Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Thèse de doctorat de l'Université Lille 1 - Sciences et Technologies

Laboratoire Géosystèmes - FRE 3298 CNRS

Ecole doctorale des Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement

Spécialité : Paléontologie

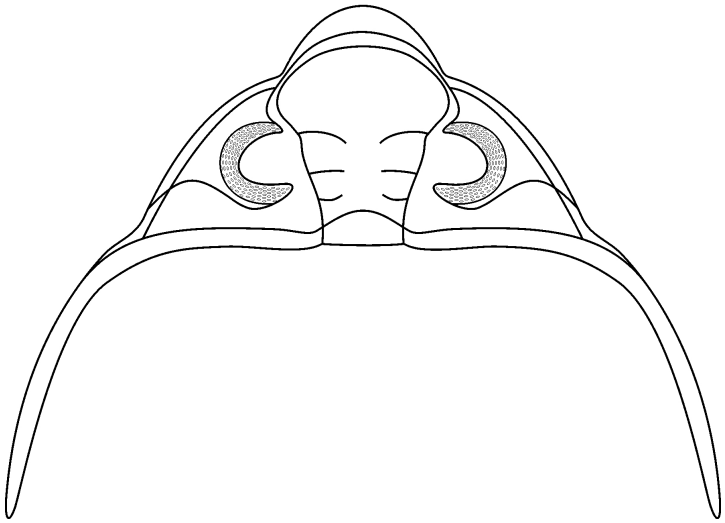
présentée par

Arnaud Bignon

pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Lille 1 - Sciences et Technologies

Evolution morphologique et associative des trilobites sous contrainte environnementale, au Dévonien moyen et supérieur, en Ardenne occidentale (bord sud du Synclinorium de Dinant)



soutenue le 12 octobre 2011 devant le jury composé de :

A. Blieck (Directeur de Recherche, Université Lille 1) ..... *Examinateur*
C. Crônier (Maître de Conférence, Université Lille 1) ..... *Directrice de thèse*
G. Edgecombe (Directeur de Recherche, Natural History Museum) ..... *Examinateur*
R. Feist (Directeur de Recherche Emérite, Université Montpellier 2) ..... *Rapporteur*
P. Morzadec (Maître de Conférence Honoraire, Université Rennes 1) ..... *Invité*
P. Neige (Professeur, Université de Bourgogne) ..... *Rapporteur*
E. Poty (Professeur, Université de Liège) ..... *Examinateur*

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Thèse de doctorat de l'Université Lille 1 - Sciences et Technologies

Laboratoire Géosystèmes - FRE 3298 CNRS

Ecole doctorale des Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement

Spécialité : Paléontologie

présentée par

Arnaud Bignon

pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Lille 1 - Sciences et Technologies

Evolution morphologique et associative des trilobites sous contrainte environnementale, au Dévonien moyen et supérieur, en Ardenne occidentale (bord sud du Synclinorium de Dinant)

soutenue le 12 octobre 2011 devant le jury composé de :

A. Blieck (Directeur de Recherche, Université Lille 1) ..... *Examinateur*
C. Crônier (Maître de Conférence, Université Lille 1) ..... *Directrice de thèse*
G. Edgecombe (Directeur de Recherche, Natural History Museum) ..... *Examinateur*
R. Feist (Directeur de Recherche Emérite, Université Montpellier 2) ..... *Rapporteur*
P. Morzadec (Maître de Conférence Honoraire, Université Rennes 1) ..... *Invité*
P. Neige (Professeur, Université de Bourgogne) ..... *Rapporteur*
E. Poty (Professeur, Université de Liège) ..... *Examinateur*

Université Lille 1 - Sciences et Technologies

Laboratoire Géosystèmes - FRE 3298 CNRS - UFR des Sciences de la Terre

Bat. SN5, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Dernières corrections : 28/11/2011

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier très chaleureusement Catherine Crônier de m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce travail de thèse, pour sa disponibilité, ses conseils et pour m'avoir enseigné la rigueur.

L'argent étant le nerf de la guerre, un grand merci au Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche de m'avoir alloué une bourse MENRT et au laboratoire Géosystème pour l'obtention d'un contrat d'ATER qui m'a permis de finir cette thèse dans de bonnes conditions de travail.

Je remercie, ensuite, l'ensemble des membres du jury d'avoir accepté de corriger ce travail et de ne pas avoir été trop méchant lors de la soutenance : Pascal Neige pour m'avoir ouvert l'esprit sur la variance et l'étude de l'origine des données ; Raimund Feist, pour avoir souligné l'importance de ce type d'étude ; Alain Blieck, pour ne pas avoir mis en application ses nombreuses menaces de vengeance lors de la soutenance ; Gregory Edgecombe, pour sa très intéressante discussion sur l'analyse cladistique et les caractères manquants ; Eddy Poty, pour ses questions qui imposaient une réflexion ; Pierre Morzadec, pour sa critique détaillée du mémoire.

Un grand merci à tous ceux qui m'ont côtoyé (supporté) durant ces quatre années : le président du Cercle des GéoContrepéteurs, Alain Blieck, pour tous ses conseils et discussions qui m'ont été d'un grand secours, ainsi qu'à son conseillé occulte, Patrick Auguste, pour sa bonne humeur ; Claire Derycke, pour sa gentillesse et nombreux coups de mains ; Sébastien Clausen qui m'a beaucoup aidé pour préparer les cours et Daniel Vachard, pour sa connaissance des micro-fossiles, j'espère que l'on se verra au Mexique ; Taniel Danielan qui a toujours cru en moi ; Thomas Servais pour m'avoir permis de participer aux congrès, ses traductions de l'allemand et son catalogue de blagues. Enfin, merci à l'ensemble des chercheurs du SN5 qui m'ont soutenu de près ou de loin dans ce travail.

Merci aussi à l'ensemble des membres du laboratoire de Paléontologie de l'Université Catholique de Lille, Benoit Hubert, Bruno Mistian, Jean-Pierre Nicollin, Pascal Deville et la dynamique Denise Brice de m'avoir accueilli pour visiter leur collection et pour leur connaissance du Dévonien ardennais.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Je tiens à remercier l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique avec Etienne Steurbaut et Annelyse Folie, ainsi que le Museum d'Histoire Naturelle de Nantes avec Serge Régnault pour m'avoir chaleureusement accueilli dans leur collection. De même, merci au programme Synthesys d'avoir financé la visite de l'IRScNB.

Un grand merci à Allart van Viersen, pour sa très grande connaissance de la systématique des trilobites Ardennais. Ce fut un réel plaisir de travailler avec lui.

Merci à tout les membres du SN5 pour leurs nombreux coups de mains, Madame Netter, les deux Moniques, Danny, Sylvie du litholamelage, Philippe pour son MEB et surtout à Elisabeth pour m'avoir aidé à me repérer dans le dédale des anciennes revues allemandes.

Je me dois de remercier tous les « bébés chercheurs » du SN5, sans qui, ces années passées à Lille n'auraient pas été aussi formidables. A Rouky et Christian, qui seront bientôt à la tête d'une multinationale ; Nico, malgré qu'il m'ait cassé le gros orteil par jalousie de mon talent footballistique ; Jean-Phi qui va bientôt se marier en Argentine ; Sit et ses discussions jusqu'à 5 heures du matin (mais pas ses massages thaï) ; Li, qu'il profite de la vie avec sa nouvelle famille ; les Laurel et Hardy que sont Yannou et JB ; Lea, la tricheuse au poker ; Gael et ses messes noires (pauvres chatons...) ; les vénézuéliens, Mélésio qui est trop parfait ; ma grande sœur Brendita ; José que l'on est obligé d'adorer ; Jean-Carlos et Maria ; les globetrotters Aurel et Violette ; les trois filles, Lauren, LN et Charlotte ; Ousmane qui doit pêcher le capitaine ; François, « Gérard » et ours bleu j'espère que votre petite entreprise va marcher . Bien sûr, je me dois de présenter mes plus sincères et profonds respects au « padrino » Angelo, si je ne veux pas qu'il m'arrive quelques petits « soucis ». Et pour finir, je ne pouvais oublier Flétan pour sa désagréabilité et Mathieu pour toutes ces longues années. Vous allez tous terriblement me manquer.

Et pour finir (the last but not the least), je tiens à remercier ma « femme » (c'est très récent, je n'ai pas encore l'habitude de le dire) Cécilia, sans qui le mémoire que vous tenez entre vos mains ne porterait pas mon nom. Je la remercie pour son aide, son soutien, ses conseils, ses corrections... et tout simplement d'être présente à mes cotés. Je ne lui dirais qu'une seule chose « ma ene zo evidout ».

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Résumé

L'étude des trilobites du Dévonien moyen et supérieur du Massif de l'Ardenne et du Boulonnais contribue de multiples façons à l'amélioration de notre compréhension de l'histoire de la Vie et de la Terre à cette époque. Leur biodiversité a été explorée à partir d'analyses statistiques multivariées, mettant en évidence une complexification de la structure de leurs communautés au cours du temps. En effet, dans un même contexte de plate-forme barrée, une seule association est présente dans l'ensemble des environnements du Givétien tandis que deux associations ont été identifiées au Frasnien, l'une restreinte aux constructions récifales et l'autre aux milieux périrécifaux. Une analyse des mégaguildes du Givétien souligne le caractère particulier des milieux récifaux par rapport à l'ensemble des environnements de la plateforme. La description du développement de trois espèces appartenant au genre Dechenella, via une analyse de morphométrie géométrique, a permis ensuite d'identifier une combinaison de plusieurs changements évolutifs de l'ontogenèse sur leur céphalon et pygidium. Ce travail souligne la complexité et le rôle important des modifications de l'ontogenèse dans la production de nouvelles morphologies. Enfin, l'étude phylogénétique des Asteropyginae nous permet de proposer une nouvelle vision de leur histoire évolutive : 1) traditionnellement divisée en deux clades, une évolution plus graduelle en un seul clade est ici privilégiée et 2) une nouvelle origine est suggérée à travers le genre Destombesina. A partir des résultats de cette analyse, les modèles de pygidiums et de céphalons, à la base de la systématique de ce groupe, ont également été redéfinis.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Abstract

The study of trilobites of Middle and Upper Devonian from Ardenne Massif and Boulonnais contributes in multiple ways to the improvement of our understanding of the Life and Earth's history of this period. Their biodiversity has been explored from multivariate statistical analyses. A gradually organisation of the structure of their communities has been evidenced. Indeed, in the same reefal platform context, only one association is presented in whole Givetian environments, whereas two associations have been identified at the Frasnian, the one confined to reefal build-ups and the other to perireefal facies. An analysis of Givetian megaguilds underlines the particularity of reefal environments compared to the other ones of the platform. Developmental description of three Dechenella species, through a geometric morphometry analysis, allows us to identify several evolutionary changes of ontogeny on cephala and pygidia. This work illustrates the complexity and the importance of ontogenetic changes in new morphology production. Phylogenetic study of Asteropyginae allow us to propose a new vision of their evolutive history. Traditionally splitted in two separate clades, the cladistic analysis of this subfamily shows a more progressive evolution in one clade. Moreover, a new origin has been suggested through the genus Destombesina. From these results, pygidial and cephalic patterns, at the base of the systematic of this group, have been redefined.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Table des matières

Résumé\Abstract **7**

Introduction **12**

1 Les trilobites et leur contexte environnemental **15**
1.1 Les trilobites 15
1.1.1 La position des trilobites dans le règne du vivant 15
1.1.2 Morphologie de l'exosquelette 16
1.1.3 Développement ontogénétique 17
1.1.4 Modes de vie 19
1.1.5 Evolution de la biodiversité des trilobites 20
1.2 Cadre géologique général du Dévonien moyen et supérieur 23
1.2.1 Définitions 23
1.2.2 Evolution paléogéographique 24
1.2.3 Paramètres environnementaux au Dévonien 24
1.3 Cadre géologique du Massif de l'Ardenne au Dévonien moyen et supérieur 26
1.3.1 Définition 26
1.3.2 Contexte paléoenvironnemental 27
1.3.3 Lithostratigraphie et biostratigraphie du Massif de l'Ardenne . . . 28
1.4 Cadre géologique du Boulonnais au Dévonien moyen et supérieur 32
1.4.1 Définition 32
1.4.2 Stratigraphie du Boulonnais 33
1.5 Conclusion 36

