

PALEONTOLOGIE. — *Translation des trajectoires ontogénétiques et résultats hétérochroniques; un modèle.* Note de **Jean-Louis Dommergues**, présentée par Yves Coppens.

La comparaison des itinéraires ontogénétiques de taxons apparentés permet souvent de reconnaître des trajectoires standards. Les hétérochronies ontogénétiques observées entre ces taxons résultent de translations de telles trajectoires. Lorsque celles-ci comportent des inversions de tendances, une translation les affectant induit des résultats hétérochroniques également complexes. Un modèle en est proposé.

PALEONTOLOGY. — Translation of ontogenetic trajectories and heterochronical results; a model.

By comparison of ontogenetic itineraries of related taxa it is often possible to recognize standard trajectories. The ontogenetic heterochronies observed between these taxa are seen as the results of translations of such trajectories. If these latter allow inversions of tendencies, a translation induces equally complex heterochronic results. A model is proposed.

Le rôle des hétérochronies du développement dans l'évolution a été souligné par de nombreux auteurs ([1] à [6]), et fait l'objet de recherches qui montrent que ces hétérochronies dépendent étroitement des trajectoires ontogénétiques des groupes étudiés [6]. Nous n'envisagerons pas ici les hétérochronies dues à un raccourcissement (progenèse) ou à une prolongation (hypermorphose) de la durée totale du développement. Nous analyserons par contre celles liées à un ralentissement ou à une accélération de la morphogenèse d'un caractère, dans une durée de développement supposée inchangée. Nous utiliserons la méthode préconisée par Alberch et coll. [6], basée sur des diagrammes dont l'axe des ordonnées exprime les transformations morphologiques relatives (σ) subies par un caractère au cours de l'ontogenèse, et l'axe des abscisses, l'âge des individus (a). Pour le paléontologiste, la taille générale (S) des individus est souvent le paramètre qui fournit la moins mauvaise estimation de cet âge.

L'étude des transformations de l'ontogenèse affectant des taxons apparentés, par exemple le long d'une succession phylétique, demande une analyse à trois niveaux :

1. Établir pour chaque caractère, au moyen des diagrammes évoqués plus haut, les trajectoires ontogénétiques des différents taxons. Dans les cas les plus simples, ces trajectoires sont constituées d'un unique segment de droite; ce sont d'ailleurs de tels cas qui ont été le plus souvent envisagés par les auteurs. Toutefois on est souvent confronté à des cas plus complexes où les trajectoires sont constituées d'une suite d'éléments linéaires : portions de courbe ou segments de droite dont les différentes pentes reflètent les changements de taux de variation de l'indice (σ) qui surviennent au cours de l'ontogenèse; on peut même observer des inversions complètes de tendance et les trajectoires peuvent alors comprendre des éléments de pentes contraires. Les trajectoires des différents taxons, une fois établies, on constate souvent que chez plusieurs d'entre eux, voire dans leur ensemble, les changements de taux de variations de (σ) surviennent au cours des ontogenèses dans un ordre identique et qu'en outre leurs sens et leurs amplitudes restent très proches. Il est alors possible de mettre en évidence une *trajectoire ontogénétique standard* dont les éléments constitutifs se retrouvent dans l'ensemble de ces taxons.

2. Définir les transformations qui affectent l'ontogenèse sans altérer les caractéristiques de la trajectoire standard, mais en la décalant dans l'espace à deux dimensions du diagramme. De telles modifications de l'ontogenèse seront désignées par le terme de *translations ontogénétiques*. Elles peuvent résulter soit d'accélération ou de ralentissement de la morphogenèse, soit de pré ou de post-déplacements [6]; processus qui dans tous les cas affectent la trajectoire dans son ensemble.

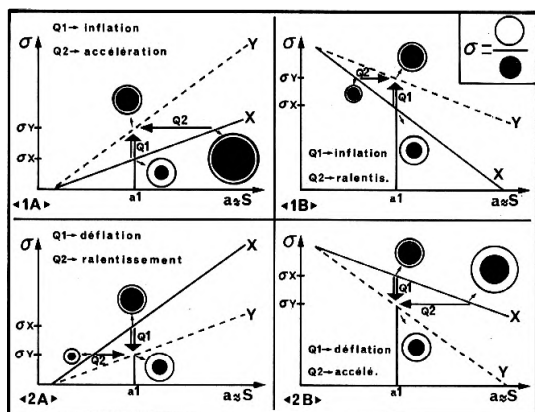


Fig. 1

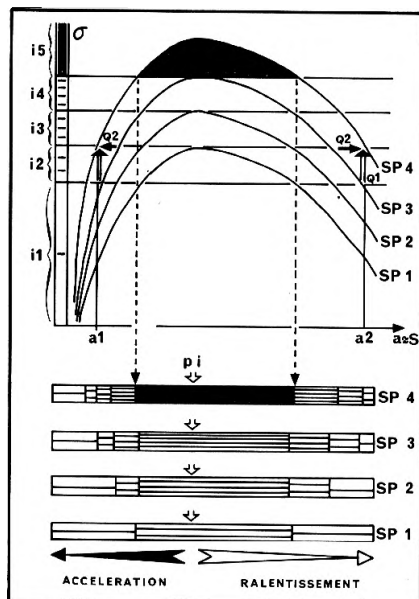


Fig. 2

Fig. 1. — Principales implications de translations sur des trajectoires ontogénétiques de pentes positives et négatives. X : espèce ancestrale; Y : espèce descendante; σ , a, S, t, Q1, Q2, voir le texte et [6].

Fig. 1. — Main implications of translations on different ontogenetic trajectories.

X: ancestral species; Y: descendant species.

