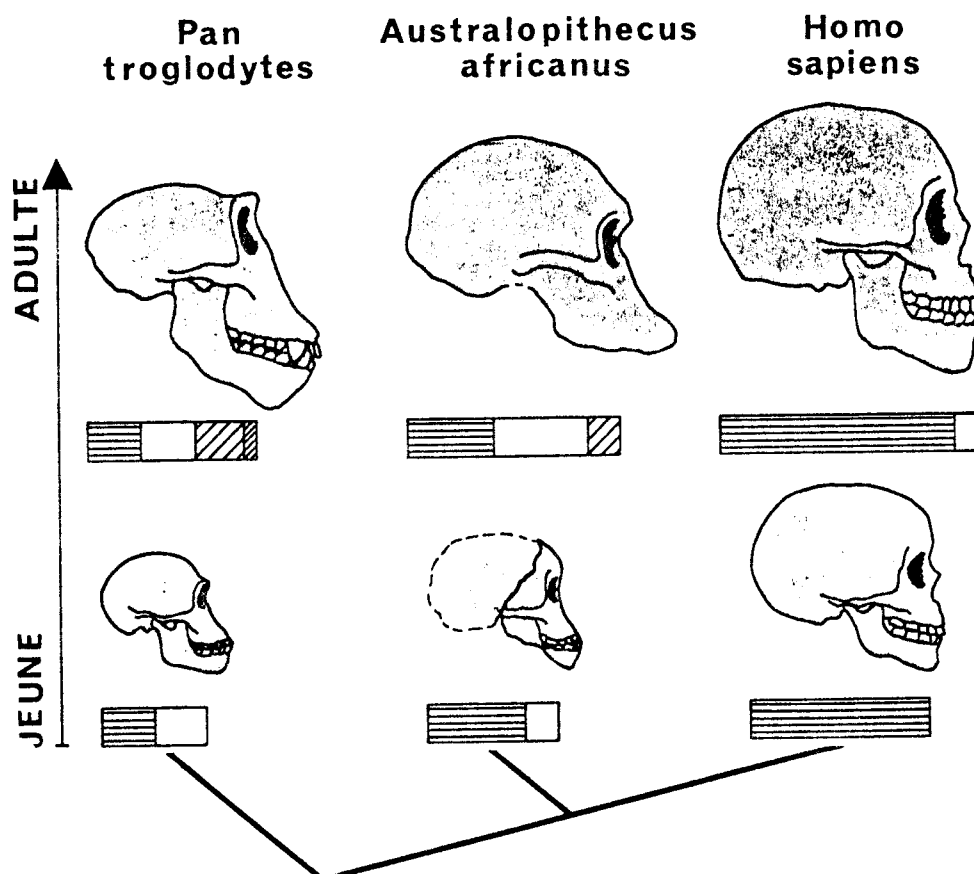


Fig. 7 — Hypermorphose néoténique

Comparaison de la morphologie crânienne du chimpanzé (*Pan troglodytes*), de l'australopithèque (*Australopithecus africanus*) et de l'homme moderne (*Homo sapiens*) : la forme du crâne adulte de ce dernier rappelle celle du chimpanzé jeune. La variation observée entre ces trois formes s'organise le long d'un paedomorphocline. Leurs relations de parenté sont suggérées par le cladogramme du bas de la figure.

Neotenic hypermorphosis

Comparison of skull shape between chimpanzee (*Pan troglodytes*), australopithecids (*Australopithecus africanus*) and modern man (*Homo sapiens*). The skull shape of an adult man is close with a skull shape of a youthfull chimpanzee. The evolution observed among these 3 forms is organized along a paedomorphocline. The related links among these 3 genus are suggested by the cladogram.

EXEMPLE : hypermorphose néoténique (fig. 7)