2 Biodiversité dans l'Ardenne au Dévonien moyen et supérieur **39**
2.1 Les analyses paléoécologiques 40
2.2 La biodiversité dans l'Ardenne au Dévonien moyen et supérieur 42
2.2.1 Historique 42
2.2.2 État des connaissances 42
2.3 Analyse des associations à trilobites 46

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

2.3.1 Présentation de l'étude 46
2.3.2 La classification hiérarchique ascendante 48
2.3.3 Définition des associations 49
2.3.4 Distribution environnementale des trilobites de l'Ardenne et du Boulonnais 55
2.3.5 Conclusion sur la dynamique de la biodiversité des trilobites de l'Ardenne et du Boulonnais 60
2.4 Mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs 61
2.4.1 Principes de la méthode 61
2.4.2 Définition des mégaguildes de la coupe du Mont D'haurs 63
2.4.3 Distribution des mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs 66
2.4.4 Discussion sur la répartition des mégaguildes 69
2.4.5 Interprétation des changements environnementaux 71
2.5 Conclusions et perspectives 72

3 Analyse des déformations relatives au cours du développement 75
3.1 Les modifications de l'ontogenèse 76
3.1.1 Les hétérochronies du développement 76
3.1.2 Les changements évolutifs de l'ontogenèse 77
3.1.3 Les analyses de morphométrie géométrique 78
3.1.4 L'apport des analyses de déformations relatives pour les études des modifications évolutives de l'ontogenèse 81
3.2 Etude ontogénétique du genre *Dechenella* 84
3.2.1 Middle Devonian trilobites from the Mont d'Haurs 84
3.2.2 Evolutionary modifications of ontogeny of three *Dechenella* species 111
3.3 Conclusion 126

4 Systématique et phylogénie de la sous-famille des Asteropyginae 129
4.1 Généralités sur les Asteropyginae 130
4.1.1 Relations phylogénétiques 131
4.1.2 Evolution de la biodiversité 131
4.2 Les Asteropyginae du Dévonien supérieur du massif de l'Ardenne 133
4.2.1 Late Devonian Asteropygine trilobites from the Frasnes area . . . 133
4.3 Analyse cladistique de la sous-famille des Asteropyginae 154
4.3.1 Les arbres phylogénétiques 154
4.3.2 Taxons et caractères 155
4.3.3 Le concept de ressemblance 155
4.3.4 Identification du sens des transformations évolutives des caractères 155

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

4.3.5 Le principe de parcimonie 156
4.3.6 The systematics and phylogeny of the Asteropyginae 157
4.4 Conclusion 216

Conclusions **218**

Bibliographie **223**

Annexes **260**

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Introduction

Malgré ses 200 ans d'histoire, la paléontologie reste une science dynamique et fascinante qui a su évoluer au cours du temps. Ces dernières décennies ont été marquées par l'évolution et la précision de ses concepts fondamentaux (relations phylogénétiques, modifications de l'ontogenèse, paléobiogéographie, tectonique des plaques...) et par l'apparition de nouvelles méthodes d'analyse (morphométrie géométrique, analyses multivariées, cladistique...) applicables grâce au développement d'outils de calculs performants. Tous ces éléments ont complètement révolutionné cette discipline, qui s'inscrit dès lors pleinement dans le XXI^{ème} siècle. De ce fait, le champ d'investigation s'est également élargi, s'articulant autour des deux grands thèmes de recherche en paléontologie, que sont l'étude de la Vie (évolution, paléobiologie, paléobiodiversité...) et celle de la Terre (changements environnementaux, paléogéographie...). Bien que nos connaissances se soient considérablement accrues dans ces différents domaines, de nombreux problèmes demeurent irrésolus et appellent le développement d'études permettant de les analyser conjointement.

Une étude simultanée de l'évolution et de la biodiversité des organismes peut être réalisée à partir des trilobites. Ces arthropodes marins, apparus il y a 540 millions d'années, sont considérés comme l'un des composants majeurs du macrobenthos au Paléozoique. Ils sont certainement parmi les premiers groupes d'organismes à donner une image précise du monde qui les entourait, nous permettant de l'étudier finement. Toute la vaste gamme d'outils modernes à la disposition des paléontologues peut être alors appliquée à ce groupe, offrant de ce fait de multiples possibilités d'études.

Ce travail de thèse s'inscrit directement dans cette approche multidisciplinaire. Dans une première partie, nous nous intéressons à la biodiversité des trilobites et des organismes associés, au cours du Dévonien moyen et supérieur, période marquée par de profondes variations environnementales. Nous nous attachons tout particulièrement à l'étude des environnements récifaux dans le massif de l'Ardenne, véritables "pouponnières" de la biodiversité. Dans une seconde partie, nous traitons de l'évolution des trilo-

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

bites. Le monde change continuellement et les organismes avec lui. De ce fait, connaitre l'évolution des espèces est crucial si nous souhaitons comprendre et estimer le plus précisément possible l'impact des variations climatiques sur le monde vivant. Nous nous arrêtons notamment sur les modifications évolutives se déroulant au cours du développement des organismes et produisant de rapides et profonds changements morphologiques. Nous tentons ainsi de répondre aux deux questions suivantes : 1) Comment se répartissent et évoluent les trilobites du Massif de l'Ardenne, en réponse aux nombreuses variations environnementales enregistrées au cours du Dévonien moyen et supérieur ? 2) Quelle est la part des changements ontogénétiques dans cette adaptation au milieu ainsi que dans la production de la biodiversité ? Afin d'apporter des réponses, les relations phylogénétiques entre les différents clades de trilobites étudiés doivent être précisément connues. Dès lors, une analyse cladistique est menée et fait l'objet d'une troisième partie.

Ce manuscrit est organisé comme suit. Dans le premier chapitre, nous présentons les caractéristiques générales des trilobites et leur milieu de vie, au cours du Dévonien moyen et supérieur, dans le massif de l'Ardenne. Cette région constitue un cadre d'étude privilégié afin d'estimer l'impact des variations environnementales sur les organismes, en milieu récifal. Le second chapitre est consacré à l'analyse de la biodiversité des trilobites de l'Ardenne et de la répartition des mégaguildes entre les différents environnements. Ceci permet d'étudier l'organisation des trilobites au cours du temps et de souligner la présence ou non d'une complexification particulière dans leur répartition. L'analyse de mégaguildes permet d'estimer si cette potentielle complexification a pour origine une importante modification des paramètres environnementaux entre le milieu récifal et les environnements périrécifaux ou si elle est due à une variation propre au développement des organismes. Une "reconstitution" de l'ontogenèse de trois espèces appartenant au genre *Dechenella* est réalisée à partir d'une analyse morphométrique, dans le troisième chapitre. Les différentes modalités évolutives mises en jeu au cours du développement des individus telles que les hétérochronies du développement peuvent être ainsi identifiées. Enfin, le dernier chapitre a pour objet l'analyse phylogénétique de la sous-famille des Asteropyginae, et ce en se basant sur des types particuliers de pygidiums et de céphalons. Cette analyse nous permet de mieux comprendre les relations entre les différents taxons et leur origine évolutive.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Chapitre 1

Les trilobites et leur contexte environnemental

Les trilobites ont dominé les mers et les océans pendant près de 300 Ma. La biodiversité de ce groupe (plus de 20 000 espèces décrites ; Le Brun, 2002), la richesse des environnements qu'il a colonisé, l'abondance de ses spécimens dans les couches sédimentaires et son mode de croissance particulier ouvrent un champ d'investigation très large que peu d'organismes fossiles peuvent couvrir. Les thématiques de recherche abordées concernent aussi bien les modalités de l'évolution que la compréhension du développement ontogénétique (Hughes, 2007), en passant par l'étude des relations avec leur environnement (Whittington, 1997a). Dès lors, ces organismes, véritables emblèmes du Paléozoïque, constituent un outil formidable pour comprendre notre Terre à cette époque, mais aussi telle qu'elle est actuellement et pour tenter de prévoir son avenir.

Dans ce chapitre, nous présentons tout d'abord les caractéristiques générales des trilobites. Ensuite, nous décrivons le contexte global dans lequel ils vivaient au cours du Dévonien moyen et supérieur, période déterminante dans l'histoire évolutive des trilobites. Enfin, nous précisons la situation environnementale du Massif de l'Ardenne et du Boulonnais à cette époque, qui constitue un cadre d'étude privilégié pour la compréhension de la réponse biotique aux variations environnementales.

1.1 Les trilobites

1.1.1 La position des trilobites dans le règne du vivant

Les trilobites sont parmi les premiers arthropodes à posséder un exosquelette calcifié permettant leur bonne conservation dans les archives sédimentaires. Le plus ancien tri-

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

lobite découvert à ce jour date du Cambrien inférieur (Hollingsworth, 2008; Liñán et al., 2008). Pendant longtemps, ce groupe fut considéré comme étant l'ancêtre commun des arthropodes. Toutefois la découverte d'arthropodes à squelette non minéralisé dans les schistes de Burgess (Canada ; Briggs et al., 1994) ou de Chengjiang (Chine ; Chen & Zhou, 1997 ; Hou et al., 2004) modifia cette vision et révéla un grand nombre d'innovations évolutives chez les trilobites (Hou & Bergström, 1997). Leur position phylogénétique n'est pas encore résolue. Certains les répertorient comme faisant partie du groupe des Arachnomorpha, groupe frère des Chélicérates, comprenant araignées, scorpions et mérostomes (Edgecombe & Ramsköld, 1999; Cotton & Braddy, 2004; Hendricks & Lieberman, 2008) tandis que d'autres les placent à la base du groupe des Mandibulates, en tant que groupe frère des Myriapodes, Hexapodes et Crustacés (Scholtz & Edgecombe, 2006). La monophylie des trilobites est aujourd'hui unanimement admise. Elle est définie par la présence d'un exosquelette minéralisé et d'un axe vouté, et par la structure et la position des yeux ainsi que la fixation de l'hypostôme (Edgecombe & Ramsköld, 1999; Fortey & Whittington, 1989; Ramsköld & Edgecombe, 1991).

1.1.2 Morphologie de l'exosquelette

L'exosquelette, particulièrement minéralisé chez les trilobites (calcite faiblement magnésienne ; Wilmot & Fallick, 1989), correspond à la face dorsale de l'organisme. Par conséquent, il est très résistant et offre une protection aux structures de la face ventrale, de nature organique (Teigler & Towe, 1975; Dalingwater & Miller, 1977). Cet exosquelette est composé de trois parties distinctes : le céphalon, le thorax et le pygidium. Le céphalon est formé par la fusion de plusieurs segments et porte les organes sensoriels. Le thorax est constitué de segments articulés. Le pygidium, enfin, est composé de segments soudés (Fig. 1.1). Une subdivision supplémentaire, formée par trois lobes transversaux, se superpose à la différenciation sagittale précédente. Le lobe médian, au centre, correspondant à la glabelle au niveau du céphalon et au rachis au niveau du thorax et du pygidium, est ainsi encadré par deux lobes latéraux, appelés joues pour le céphalon et plèvres au niveau du thorax et du pygidium.