Fig. 2. — Modèle d'implication d'une translation morpho-inflationniste sur une trajectoire standard comportant une inversion de tendance.

Fig. 2. — Implication model of a translation on an ontogenetic trajectory showing an inversion of tendencies.

3. Analyser les résultats morphologiques de ces translations en termes d'hétérochronies. Celles-ci résultant d'implications des translations (processus) sur des trajectoires standards dont le degré de complexité est fortuit. Elles ont donc une signification en partie conjecturale. En effet si les trajectoires comportent plusieurs éléments où l'indice (σ) varie de façon croissante et décroissante, on observera des résultats hétérochroniques contraires pour les portions de l'ontogenèse correspondant à chaque élément.

Il convient maintenant, d'analyser indépendamment les cas résultant de translations sur des trajectoires de pente soit positive, soit négative (fig. 1). La valeur des pentes dépend du mode de calcul du paramètre (σ) celui-ci devant être choisi pour refléter l'organogenèse, chaque fois que cela est possible. On ne pourra utiliser des artifices mathématiques tels que des inversions de rapports visant à rendre les pentes systématiquement positives que si le caractère étudié ne peut pas être interprété en terme de morphogenèse, par exemple une densité de costulation chez des ammonites.

Décrire ces translations et leurs résultats hétérochroniques revient à répondre à deux questions notées Q1 et Q2 sur les figures 1 et 2 : — Q1, au même âge biologique noté (a1) sur la figure 1, la valeur de l'indice (σ) est-elle plus, ou moins, élevée chez le descendant (Y) que chez l'ancêtre (X)? — Q2, la valeur de (σ) caractérisant le descendant au stade (a1) aurait-elle été atteinte plus précocement, ou plus tardivement, au cours de l'ontogenèse de l'ancêtre? En d'autres termes, la morphologie relative est-elle respectivement en retard ou en avance chez le descendant? Les diagrammes de la figure 1 illustrent

la signification de ces questions lorsqu'on envisage les variations relatives de l'une des dimensions d'un organe, représentée par un disque noir, par rapport à la taille générale (S), représentée par un disque blanc. Pour 1A et 1B les réponses à la question Q1 sont identiques : la valeur de l'indice (σ) est toujours plus élevée chez le descendant que chez l'ancêtre; on parlera de translations de type « *morpho-inflation* ». A la question Q2, on répondra que la morphologie du descendant est en avance pour 1A (accélération, *sensu* GOULD), mais en retard pour 1B (ralentissement = néoténie, *sensu* GOULD). Pour 2A et 2B, à la question Q1 l'on répondra que les valeurs de (σ) sont moins élevées chez les descendants. On parlera de translations de type « *morpho-déflation* ». A la question Q2, deux réponses sont données : ralentissement pour 2A, accélération pour 2B. Ces modèles montrent qu'une translation implique, selon la pente, des résultats hétérochroniques de polarités contraires.

Dans la figure 1 les trajectoires ontogénétiques sont des droites, mais dans des cas plus complexes elles peuvent comporter des points d'inflexion dus à des changements de tendance des variations de l'indice (σ). Envisageons un modèle (fig. 2) où quatre espèces, possédant une trajectoire standard homologue avec inversion de tendance, se succèdent au cours d'une phylogenèse le long d'une séquence morpho-inflationiste. Si l'on compare SP3 et SP4, à des âges ($a1$) et ($a2$) situés de part et d'autre du point d'inflexion, les réponses à la question Q1 sont identiques, morpho-inflation; à la question Q2 les réponses sont opposées, accélération pour ($a1$), et ralentissement pour ($a2$). Découpons l'étendue de la plage morphologique couverte par la variation du caractère, en cinq intervalles notés $i1$ à $i5$ (fig. 2). On peut représenter sur des cartouches horizontaux, l'étendue occupée par chaque intervalle morphologique au cours des ontogenèses successives; ces cartouches donnent une image de l'itinéraire ontogénétique, exprimé en terme de succession de stades morphologiques, de chacune des espèces. On constate que, de part et d'autre d'un point d'inversion (pi), se manifestent deux tendances hétérochroniques opposées : accélération, du point d'inversion vers les stades jeunes, ralentissement, du même point vers les stades tardifs. Au cours de la phylogenèse, des états de plus en plus évolués du caractère apparaissent au niveau du point d'inversion et se répandent, à partir de lui, tant vers les stades juvéniles que vers les stades adultes.

CONCLUSION. — Ces remarques montrent que la mise en évidence d'un résultat hétérochronique est insuffisante pour permettre la connaissance du processus (type de translation) qui en est la cause et celle de la trajectoire standard du groupe étudié. Toute étude envisageant des relations entre l'ontogenèse et la phylogenèse gagnerait à débiter par la recherche des trajectoires standards et des translations qu'elles subissent; la description des résultats hétérochroniques ne devant être envisagée que comme l'étape ultime d'une telle démarche.

Remise le 7 avril 1986.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] S. J. GOULD, *Ontogeny and phylogeny*, Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.), 1977, 501 p.
- [2] R. A. RAFF et C. KAUFMAN, *Embryos, genes and evolution*, Macmillan Pub. Co., New York, 1983, 395 p.
- [3] K. J. MCNAMARA, *Paleobiology*, Chicago, 8, (2), 1982, p. 130-142.
- [4] A. DE RICQLES, *Comptes rendus*, 288, série D, 1979, p. 1147-1150.
- [5] C. DEVILLERS, *Ann. Biol.*, Paris, 24, (2), 1985, p. 153-177.
- [6] P. ALBERCH, S. J. GOULD, G. F. OSTER et D. B. WAKE, *Paleobiology*, Chicago, 5, (3), 1979, p. 296-317.