Les principales différences morphologiques observées entre les grands singes anthropomorphes, les australopithèques et *Homo sapiens* s'expliquent en partie

par des hétérochronies du développement associant des tendances paedomorphique et peramorphique. Les modifications de la forme du crâne résultent d'une tendance néoténique qui affecte la plupart des caractères. Le jeune chimpanzé et le jeune australopi-

thèque possèdent un crâne d'allure arrondie, à frontal redressé et à mandibule de petite taille. Au cours de leur croissance, ils acquièrent un crâne de plus en plus anguleux (constriction rétro-orbitaire, torus sus-orbitaire, voire crêtes sagittale et occipitale chez les mâles, frontal oblique vers l'arrière) et une mandibule de grande taille (prognathisme). En revanche, *Homo sapiens* conserve jusqu'à la fin de sa croissance une morphologie qui rappelle la morphologie juvénile ancestrale. Il se distingue donc par une atténuation généralisée des caractères adultes ancestraux communs aux grands singes anthropomorphes et aux Australopithèques. Parallèlement à ces modifications de forme, se produit une augmentation générale de la taille, et de celle du crâne en particulier. Cette tendance est liée à l'acquisition de plus en plus tardive de

la maturité sexuelle : elle correspond donc à une hypermorphose.

Globalement, la tendance paedomorphique suscitée par la néoténie est la plus importante. Cette dissymétrie fait que l'association néoténie + hypermorphose ne mime pas ici un gigantisme car les impacts morphologiques de la paedomorphose effacent presque complètement ceux de l'hypermorphose.

★ Les 6 dernières combinaisons correspondent à des cas complexes dans lesquels interviennent toujours le nanisme ou le gigantisme (nanisme accéléré, hypergigantisme...). Elles se manifestent par des exagérations de tendances à l'augmentation ou à la diminution de taille sans qu'il soit concrètement possible de faire la part des différents processus impliqués et nous n'en donnerons pas d'exemple.

6. LES INNOVATIONS ET LEURS ASSOCIATIONS AVEC LES HÉTÉROCHRONIES

Les innovations se reconnaissent comme l'apparition de caractères morphologiques réellement nouveaux. Néanmoins, lorsqu'elles interviennent en fin de croissance, elles sont parfois difficiles à distinguer de certaines transformations peramorphiques associées à une croissance disharmonique. Cette réserve étant faite, nous allons décrire quelques modalités d'apparition des innovations avant de les étudier en association avec des hétérochronies.

a) L'INNOVATION PRÉCOCE

Dans l'innovation précoce, le caractère nouveau apparaît tôt au cours de l'ontogenèse et il peut persister plus ou moins longtemps au cours du développement somatique. Cette modalité s'observe souvent sur des organismes à croissance accressionnaire comme les graptolites ou les ammonites. Elle est par contre rarement évoquée à propos d'organismes à croissance non accressionnaire, chez lesquels elle est plus difficile à cerner. Une innovation précoce peut, à la limite, englober la coenogenèse, modification qui n'affecte que des caractères fonctionnellement liés au stade embryonnaire, et qui n'est pas susceptible de gagner des étapes plus tardives de l'ontogenèse. Le placenta des mammifères eutheriens fournit un exemple non ambigu de caractère coenogénétique.

Ainsi conçu, l'innovation précoce peut être comprise comme un cas particulier de la divergence, terme assez imprécis sous lequel de nombreux auteurs (De Beer, 1940 ; Delsol, 1977) regroupent toute appari-

tion d'un caractère nouveau à un stade quelconque de l'ontogenèse, suivie d'une persistance de ce caractère jusqu'à l'adulte.

EXEMPLE : innovation précoce (Fig. 8)

Les ammonites du genre *Liparoceras* ont une coquille assez globuleuse et une ornementation toujours complexe : côtes divisées sur la région ventrale, double rangée de tubercules sur les flancs. Cette ornementation apparaît très précocement au cours de la croissance (Dommergues, 1986). Les premiers *Liparoceras* capricornes (*Beaniceras centaurus*), qui dérivent du genre *Liparoceras*, ont des tours internes à ornementation beaucoup plus simple : les côtes ne se divisent plus sur la région ventrale devenue lisse et ne portent plus de tubercules latéraux. Ce type d'ornementation, qui annonce celui des formes tardives de la lignée, est symbolisé en noir sur les cartouches de la figure. Par contre l'ornementation de la loge d'habitation de *Beaniceras centaurus* reste plus complexe et ressemble encore à celle des *Liparoceras*. Il y a donc apparition au cours de l'étape 1 de la phylogenèse d'un caractère nouveau qui reste cantonné aux premiers stades du développement. Cette innovation précoce va de pair avec une progenesis (*Beaniceras centaurus* ne dépasse pas 2,5 cm). Enfin l'absence de populations intermédiaires entre les *Liparoceras* et les premiers *Beaniceras* plaide en faveur d'un événement évolutif rapide. Ce n'est que par la suite (cf. exemple innovation précoce + néoténie) que l'apparition