Une dernière pièce exosquelettique,s d'une grande " valeur " pour la systématique des trilobites (Fortey, 1990) et nommée hypostôme, se situe sur la face ventrale opposée à la glabelle (Fig. 1.2). Cette pièce, couvrant la bouche, est associée à la nutrition et présente également un intérêt notable pour la détermination du régime alimentaire de l'organisme (Fortey & Owens, 1999).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

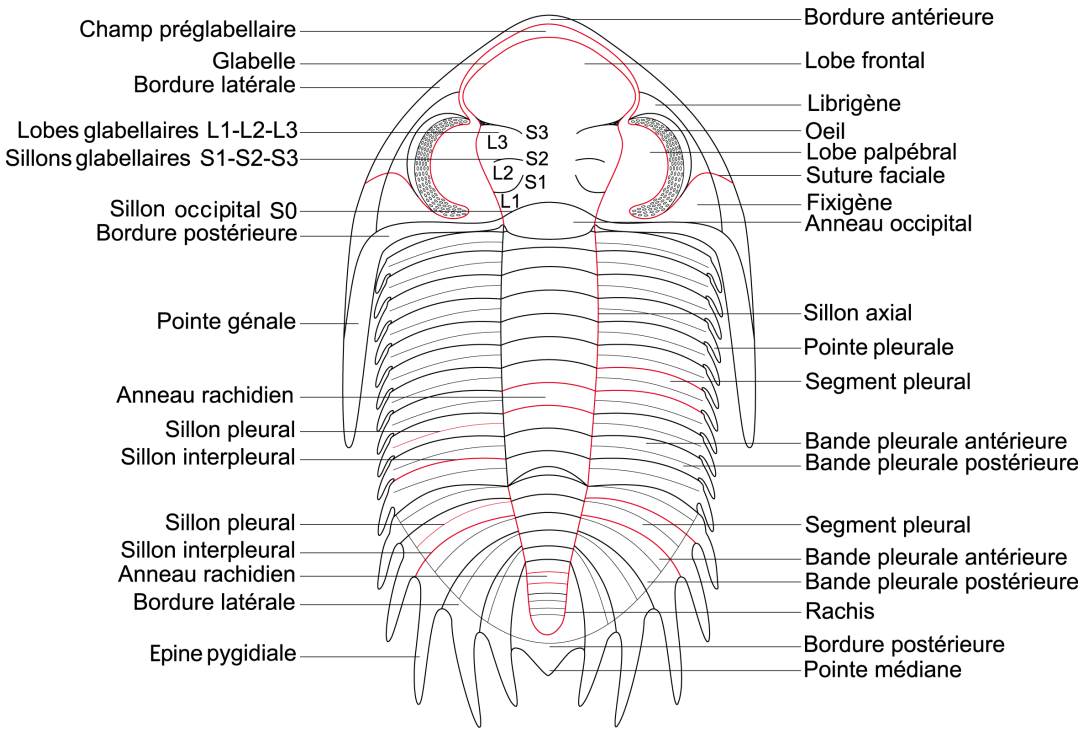


FIGURE 1.1 – Terminologie de l'exosquelette d'un trilobite Dévonien illustré par l'Asteropyginae *Bradocryphaeus* Haas & Mensink, 1970.

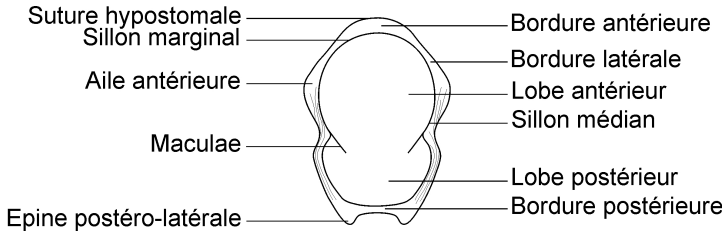


FIGURE 1.2 – Terminologie de l'hypostôme d'un trilobite Dévonien illustré par le Proetidae *Dechenella* Kayser, 1880.

1.1.3 Développement ontogénétique

Le mode de croissance des trilobites présente une propriété intrinsèque intéressante permettant de reconstituer leur développement ontogénétique. En effet, à l'instar de l'ensemble des autres arthropodes, l'exosquelette interdit toute croissance continue des individus. Ils doivent donc muer plusieurs fois au cours de leur vie. En plus d'une augmentation de la taille, ces mues peuvent enregistrer d'autres changements morphologiques importants, à l'exemple de la disparition des pointes génales (Hunda & Hughes, 2007), des modifications dans le soutien de l'hypostôme (Lerosey-Aubril & Feist, 2006; Hopkins & Webster, 2009) ou de la disparition progressive des yeux (Crônier & Fortey, 2006; Lerosey-Aubril, 2006).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Chez les trilobites, trois périodes ontogénétiques appelées protaspide, méraspide et holaspide, ont été caractérisées. Tout d'abord intervient la période protaspide (Beecher, 1895) pendant laquelle le céphalon et le pygidium sont directement soudés l'un à l'autre, constituant le bouclier céphalique (Fig. 1.3). Généralement la morphologie de l'individu à ce stade est très différente de celle qu'elle deviendra à l'âge adulte. Ensuite, l'initiation de la période méraspide (Raw, 1925) correspond à l'apparition d'une articulation entre le céphalon et le pygidium. C'est au cours de cette période que le thorax va se former. En effet, à chaque nouvelle mue, qui correspond généralement à un stade ontogénétique (Hughes et al., 2006), un nouveau segment va se différencier à l'extrémité postérieure du pygidium tandis que le segment à son extrémité antérieure va s'articuler avec le thorax. Cette période s'achève lorsque le thorax a acquis tous ses segments thoraciques. Enfin, la période holaspide est généralement admise comme étant le passage à l'âge adulte.

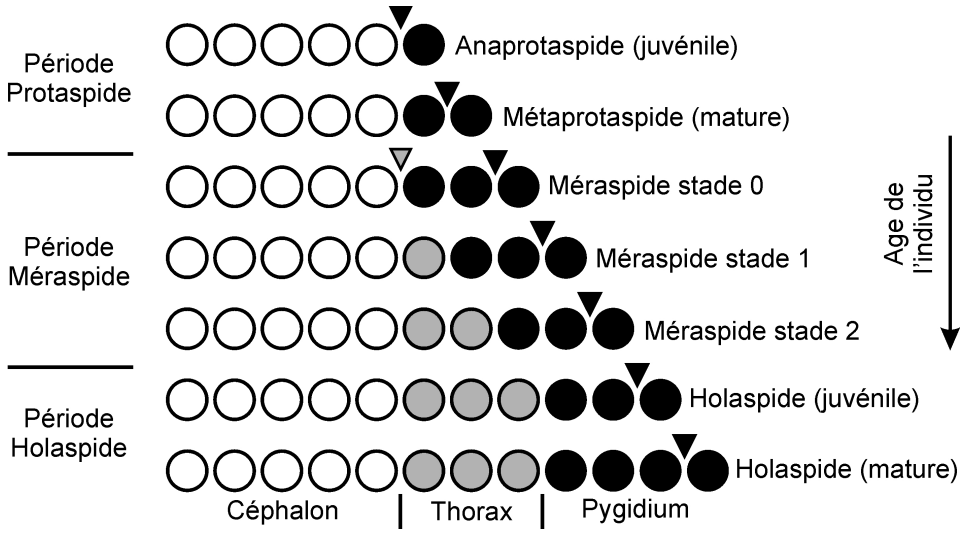


FIGURE 1.3 – Représentation de l'ontogénèse de l'exosquelette d'un trilobite. Chaque cercle correspond à un segment, le triangle noir marque le site de formation des nouveaux segments et le gris la première apparition d'une articulation (simplifié d'après Hughes, 2003).

Les mues des trilobites (exuvies) témoignent ainsi des changements morphologiques se produisant au cours de l'ontogenèse. Cette particularité a fait l'objet d'un grand nombre d'études ontogénétiques sur les trilobites (*e.g.* Speyer & Chatterton, 1989, 1990; Chatterton & Speyer, 1997; Hughes et al., 2006; Crônier, 2010; Crônier et al., 2011). L'abondance des individus, des taxa et de leurs caractères morphologiques a également fortement contribué à la bonne connaissance de leur histoire évolutive (Hughes, 2000).

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Ils sont aussi très bien représentés tout au long du Paléozoïque, période déterminante pour la compréhension de l'évolution des arthropodes en général. Enfin, le système de régulation développemental des arthropodes (gènes homéotiques) compte parmi les systèmes les mieux connus à ce jour (Carroll et al., 2001). C'est pourquoi, compte tenu de l'ensemble de tous ces éléments, les trilobites apparaissent particulièrement bien adaptés à la compréhension de la génétique développementale (Hughes, 2003).

1.1.4 Modes de vie

Les trilobites présentaient des modes de vie très variés (Fortey & Owens, 1997; Whittington, 1997a). Principalement épibenthiques, certaines espèces pouvaient néanmoins être endobenthiques ou pélagiques. Les trilobites présentent des morphotypes caractéristiques de leur niche écologique (Fortey & Owens, 1990). Ainsi les formes pélagiques possèdent une hypertrophie des yeux afin d'obtenir une bonne vision dans toutes les directions de l'espace. Différentes stratégies sont également apparues pour favoriser leur flottabilité comme le développement des épines ou un aplatissement de l'exosquelette (Fortey, 1985). Les formes endobentiques correspondent à des formes très lisses (axe peu individualisé) et généralement peu bombées afin de favoriser leur insertion dans le sédiment (Westrop, 1983).

Les trilobites ont aussi adopté diverses habitudes alimentaires comme en témoignent les différentes morphologies de l'hypostôme (Fortey & Owens, 1999). Celui-ci présente généralement des spécialisations suivant le mode de nutrition. Les prédateurs/nécrophages possèdent généralement un hypostôme puissant avec des pointes dirigées vers l'arrière et un contact rigide avec la doublure céphalique afin de résister aux importantes sollicitations à laquelle cette pièce est soumise lors de la capture des proies. Au contraire, l'hypostôme des détritivores est de forme plus simple et notablement plus libre au sein de la cavité céphalique afin de permettre des mouvements amples pour la collecte de nutriments. Enfin, les formes suspensivores ont développé un morphotype caractéristique. Généralement, ces organismes possèdent un limbe large et perforé (bordures antérieure et latérale du céphalon) afin de capter les particules alimentaires qui traversent cette chambre de filtration.

Il convient également de noter qu'un trilobite n'est pas restreint à une seule niche écologique ou à un seul mode de nutrition au cours de sa vie. En effet, un grand nombre de larves pouvait passer d'un mode de vie planctonique (type A) à benthique (type B) ou inversement avant le passage à la période méraspide (Speyer & Chatterton, 1989). Un tel phénomène a sans doute favorisé la dispersion des taxons. De même, il a été proposé,

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

à l'instar de nombreux autres arthropodes actuels, que les trilobites pouvaient modifier leur habitude alimentaire avant le passage à l'âge adulte (Speyer & Chatterton, 1989; Fortey & Owens, 1999). Cette hypothèse repose principalement sur les variations de la morphologie hypostomiale et sur ses relations avec la doublure céphalique. Les larves pouvaient ainsi passer de prédateurs/nécrophages à détritivores une à plusieurs fois au cours de leur développement (Fortey & Owens, 1999; Lerosey-Aubril & Feist, 2006).

Cette capacité à se diversifier a permis aux trilobites de coloniser un grand nombre d'environnements. En effet, bien qu'inféodés au milieu marin, ils sont présents dans tous les environnements allant des zones les plus superficielles aux plus profondes situées sous la zone photique. La sélection naturelle entraîne ainsi une modification importante de la morphologie de ces organismes pouvant créer les mêmes morphotypes au sein de différents taxons. Une plus grande connaissance de la biologie des trilobites est, par conséquent, importante afin de mieux comprendre leurs relations avec leur milieu de vie.

1.1.5 Evolution de la biodiversité des trilobites

L'histoire évolutive des trilobites témoigne de la relation étroite qu'entretenaient ces organismes avec leur environnement. En effet, la plupart étant benthiques, ils sont soumis à de nombreuses contraintes écologiques. Ils constituent ainsi un groupe "témoin" de la réponse biotique aux modifications environnementales.

Inconnus à la base du Cambrien (Bengtson et al., 1987), les trilobites apparaissent brusquement à l'Atdabanien associés à une diversification importante des ordres suivants : Agnostida, Redlichiida, Ptychopariida et Corynexochida (Figs. 1.4 et 1.5) et à un provincialisme déjà bien marqué (Cowie, 1971; Kobayashi, 1987), suggèrant qu'ils étaient déjà présents bien avant cette période. Ils présentaient déjà une grande diversité morphologique (Foote, 1991) et occupaient de nombreuses niches écologiques (Zhang et al., 1980) du fait de compétiteurs et de prédateurs quasi-inexistants. Le développement des mers épicontinentales au Cambrien moyen et supérieur a induit une explosion de la biodiversité des trilobites. En effet, tous les ordres sont présents dès cette époque, à l'exception des Phacopida (Fig. 1.5).

L'Ordovicien voit un renouvellement important des faunes de trilobites (Westrop & Adrain, 1998) ainsi que l'apparition des premiers Phacopida (Fig. 1.5). Cette augmentation de la biodiversité serait due à de nombreuses fluctuations environnementales (niveau marin, température, dispersion continentale) ainsi qu'au développement de compétiteurs benthiques (mollusques, brachiopodes, coraux, bryozoaires) ou à l'apparition de

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

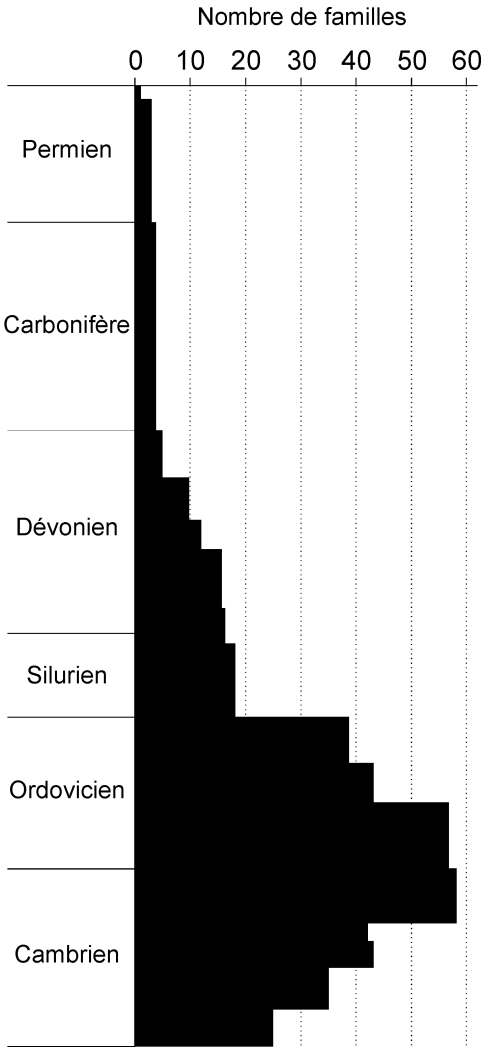


FIGURE 1.4 – Biodiversité des familles de trilobites au Paléozoïque (modifié d'après Fortey & Owens, 1997).

prédateurs à ventouses (astéroïdes, nautiloïdes) (Chatterton, 1980). A la fin de l'Ordovicien, la glaciation Asghillienne (Fortey & Owens, 1997) suivie d'un événement anoxique majeur (Barnes, 1989) entraînent une réduction importante de la biodiversité des trilobites (Westrop & Adrain, 1998), marquée notamment par la disparition des Agnostida et des Ptychopariida (Fig. 1.5).

Au Silurien, la biodiversité des trilobites, à haut rang taxinomique, reste faible par rapport à l'Ordovicien (Fig. 1.4). En revanche, la biodiversité spécifique est semblable à celle du Cambrien et de l'Ordovicien (Adrain et al., 2000).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

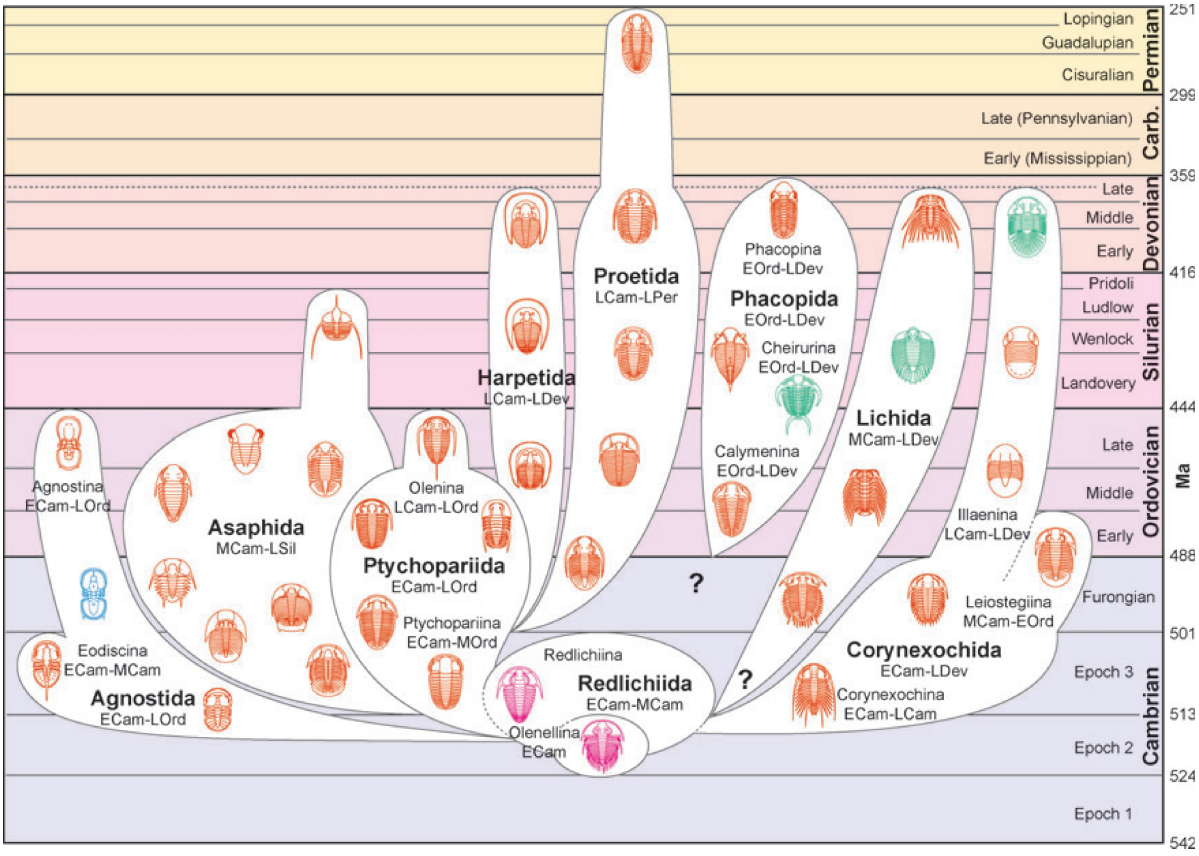


FIGURE 1.5 – Histoire évolutive des clades majeurs de trilobites (d'après Hughes, 2007).

Le déclin des trilobites se poursuit au Dévonien. Si au Dévonien inférieur, la biodiversité reste assez stable, elle est affectée au Dévonien moyen par une suite d'extinctions liées à la diminution de la teneur en oxygène (événement Kacak à l'Eifelien) et par une importante transgression marine (événement Taghanique au Givétien) (Chlupac, 1994). Au Dévonien supérieur, une augmentation de la productivité primaire associée à une remontée d'eau anoxique profonde causée par de brusques changements du niveau de la mer, entraînent un appauvrissement en oxygène des eaux de surface (Riquier et al., 2006). Cet événement, dit Kellwasser, a un impact dramatique sur les trilobites puisque seulement deux ordres subsistent : les Phacopida et les Proetida. Enfin, au Famennien terminal, le développement de cette transgression (événement Hangenberg) (Feist, 1991) conduit à la disparition des Phacopida (Fig. 1.5).

Au Paléozoïque supérieur, les trilobites sont donc uniquement représentés par les Proetida. Avant la fin de cette ère, une régression marine drastique aboutit à la disparition d'un grand nombre de trilobites (Owens, 1983) puisque seul cinq genres ont été recensés au Permien terminal (Fortey & Owens, 1997; Owens, 2003). Enfin, la crise majeure Permo-Trias, en inhibant l'apparition de nouvelles espèces, a finalement conduit

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

à l'extinction totale de ce groupe, déjà en déclin depuis la fin de l'Ordovicien (Lerosey-Aubril & Feist, sous presse).

Cette étude se concentre sur les trilobites du Dévonien moyen et supérieur du Massif de l'Ardenne. Cette période présente des changements paléoécologiques majeurs qui ont eu des conséquences importantes sur la biodiversité des trilobites. Dès lors, le Dévonien moyen et supérieur constituent une période clé pour analyser et comprendre les processus évolutifs permettant aux organismes de conserver un équilibre avec leur milieu.

1.2 Cadre géologique général du Dévonien moyen et supérieur

1.2.1 Définitions

Le Dévonien moyen débute par l'Eifelien. Cet étage a été défini par Ziegler & Werner (1982) à Wetteldorf dans la région de l'Eifel en Allemagne. Sa base coïncide avec la première occurrence du conodonte *Polygnathus costatus partitus* Klapper et al., 1978.

Il est suivi par le Givétien dont le stratotype se situe à Jebel Mech Irdane dans le Tafilalt du Maroc (Wallisser et al., 1995). La limite entre l'Eifelien et le Givétien correspond au passage du conodonte *Polygnathus pseudofoliatus* Wittekindt, 1966 au conodonte *Polygnathus hemiansatus* Bultynck, 1987.

La base du Frasnien marque la limite entre le Dévonien moyen et supérieur. Le stratotype se situe en Montagne Noire (France) au col du Puech de la Suque (Klapper et al., 1987). Sa limite inférieure est définie par l'apparition du conodonte *Ancyrodella rotundiloba* (Bryant, 1921).

Les limites absolues de ces différents étages, proposées par les datations radiométriques, varient suivant les méthodes d'analyses. Kaufmann (2006) propose un age de 391.9 ± 3.4 Ma pour la base de l'Eifelien, 388.1 ± 2.6 Ma pour celle du Givétien, 383.7 ± 3.1 Ma pour le Frasnien et 376.1 ± 3.6 Ma pour le sommet de ce dernier. Gradstein et al. (2004) proposent des ages légèrement plus anciens : 397.5 ± 2.7 Ma pour l'origine de l'Eifelien, 391.8 ± 2.7 Ma pour le Givétien et 385.3 ± 2.6 Ma pour celle du Frasnien qui se terminerait à 374.5 ± 2.6 Ma.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

1.2.2 Evolution paléogéographique

Le Dévonien est une période de convergence des continents (Fig. 1.6). Au cours du Silurien, la collision entre la Laurentia et la Baltica (orogenèse calédonienne) conduit à la fermeture de l'océan Iapetus (Ziegler, 1984) et à la formation d'un supercontinent, la Laurussia (Scotese et al., 1979; Sintubin, 2008), communément dénommé "Continent des Vieux Grès Rouges" (V.G.R.). Au cours du Dévonien, le Gondwana tend à migrer vers la Laurussia, fermant progressivement l'océan Rhéique (Fig. 1.6). La collision entre ces deux supercontinents ne sera effective qu'au Carbonifère supérieur (orogenèse hercynienne) et formera un méga-continent, la Pangée.