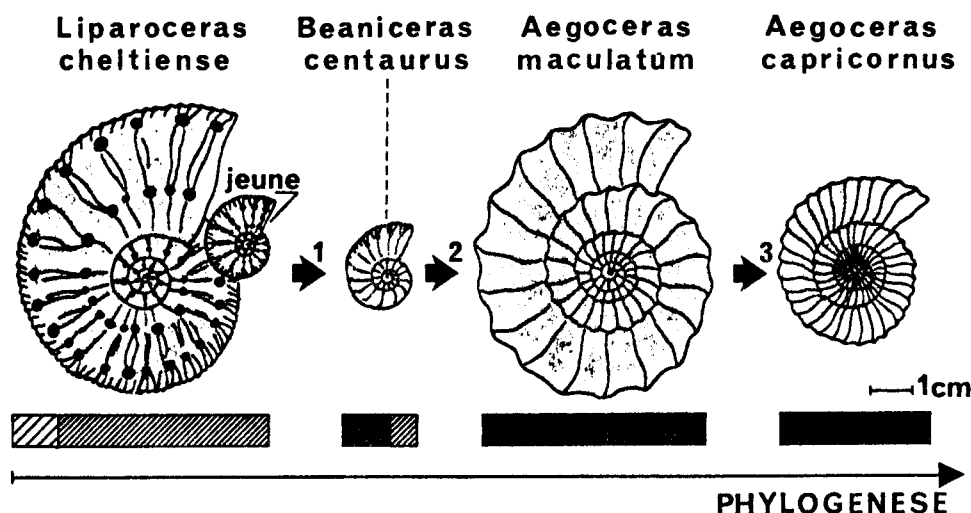


Fig. 8 — Innovation précoce et néoténie

Principales étapes de l'évolution de la lignée des liparocératidés capricornes. Le caractère capricorne (côtes simples et coquille évolutive) apparaît brutalement dans les tours internes de *Beaniceras centaurus* (cette innovation précoce est figurée en noir). Il gagne ensuite la totalité du développement par néoténie hypermorphique chez les *Aegoceras*.

Early innovation and neoteny

Principal stages of evolution in the « Liparoceratidae capricornes » lineage. The « capricorne » character (single ribs, evolute shell) appears in the inner whorls of *Beaniceras centaurus* (« capricorne » innovation is in black on the cartouche) ; this character is also in outer whorls of *Aegoceras*, bigger in size. This latter genus appears as the result of a neotenic hypermorphosis.

brutale de l'ornementation capricorne s'amplifiera et prendra toute son importance.

b) L'INNOVATION TARDIVE

Elle correspond à l'apparition d'un caractère nouveau en fin de croissance. L'innovation tardive est donc également un cas extrême de divergence *sensu lato*. L'innovation tardive peut, à la limite, comprendre la variation adulte qui correspond à l'acquisition de caractères fonctionnellement liés au stade adulte (ou à la maturité sexuelle). D'une manière analogue aux caractères coenogénétiques, de tels caractères ont peu de chance de gagner d'autres stades de l'ontogénèse (ici des stades plus précoces).

EXEMPLE : innovation tardive (Fig. 9)

Les ammonites de la famille des Amaltheidae (Lias moyen) sont caractérisées par plusieurs traits morphologiques originaux dont la carène cordée qui correspond à une aire ventrale pincée et soulevée en ondulations profondes au passage des côtes, presque toujours bifurquées. Les Amaltheidae s'enracinent au sein du genre *Oistoceras* (Liparoceratidae) dont les représentants les plus primitifs ont une ornementation simple tout au long de leur croissance (*Oistoceras angulatum*). En revanche, chez le représentant ultime

du genre, *Oistoceras figulinum*, certains variants montrent en fin de croissance une bifurcation des côtes et une surélévation de l'aire siphonale (ébauche de carène). Chez *O. figulinum* apparaît donc épisodiquement un complexe de caractères, inconnu chez les formes plus anciennes, qui correspond à une innovation tardive (étape 1 de la figure). Les caractères nouveaux ne sont toutefois pas exprimés chez *O. figulinum* avec la même fréquence ni surtout avec la même intensité que chez les Amaltheidae. En effet l'ornementation de type ancestral domine encore largement la morphologie d'*O. figulinum* et l'innovation tardive n'est qu'un motif surimposé à une morphologie primitive. Il faudra attendre une restructuration morphologique importante pour que l'innovation puisse s'exprimer pleinement chez les premières Amalthees (étape 2).