FIGURE 1.6 – Carte paléogéographique de l'Eifelien supérieur - Frasnien (d'après Golonka, 2000). L'étoile rouge indique la localisation du Massif de l'Ardenne.

1.2.3 Paramètres environnementaux au Dévonien

Le Dévonien est une période caractérisée par un climat global relativement chaud, de type "greenhouse" (Frakes et al., 1992) (Fig. 1.7). La température est supérieure à 20°C avec un pic attribué au Givétien (Streel et al., 2000). Toutefois, des travaux récents (Joachimski et al., 2004, 2009) suggèrent que le Givétien correspondrait au contraire à la période la plus froide du Dévonien. La convergence des continents associée à un important niveau moyen des mers (Vail et al., 1977; Johnson et al., 1985, Fig. 1.8) a permis le développement de nombreuses et vastes mers épicontinentales (Copper, 2002a). Ces mers peu profondes et chaudes ont favorisé la croissance des écosystèmes récifaux constitués principalement de coraux (tabulés et rugueux), de stromatopores et d'algues (Talent, 1988; Kiessling et al., 1999).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

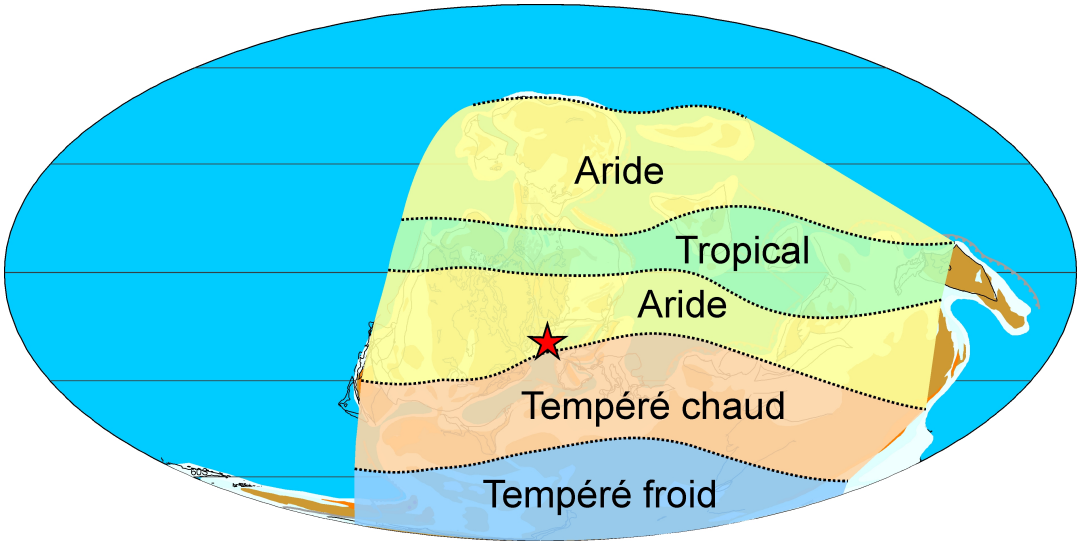


FIGURE 1.7 – Reconstruction paléoclimatique au Dévonien moyen (d'après Golonka, 2000 et Scotese, 2002). L'étoile rouge indique la localisation du Massif de l'Ardenne.

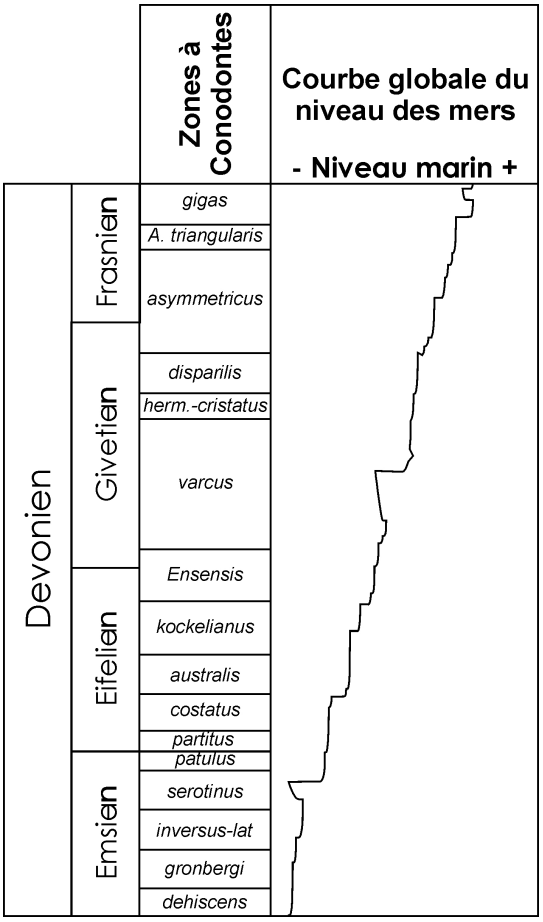


FIGURE 1.8 – Courbe des variations du niveau marin (d'après Johnson et al., 1985).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

1.3 Cadre géologique du Massif de l'Ardenne au Dévonien moyen et supérieur

1.3.1 Définition

Le massif de l'Ardenne est orienté selon un axe est-ouest et correspond à la partie occidentale du massif primaire Ardenno-Rhénan (Fig. 1.9). Il s'étend, du nord au sud, de Bruxelles à Arlon et d'ouest en est, de l'Avesnois (France) à Aix la Chapelle (Allemagne). Il est limité au sud par le bassin parisien (Mésozoïque) et par le massif du Brabant (Cénozoïque) au nord (Fig. 1.10).

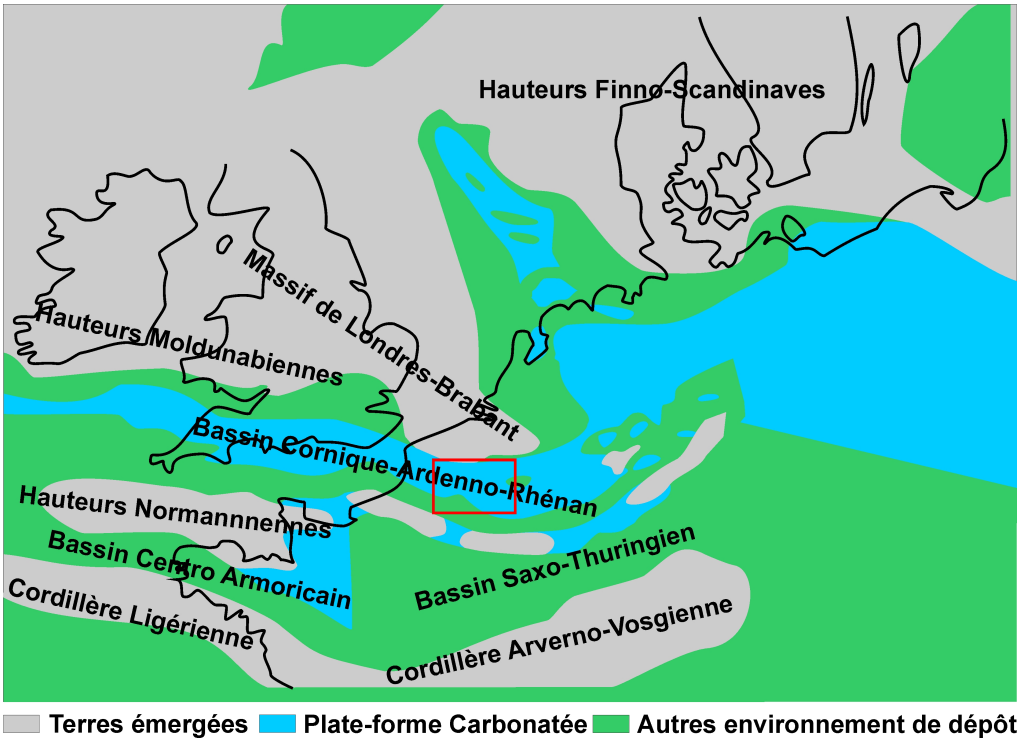


FIGURE 1.9 – Carte paléogéographique au Dévonien moyen et supérieur (d'après Ziegler, 1982; McKerrow & Scotese, 1990). Le rectangle rouge représente le massif de l'Ardenne.

Structuralement, le Massif de l'Ardenne est parcouru par la faille du Midi délimitant deux ensembles structuraux, un allochtone Ardennais au sud chevauchant les écailles du parautochtone Brabançon. Ces chevauchements majeurs sont liés au raccourcissement varisque d'axe nord-sud (Mansy & Lacquement, 2006). L'allochtone Ardennais se compose successivement du sud vers le nord, du synclinorium de Neufchâteau-Eifel, de l'anticlinorium de l'Ardenne, de l'anticlinal de Philippeville et du synclinorium de Dinant. Le parautochtone Brabançon, au nord, est formé par le synclinorium de Namur et le Massif du Brabant.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

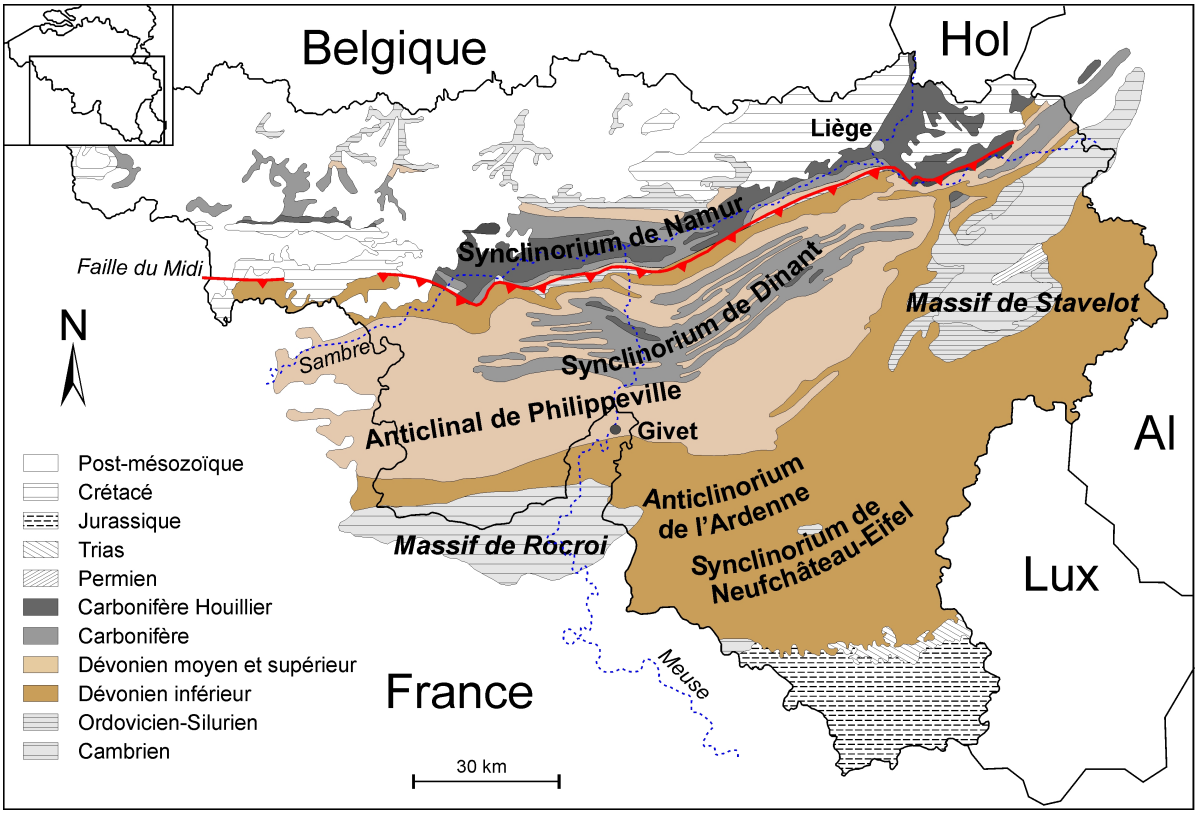


FIGURE 1.10 – Carte géologique simplifiée du Massif de l'Ardenne avec ses principales unités structurales (modifié d'après Crônier & van Viersen, 2007). Hol : Hollande, Al : Allemagne, Lux : Luxembourg.

1.3.2 Contexte paléoenvironnemental

Au Dévonien, le massif de l'Ardenne se situe à une latitude comprise entre 20 et 30°S (McKerrow & Scotese, 1990; Copper, 2002b; Torsvik & Cocks, 2004). Suite à l'orogenèse calédonienne, le massif de l'Ardenne correspond, à cette époque, à une marge passive bordant le sud-est du continent des "Vieux Grès Rouges" (Sintubin, 2008, Fig. 1.6). La sédimentation silico-clastique qui domine le bassin au Dévonien inférieur est principalement alimentée par le démantèlement du continent des VGR (Burchette, 1981). La granulométrie devient globalement de plus en plus fine en direction du sud (Boulvain et al., 1999). Ceci est dû à une alimentation sédimentaire provenant du nord et par un approfondissement progressif du bassin vers le sud, comme en témoigne l'augmentation graduelle de la puissance des couches dans cette direction. Suite à une élévation du niveau marin (Johnson et al., 1985, Fig. 1.8), une rampe mixte siliciclastique-carbonatée se développe à l'Eifelien dans le bassin de l'Ardenne (Ziegler, 1982; McKerrow & Scotese, 1990). Cette rampe et les conditions environnementales favorisent le développement d'un système récifal dans la région de Couvin (Mabille & Boulvain, 2007). Le développement de la transgression, débutée à l'Eifelien, conduit à la formation d'une large plate-forme

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

carbonatée à la limite Eifelien-Givétien (Préat & Mamet, 1989). Cette plate-forme givétienne est ensuite brusquement inondée au Frasnien où de nombreux monticules à algues et spongiaires viennent s'installer sur une rampe plus profonde que celle qui caractérisait l'Eifelien (Boulvain, 2001).

1.3.3 Lithostratigraphie et biostratigraphie du Massif de l'Ardenne

La description des formations du Dévonien moyen du bord sud du Synclinorium de Dinant (Fig. 1.11) est basée sur la synthèse de Bultynck & Dejonghe (2001). Seules les formations considérées dans ce travail sont présentées.

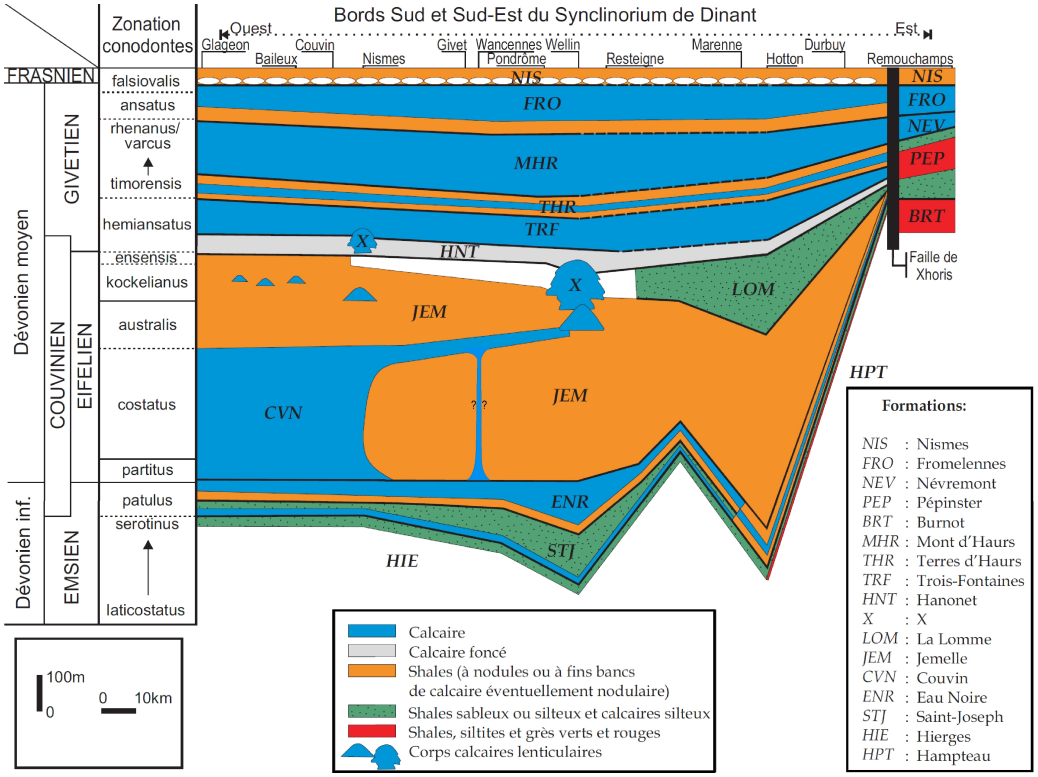


FIGURE 1.11 – Section lithostratigraphique simplifiée du Dévonien moyen du Synclinorium de Dinant (Modifié d'après Bultynck & Dejonghe, 2001; Mabille, 2008; Dumoulin & Blockmans, 2008).

- Formation de l'Eau Noire (15 à 160 m)

Cette formation est "à cheval" sur l'Emsien et l'Eifelien. La partie inférieure est principalement composée de marnes calcaires avec des niveaux argileux à calcaire noduleux. La partie supérieure alterne entre des marnes calcaires et des niveaux de calcaires crinoïdiques.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

- Formation de Couvin (160 à 380 m)

Représentant la partie inférieure de l'Emsien dans la région de Couvin, cette formation est divisée en deux membres distincts : le membre de la Foulerie et le membre de l'Abîme. Le membre de la Foulerie se décompose à son tour en trois parties. La première partie est formée d'un calcaire crinoïdique avec des stromatopores et des coraux tabulés. La seconde partie est un calcaire marneux riche en coraux rugueux et tabulés, brachiopodes, gastéropodes et trilobites. La dernière partie est de nouveau un calcaire crinoïdique à stromatopores et à coraux tabulés. Le membre de l'Abîme correspond à une alternance de niveaux biostromaux à stromatopores, tabulés et rugueux avec un calcaire micritique pauvre en organismes macroscopiques.

- Formation de Jemelle (345 à 600 m)

Cette formation, contemporaine à la formation de Couvin dans le reste du synclinal de Dinant, continue à se développer sur l'ensemble du synclinal à l'Eifelien supérieur. Divisée en trois membres, Station, Cimetière et Chavées, la formation est principalement constituée de marnes riches en coraux rugueux et tabulés, brachiopodes, bivalves et trilobites. Le premier membre est une marne sableuse présentant des niveaux gréseux. Dans le second membre, des nodules ou lentilles de calcaires micritiques s'intercalent dans les marnes sableuses. Le dernier membre est une alternance de niveaux marneux avec un calcaire crinoïdique.

- Formation X (115 à 120 m)

Cette formation est peu développée latéralement car elle correspond à des corps lenticulaires de calcaires crinoïdiques massifs ou en bancs, retrouvés dans des niveaux de l'Eifelien supérieur et du Givétien basal. Les coraux et les stromatoporoïdes y sont abondants.

- Formation Hanonet (30 à 80 m)

Chevauchant l'Eifelien et le Givétien, cette formation peut être subdivisée en trois parties distinctes. Elle est caractérisée dans sa partie inférieure par de fins niveaux de calcaires alternant avec des marnes calcaires contenant des brachiopodes, des crinoïdes et des rugueux. Dans sa partie médiane, elle est formée de lits calcaires fins à coraux tabulés. Enfin, la partie supérieure correspond à deux unités biostromales composées de stromatopores et de coraux rugueux et tabulés, séparées par un intervalle de calcaire argileux.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

- Formation des Trois Fontaines (80 à 100 m)

Cette formation du Givétien basal peut être découpée en trois parties. La partie inférieure comprend des calcaires crinoïdiques. La partie médiane est principalement constituée de niveaux biostromaux épais. La partie supérieure, la plus conséquente de cette formation, est un calcaire micritique.

- Formation des Terres d'Haurs (70 m)

Cette formation, d'âge Givétien inférieur, correspond à une alternance de calcaires argileux à lits ou nodules crinoïdiques et de marnes calcaires à coraux, brachiopodes et trilobites.

- Formation du Mont d'Haurs (100 à 160 m)

Cette formation, également du Givétien inférieur, alterne entre des calcaires biostromaux à stromatopores, coraux rugueux et tabulés et parfois à brachiopodes stringocéphales, et des bancs calcaires micritiques. Des marnes dolomitiques ainsi que des calcaires sont occasionnellement présents à la fin de la partie inférieure et dans la partie supérieure de la formation.

- Formation de Fromelennes (80 à 150 m)

Cette formation, marquant le Givétien moyen et supérieur, est divisée en trois membres distincts. Le membre de Flohimont ($\approx$ 30m) est un calcaire argileux à brachiopodes dans sa partie inférieure tandis que sa majeure partie correspond à une alternance de marnes noduleuses avec des calcaires argileux riches en brachiopodes. Le membre du Moulin Boreux ($\approx$ 80m) est, quant à lui, une alternance de bancs biostromaux à stromatopores avec des bancs calcaires micritiques. Le dernier membre, celui du Fort Hulobiet ($\approx$ 20m), est un calcaire présentant des bivalves et des coraux rugueux dans sa partie terminale. Localement des biostromes à stromatopores peuvent être présents.

La description du Frasnien des synclinoriums de Dinant et de Namur (Fig. 1.12) est basée sur la synthèse effectuée par Boulvain et al. (1999).

- Formation de Nismes (25 à 40 m)

Cette formation débute au niveau de la bordure sud du Synclinorium de Dinant au Givétien terminal tandis qu'au nord, elle est initiée au Frasnien inférieur. Elle comprend trois membres : le membre du Pont d'Avignon, le membre du Sourd d'Ave et le membre de La Prée, essentiellement composés de schistes à nodules calcaires. Cette formation est riche en brachiopodes.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