L'intérêt évolutif d'une innovation est en grande partie dépendante des hétérochronies qui lui sont associées et qui peuvent atténuer ou amplifier son impact. Ainsi une accélération (tendance peramorphique) repoussera une innovation précoce vers les premiers stades de l'ontogénèse et pourra la faire disparaître. De même une néoténie (tendance paedomorphique) risque de masquer l'expression d'une innovation tardive. Au contraire, certains modes hétérochroniques favorisent l'extension et l'impact morphologique des innovations. Ce sont principalement les associations suivantes.

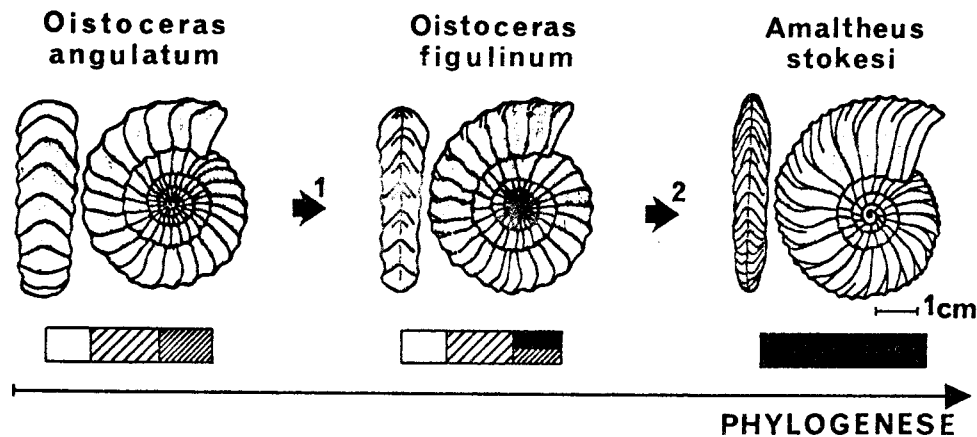


Fig. 9 — Innovation tardive et accélération

Principales étapes de l'évolution conduisant des liparocératidés capricornes aux amalthées. La carène cordée et la costulation bifurquée apparaissent en fin de croissance chez *Oistoceras figulinum* (cette innovation tardive est figurée en noir). Ce caractère gagne ensuite la totalité du développement par accélération chez *Amaltheus stokesi*.

Late innovation and acceleration

Principal stages of evolution from the « Liparoceratidae capricornes » to the Amaltheidae. The cordate keel and the bifurcated ribs appear in *Oistoceras figulinum* at the end of the body chamber (late innovation is in black on the cartouche). This character is present during the whole ontogeny of *Amaltheus stokesi*. It results from a strong acceleration.

c) INNOVATION PRÉCOCE ET NÉOTÉNIE

Dans cette association, le caractère nouveau apparu à un stade précoce va, repris par une néoténie, s'étendre à une part de plus en plus importante du développement somatique ; il pourra même dans certains cas gagner les stades les plus tardifs. Une telle modalité ne peut être analysée en détail que si l'on connaît toutes les étapes de l'ontogenèse. A l'inverse, si l'on dispose des seules formes adultes, l'innovation précoce ne sera pas détectée avant qu'elle n'ait atteint le stade adulte : elle apparaîtra alors comme une transformation morphologique rapide qui, dans une perspective évolutive, figurera un cas de ponctuation.

EXEMPLE : innovation précoce + néoténie (Fig. 8)

Pour illustrer les conséquences évolutives de l'imbrication d'une innovation précoce et d'une néoténie nous poursuivrons l'exemple des Liparoceratidae capricornes. Au cours de l'étape 1, l'ornementation simple de type « capricorne », était apparue dans les tours internes de *Beaniceras centaurus* (innovation précoce) et son extension morphologique ne dépassait pas 15 mm de diamètre. Les changements majeurs interviennent ultérieurement (étape 2) et résultent d'une hétérochronie (néoténie) qui, ralentis-

sant le développement somatique, permet à la morphologie juvénile de persister jusqu'à la fin de la loge d'habitation. Cette tendance néoténique accorde à la morphologie capricorne une place de plus en plus importante et induit un renouveau morphologique de grande ampleur. Elle s'accompagne également d'une forte augmentation de la taille adulte (hypermorphose ou gigantisme). Le principal épisode néoténique (étape 2) correspond à un stade assez précoce de l'histoire évolutive de la lignée et la morphologie paedomorphique, une fois acquise, persiste jusque chez les derniers Liparoceratidae capricornes (étape 3). L'association d'une innovation précoce et d'une néoténie aboutit ici à un scénario évolutif complexe rattachable au modèle classique de la protérogonèse.