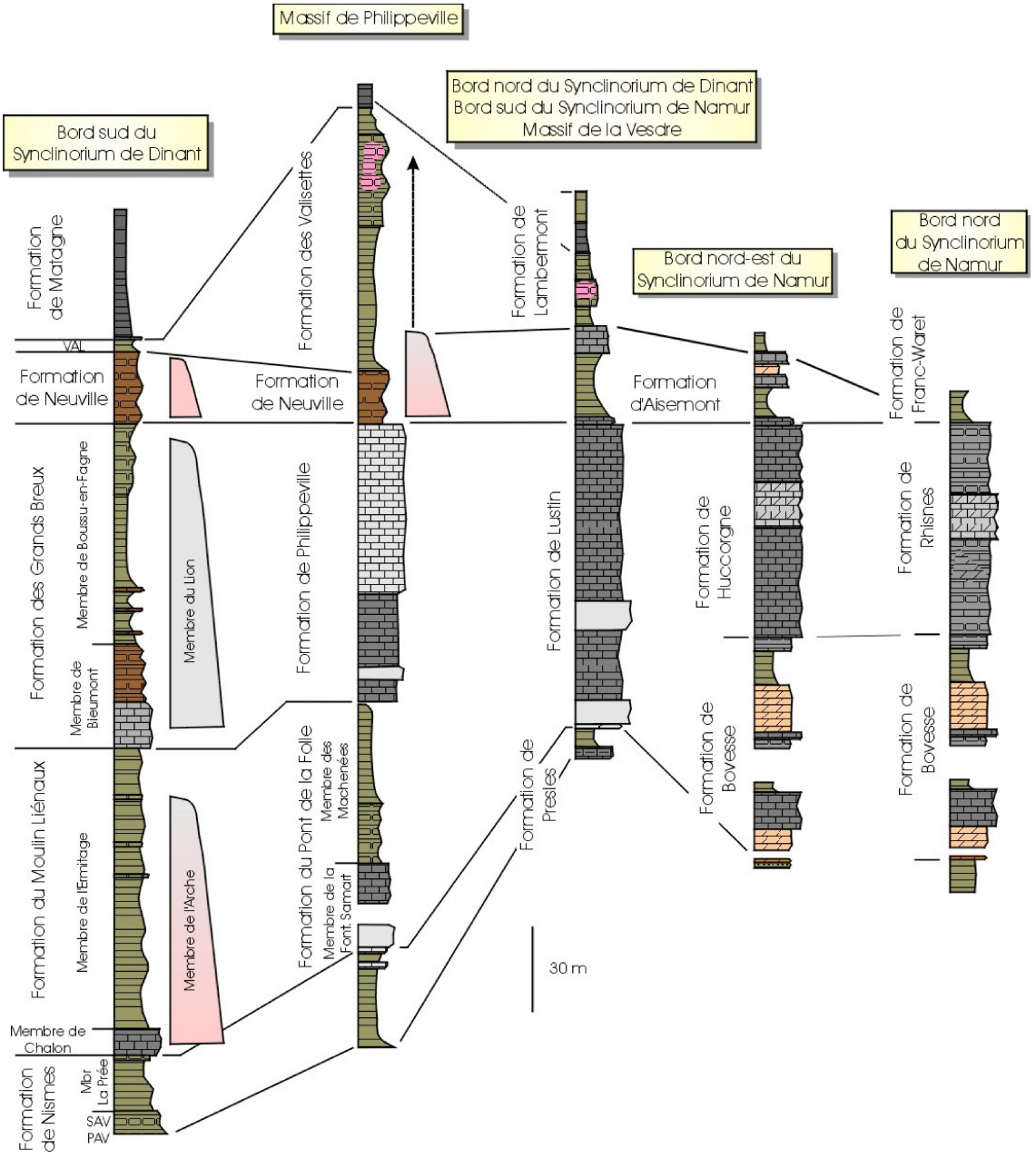


FIGURE 1.12 – Section lithostratigraphique simplifiée du Frasnien du Synclinorium de Dinant (d'après Boulvain et al., 1999).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

- Formation du Moulin Liénaux (150 m)

Cette formation marque le début du Frasnien moyen. Elle se compose de trois membres. Le membre de Chalon constitue la partie inférieure de la formation et correspond à une alternance de schistes et de calcaires argileux à brachiopodes et coraux rugueux. La majeure partie de la formation est composée des schistes du membre de l'Ermitage. Le membre de l'Arche est contemporain au membre précédent. Il s'agit d'une variation latérale de faciès correspondant à une lentille de calcaire biohermale comprenant des stromatopores, des coraux tabulés et rugueux, des brachiopodes et des crinoïdes.

- Formation des Grands Breux (100 à 130 m)

Cette formation, également datée du Frasnien moyen, est composée de trois membres : le membre basal de Bieumont, le membre du Lion et le membre de Boussu-en Fagne. Le membre basal de Bieumont est essentiellement calcaire. Le membre de Boussu-en Fagne, quant à lui, se compose principalement de schistes. Enfin, le membre du Lion est un faciès biohermal correspondant à des variations latérales des deux autres membres.

- Formation de Neuville (25 à 110 m)

Cette formation, datée du Frasnien supérieur, correspond principalement à un calcaire nodulaire. Des variations latérales, matérialisées par le bioherme calcaire du membre du Petit Mont, peuvent être également observées.

Les trilobites du bord nord du Synclinorium de Namur ont été également analysés à travers la formation de Bovesse.

- Formation de Bovesse (80 m)

Cette formation, datée du Frasnien inférieur, est composée à sa base d'un poudingue surmonté de couches argileuses puis de dolomies et calcaires associés à des coraux. Elle s'achève par des schistes avec des lits de calcaires argileux. Cette formation présente d'importantes variations latérales de faciès.

1.4 Cadre géologique du Boulonnais au Dévonien moyen et supérieur

1.4.1 Définition

Le Boulonnais est bordé au sud par les plateaux picards et au nord par la plaine maritime des Flandres. Sa morphologie correspond à une demi-boutonnière (Sommé, 1977) dont le prolongement se situe sur la côte opposée de la Manche, dans le Weald de

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

l'Angleterre (Fig. 1.13A). Trois ensembles morphologiques y sont différenciés : le Haut Boulonnais, le talus bordier et le Bas Boulonnais. Le Haut Boulonnais et le talus bordier correspondent à des terrains d'âge Mésozoïque. Dans la dépression du Bas Boulonnais affleure principalement du Jurassique. Toutefois, au nord, le massif de Ferques exhibe des couches dévoniennes (Brice, 1988).

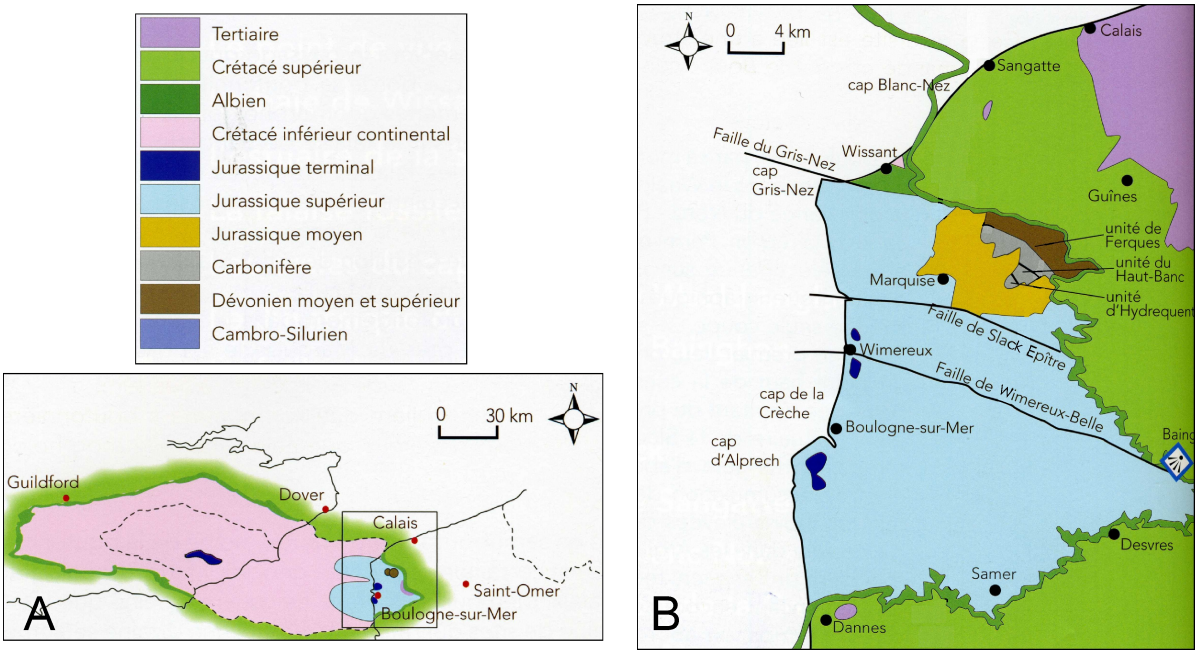


FIGURE 1.13 – Carte géologique simplifiée du Boulonnais (A) et ses relations avec le Weald anglais (B) (d'après Robaszynski, 2008).

Le massif paléozoïque de Ferques comprend trois unités tectoniques : Hydrequent, Haut-Banc et Ferques (Colbeaux, 1988). L'unité tectonique de Ferques d'âge Dévonien correspond à une petite bande de 6.5 sur 1.5 km orientée NNW-SSE (Fig. 1.13B).

1.4.2 Stratigraphie du Boulonnais

La description des formations du Givétien et du Frasnien de Ferques (Figs. 1.13 et 1.14) s'appuie sur les synthèses de Brice (1988) et Brice et al. (1979a). Les datations basées sur la biostratigraphie des conodontes proviennent des travaux de Bultynck (*in* Brice, 1988; Brice et al., 1976, 1979b). Enfin, les corrélations entre le Boulonnais et le massif de l'Ardenne ont été synthétisées par Hubert (2008c, Figs. 1.14 et 1.15). A l'instar du Massif de l'Ardenne, seules les formations considérées dans ce travail sont présentées.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

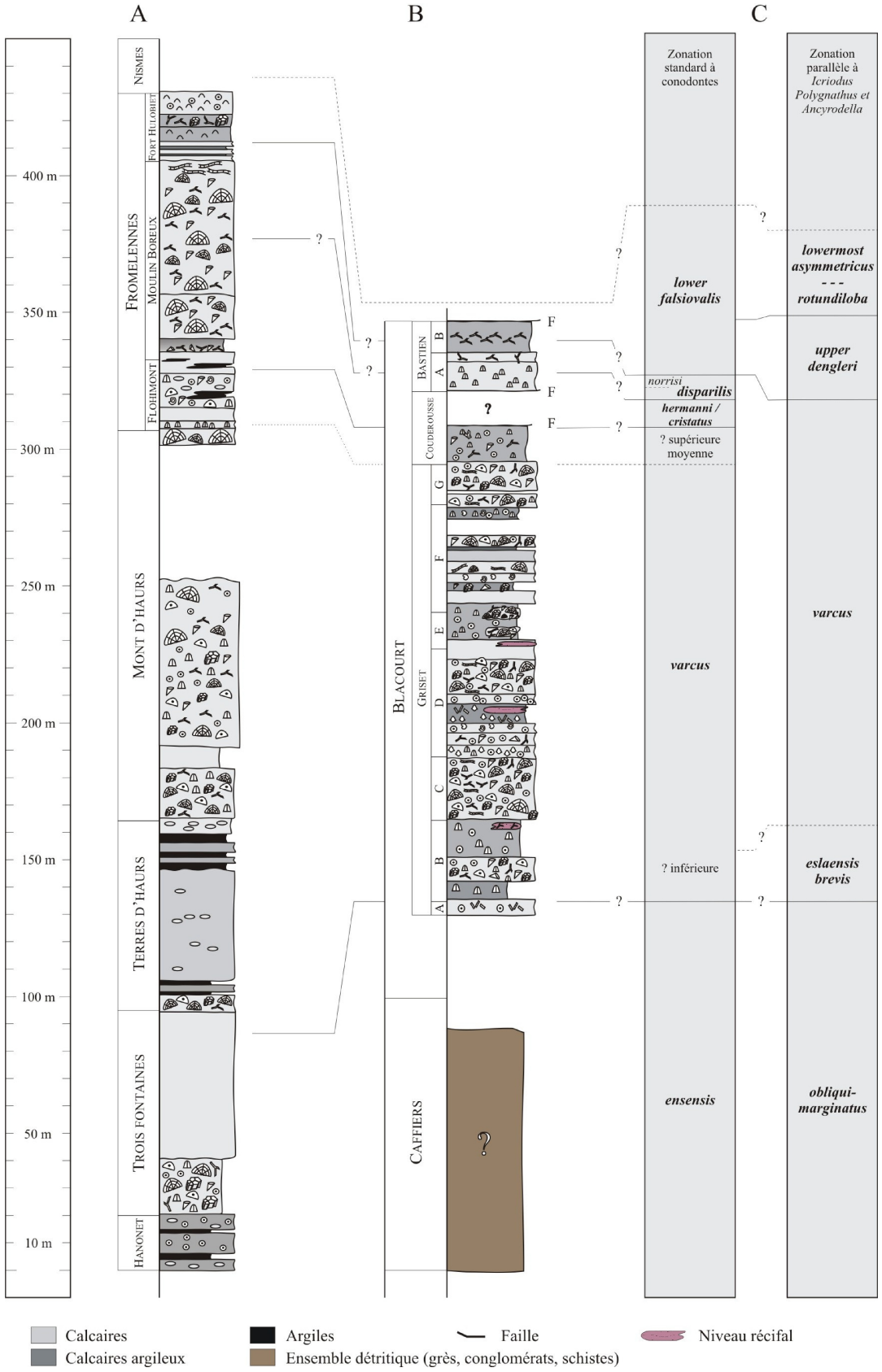


FIGURE 1.14 – Section lithostratigraphique du Givétien du Synclinorium de Dinant (A), section lithostratigraphique du Givétien du Boulonnais (B), biozonations standard à conodonte et parallèle à *Icriodus, Ancyrodella et Polygnathus* (d'après Hubert, 2008c).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