d) INNOVATION TARDIVE ET ACCÉLÉRATION

Cette modalité est l'opposée de la précédente. L'accélération du développement somatique provoque une compaction des stades ontogénétiques au profit de l'innovation qui peut s'étendre jusqu'à des étapes très précoces de l'ontogenèse. Dans les cas les plus extrêmes, la morphologie ancestrale n'est plus exprimée ; elle pourra cependant réapparaître ultérieurement à la faveur d'une tendance néoténique.

EXEMPLE : innovation tardive + accélération (Fig. 9)

L'acquisition de la carène cordée qui caractérise les Amaltheidae s'est faite en plusieurs étapes. Nous avons vu ci-dessus qu'une ébauche de carène apparaît en fin de croissance par innovation tardive chez les derniers Liparoceratidae du genre *Oistoceras* (étape 1 de la figure). Le passage de ces formes aux premières Amalthées du groupe d'*Amaltheus stokesi* (étape 2) semble être un événement évolutif rapide (absence de populations à morphologie intermédiaire) qui s'accompagne de restructurations très importantes : la coquille devient beaucoup plus involute et acquiert une véritable carène cordée, associée à des côtes presque toujours bifurquées. Les transformations qui touchent à l'ornementation résultent d'une hétérochronie de type accélération qui provoque l'extension vers les tours internes de caractères initialement limités aux seuls stades tardifs de l'ontogenèse. L'histoire évolutive des Amaltheidae relève donc, pour les caractères ornementaux, d'une association entre une innovation tardive et une hétérochronie peramorphique. Considérée dans son ensemble, cette succession d'événe-

ments évolutifs s'accorde bien avec le modèle classique de la palingenèse.

Si l'on reconsidère à la lumière de ces exemples les définitions traditionnelles de la protérogenèse et de la palingenèse rappelées en introduction, on constate que ces deux concepts, globalement descriptifs, peuvent être aisément compris comme des combinaisons entre innovation et hétérochronie.

- La **protérogenèse** devient la résultante évolutive de l'association d'une innovation précoce et d'une hétérochronie paedomorphique, impliquant un ralentissement du développement somatique (néoténie ou néoténie hypermorphique).

- La **palingenèse** est la résultante évolutive d'une innovation tardive associée à une hétérochronie peramorphique, impliquant une accélération du développement somatique (accélération) ou parfois une prolongation du développement germinal (hypermorphose).

7. CONCLUSIONS

L'analyse des hétérochronies de développement et la mise en évidence des innovations qui leur sont associées permet de dépasser conceptuellement l'approche la plus souvent descriptive qui caractérisait, jusqu'à une période récente, l'étude des phénomènes évolutifs. Envisagées dans un cadre phylétique, les hétérochronies du développement permettent d'expliquer et d'interpréter de nombreuses variations morphologiques observées dans les séries évolutives fossiles. Elles suggèrent une dynamique évolutive qui peut amener des interprétations nouvelles.

Ainsi certaines hétérochronies apparaissent étroitement liées aux rythmes évolutifs. Les néoténies, hypermorphoses et accélérations s'enchaînent de manière répétitive au cours du temps. Elles engendrent souvent des gradients morphologiques qui dessinent des tendances interprétables en termes gradualistes ou punctualistes. De telles tendances ont été décrites comme des paedomorphoclines ou des peramorphoclines par Mc Namara (1982). Au contraire, les progenèses apparaissent comme des événements isolés, non répétitifs, rompant la continuité des paedomorphoclines ou des peramorphoclines. Elles ne s'enchaînent pas en tendances et coïncident toujours

avec des ponctuations à partir desquelles vont pouvoir se développer d'autres tendances. De ce fait, elles sont fréquemment la cause des changements les plus radicaux, notamment de ceux qui sont à l'origine des radiations adaptatives.

Par ailleurs, la prise en compte des hétérochronies permet d'outrepasser la signification évolutive, à long terme, des tendances, c'est-à-dire de s'affranchir de la seule vision rétrospective des transformations pour s'attacher à leurs significations adaptatives immédiates. Une progenèse, par exemple, provoquant un raccourcissement du développement germinal, induit une augmentation du taux de renouvellement des générations. Elle influe donc directement sur la stratégie démographique du groupe dont l'importance adaptative peut être majeure. Les conséquences morphologiques de l'hétérochronie deviennent alors secondaires, même si elles acquièrent ultérieurement une importance adaptative nouvelle (ce phénomène concorde avec le concept d'exaptation, Gould & Vrba, 1982). Toutefois, en paléontologie, il faut rester prudent sur les implications démographiques des hétérochronies. D'une part des transformations morphologiques identiques peuvent résulter de processus variés, voire

opposés (cf. tableau 2), d'autre part les stratégies ne sont pas toujours aisément perceptibles.

Enfin, l'analyse des hétérochronies offre des possibilités nouvelles pour établir les liens de parenté entre les groupes. Elles servent à déterminer la valeur apomorphe ou plésiomorphe des caractères (Fink, 1982)

et ouvrent un domaine d'application prometteur, même si certains cladistes conservant une vision étroite des relations ontogénèse-phylogénèse (Nelson, 1978), marquent parfois un retour à la récapitulation de Haeckel.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGASSIZ L. (1857) - Essay on classification in « Contribution to the natural history of the United States », E. Lurie edit., vol. 1. *Harvard Univ. Press edit.*, Cambridge, Mass., 1962.
- ALBERCH P., GOULD S.J., OSTER G.F. & WAKE D.B. (1979) - Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, Chicago, 5 (3), 296-317.
- AMBROSETTI A. (1968) - The Pleistocene dwarf Elephants of Spinagallo. *Geol. Rom.*, Roma, 7, 277-397.
- BAER K.E. (1828) - Entwicklungsgeschichte der Thiere : Beobachtung und Reflexion. *Bornträger edit.*, Königsberg, 264 p.
- BAER K.E. von (1876) - Über Darwin's Lehre, in « Reden gehalten in Wissenschaftlichen Versammlungen », vol. 2. *K. Röttger edit.*, St-Petersburg, 235-480.
- DAVID B. (1985) - La variation chez les échinides irréguliers. *Thèse Univ. Dijon*, 302 p. (inédit).
- DE BEER G.R. (1930) - Embryology and evolution. *Clarendon Press edit.*, Oxford, 116 p.
- DE BEER G.R. (1940) - Embryos and ancestors. *Clarendon Press edit.*, Oxford, 197 p.
- DELSOL M. (1977) - Embryogenesis, Morphogenesis, Genetics and Evolution. in HECHT M.K., GOODY P.C. & HECHT B.M. « Major Patterns in Vertebrate Evolution ». *Nato Advanced Study Institutes Series*, New-York, 14, 119-138.
- DELSOL M. & FLATIN J. (1978) - Embryologie, anatomie comparée et évolution. *Bull. Soc. zool. France*, Paris, 103 (2), 199-204.
- DEVILLERS C. (1983) - Darwinisme et théorie synthétique ; quelques problèmes actuels. *Centre interdisciplinaire d'Étude de l'Évolution des Idées, des Sciences et des Techniques*, Université Paris-Sud Orsay edit., 1982, 67 p.
- DOMMERGUES J.L. (à paraître) - Évolution chez les Ammonitina au Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. *Docum. Lab. Géol. Lyon*.
- ELDREDGE N. & GOULD S.J. (1972) - Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. in SCHOPF T.J.M. « Model in Paleobiology ». *Freeman, Cooper & Co edit.*, San Francisco, 82-115.
- FINK W.L. (1982) - The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny, *Paleobiology*, Chicago, 8 (3), 254-264.
- GOULD S.J. (1968) - Ontogeny and the explanation of form: an allometric analysis. in MACURDA D.B. red. « Paleobiological aspect of growth and development, a symposium », suppl. *J. Paleont.*, Washington, 42 (5), 81-98.
- GOULD S.J. (1969) - An evolutionary microcosm : Pleistocene and Recent history of the land snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda. *Bull. Mus. comp. Zool.*, Cambridge, 138, 407-532.
- GOULD S.J. (1977) - Ontogeny and Phylogeny. *Harvard Univ. Press. edit.*, Cambridge (Mass.), 501 p.
- GOULD S.J. & ELDREDGE N. (1977) - Punctuated equilibria : the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, Chicago, 3 (2), 115-151.
- GOULD S.J. (1982) - Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution in BONNER J.T. « Evolution and development », *Springer Verlag edit.*, Berlin, 333-345.
- GOULD S.J. & LEWONTIN R.C. (1982) - L'adaptation biologique. *La Recherche*, Paris, 139, 1494-1502.
- GOULD S.J. & VRBA E.S. (1982) - Exaptation a missing term in the science of form. *Paleobiology*, Chicago, 8 (1), 4-15.
- HAECKEL E. (1866) - Generelle Morphologie der Organismen. *Georg. Reimer edit.*, Berlin, 574 p. et 462 p.

- HYATT A. (1897) - Cycle in life of the individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny). *Proc. Am. Acad. Arts Sci.*, 32, 209-224.
- MC NAMARA K.J. (1982) - Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology*, Chicago, 8 (2), 130-142.
- MC NAMARA (1985) - Taxonomy and evolution of the Cainozoic spatangoid Echinoid *Protenaster*. *Paleontology*, London, 28 (2), 311-330.
- MATTEI J. (1984) - Application de méthodes d'analyse globale à l'étude des amaltheidés du bassin sédimentaire des Causses du Sud du Massif central français (Carixien supérieur, Domérien). *Thèse univ. Lyon I*, 254 p. (inédit).
- MATTEI J. (1985) - Application du concept de synaptogenèse à l'interprétation de rapports phylétiques entre deux groupes d'ammonitidés du Toarcien des Causses (France). *Geobios*, Lyon, 18 (2), 243-247.
- MEIN P. (1983) - Particularité de l'évolution insulaire chez les petits mammifères. in CHALINE J. « Modalités rythmes et mécanismes de l'évolution biologique », *Coll. internat. CNRS*, 330, 189-193.
- NELSON G. (1978) - Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law. *Syst. Zool.*, Washington, 27 (3), 324-345.
- PAVLOW A.P. (1901) - Le Crétacé inférieur de la Russie et sa faune. *Nouv. Mém. Soc. Imp. Nat.*, Moscou, 16, 1-87.
- PETRONIO C. (1970) - I Roditori pleistocenici della grotta di Spinagallo (Siracusa). *Geol. Rom.*, Roma, 9, 149-194.
- PHELAN T.F. (1977) - Comments on the water vascular system, food grooves, and ancestry of the Clypeasteroid echinoids. *Bull. mar. Sci.*, Miami, 27 (3), 400-422.
- RICQLÈS A. de (1975) - Quelques remarques paléohistologiques sur le problème de la néoténie chez les Stégocéphales. In « Problèmes actuels de paléontologie - Evolution des Vertébrés », *CNRS edit.*, Paris, 1, 351-362.
- RICQLÈS A. de (1979) - Relations entre structures histologiques, ontogenèse, stratégies démographiques et modalités évolutives : le cas des Reptiles Captorhinomorphes et Stégocéphales temnospondyles. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, (D) 288, 1147-1150.
- RICQLÈS A. de (1980) - Croissance périodique, ontogenèse phylogénèse et stratégies démographiques, le cas des Reptiles Captorhinomorphes. *Bull. Soc. zool. France*, Paris, 105 (2), 363-369.
- SCHINDEWOLF O.H. (1936) - Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik : Kritik und Synthese. *Bornträger edit.*, Berlin, 108 p.
- SERRES E.R.A. (1824) - Explication du système nerveux des animaux invertébrés. *Ann. Sci. nat.*, Paris, 3, 377-380.
- STANLEY S.M. (1979) - Macroevolution, pattern and process. *Freeman edit.*, San Francisco, 332 p.
- THALER L. (1973) - Nanisme et gigantisme insulaires. *La Recherche*, Paris, 37, 741-750.
- TINTANT H. (1979) - Embryologie et évolution, II : La recapitulation et ses exceptions en paléontologie. in BONS J. « Aspects modernes des recherches sur l'évolution ». *Mém. Trav. Instit. Montpellier*, 10, 17-27.
- WEISMANN A. (1904) - The evolution theory, vol. 2, the biogenetic law, *Edward Arnold edit.*, Londres, 159-191.