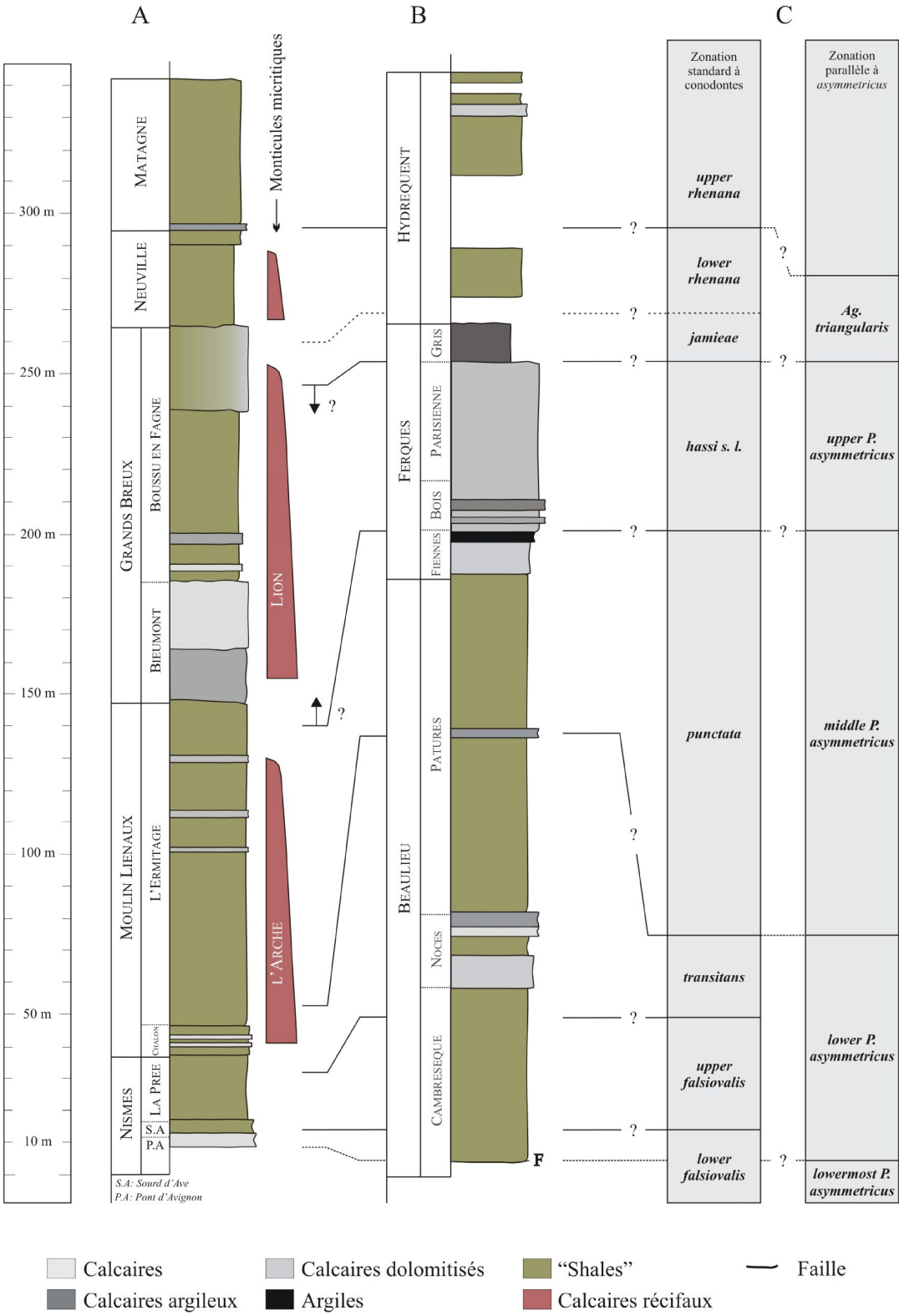


FIGURE 1.15 – Section lithostratigraphique du Frasnien du Synclinorium de Dinant (A), section lithostratigraphique du Frasnien du Boulonnais (B), biozonations standard à conodonte et parallèle à *asymetricus* (d'après Hubert, 2008c).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

- Formation de Blacourt (230 m)

Les conodontes indiquent un âge Givétien inférieur pour cette formation, qui s'achèverait au Givétien moyen. Elle se compose de trois membres distincts. Le membre du Griset, à sa base, est principalement constitué de calcaires plus ou moins argileux et de calcaires construits (biostromes et biohermes). Le membre de Couderousse est composé d'argiles calcaires. Enfin, le membre de Bastien est essentiellement un calcaire présentant des niveaux biostromaux.

- Formation de Beaulieu (175 m)

Cette formation, datée du Frasnien inférieur, se divise en trois membres. Le membre de Cambresèque correspond à une alternance de shales et de calcaires gréseux ou silteux indurés, riches en entroques, bryozoaires et brachiopodes. Le membre des Noces est un épisode carbonaté formé de dolomies et de calcaires scindés en deux par un niveau argileux. Le membre des Pâtures correspond à une reprise de la sédimentation argileuse riche en brachiopodes, bryozoaires et gastéropodes.

- Formation de Ferques (75-80 m)

Cette formation est, dans sa plus grande partie, datée du Frasnien inférieur et s'achève à la base du Frasnien moyen. Elle peut être subdivisée en quatre membres : le membre de Fiennes, le membre de Bois, le membre de la Parisienne et le membre de Gris. Le membre de Fienne est essentiellement constitué de niveaux récifaux dolomitiques. Le membre du bois est un calcaire devenant argileux et riche en brachiopodes au sommet. Le membre de la Parisienne correspond à un calcaire riche en débris organiques. Enfin, le membre de Gris est composé à sa base d'un calcaire argileux et noduleux puis d'une série de marnes ; ces deux éléments sont riches en brachiopodes.

1.5 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons montré que les trilobites constituent un outil parfaitement adapté à la fois aux études des paléoenvironnements et à l'amélioration de notre compréhension des processus évolutifs. Ces deux thématiques de recherche seront ainsi traitées dans la suite du manuscrit à partir des trilobites Dévonien. Comme nous l'avons précisé précédemment, le Dévonien moyen et supérieur, marqués par de nombreuses crises et radiations, représentent une période charnière dans l'histoire évolutive des trilobites et méritent d'être précisément étudiés. Nous avons également montré que le Massif de l'Ardenne constitue un cadre de travail adéquat pour les études des paléoenvironnements datant du Dévonien. Ce milieu de plate-forme continentale a suscité

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

un intérêt considérable depuis de nombreuses années, tant les environnements qui s'y trouvaient à cette époque étaient nombreux et variés. La paléoécologie et la biodiversité de cette plate-forme font l'objet du chapitre suivant.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Chapitre 2

Etude de la biodiversité du Massif de l' Ardenne au Dévonien moyen et supérieur

Les environnements récifaux, qu'ils soient actuels ou passés, constituent une importante source de biodiversité susceptible d'alimenter les autres milieux marins en nouveaux organismes. L'étude conjointe de la mise en place d'un milieu récifal et de la réponse des organismes à son édification (organisation, apparition et disparition des organismes) est fondamentale pour identifier les principaux moteurs des variations de la biodiversité et pour améliorer notre compréhension des relations étroites existantes entre les organismes et leur milieu. Ces environnements majeurs possèdent toutefois un domaine de stabilité restreint du fait de leur forte sensibilité à de nombreux facteurs environnementaux, tels que les variations de la température, du niveau de la mer, de l'oxygénation, des apports alimentaires ou encore de la turbidité. Par conséquent, ces environnements méritent d'être connus le plus précisément possible afin d'assurer leur préservation.

La plate-forme barrée [1] développée principalement à partir de l'Eifélien dans le massif de l'Ardenne et dans le Boulonnais constitue dès lors un cadre d'étude idéal. Dans ce chapitre, nous étudions la biodiversité des trilobites dans cette région au Dévonien moyen et supérieur. Dans un premier temps, nous définissons les principes associés aux analyses paléoécologiques. Ensuite, des analyses multivariées nous permettent de visualiser l'évolution des faunes de trilobites en fonction des conditions environnementales. Finalement, nous estimons l'ampleur des différences, entre ces milieux, à partir de l'étude

1. Plateau marin peu profond situé en bordure de continent avec une rupture de pente nette vers les eaux profondes. La rupture de pente est typiquement une zone agitée par les vagues avec une ceinture plus ou moins continue de récifs.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

de la distribution des réseaux trophiques afin de comprendre l'origine de l'évolution des faunes de trilobites.

2.1 Les analyses paléoécologiques

La paléoécologie a pour objectif l'étude des relations entre les organismes fossiles et leur milieu de vie. Elle s'appuie sur deux approches complémentaires, l'autécologie et la synécologie (Babin, 1991).

L'autécologie reconstitue le mode de vie et l'habitat des fossiles à partir de leur morphologie fonctionnelle. Cette approche considère que chaque environnement impose des contraintes particulières aux organismes, contrôlant ainsi leur morphologie. Comme nous l'avons mentionné précédemment (section 1.1.4), la plupart des trilobites ont un mode de vie benthique et sont, de ce fait, très sensibles aux conditions environnementales. Leur morphologie témoigne ainsi de ces facteurs environnementaux. Il est difficile d'énumérer toutes les possibilités morphologiques des trilobites, tant elles sont nombreuses et variées. La réduction progressive et parfois complète des capacités visuelles en milieu profond, sous la zone photique, en fournit un parfait exemple. Cette tendance évolutive a été observée à plusieurs reprises, à des périodes (Ordovicien inférieur, Dévonien supérieur, Carbonifère...) et au sein de lignées différentes (Proetida, Phacopida...) (*e.g.* Chlupac, 1983; Fortey & Owens, 1987; Hahn, 1990; Feist, 1991; Owens & Tilsey, 1995; Crônier et al., 2004).

La synécologie considère les relations entre les différents organismes afin d'apporter des informations sur les conditions du milieu. La communauté ou biocénose, qui est l'unité fondamentale, correspond à l'ensemble des organismes vivants dans le même environnement. Outre, l'absence de consensus autour de cette définition (Looijen & van Andel, 1999), il est difficile pour les paléontologues de la mettre en pratique. En effet, il est très rare (voire quasiment impossible) d'obtenir au sein des gisements fossilifères une vision complète de la biodiversité existante, notamment en raison de l'échantillonnage qui ne peut être exhaustif et surtout en raison de l'action du filtre taphonomique. La fossilisation est en réalité un processus exceptionnel et ceci est d'autant plus vrai pour les organismes à corps mou. Conway Morris (1986) rappelle à ce propos, qu'en moyenne 10 à 70% des communautés benthiques sont constituées d'organismes à corps mous (Fig. 2.1). De ce fait, les paléontologues n'ont à leur porté qu'une fraction des organismes de la communauté ayant vécu sur place à laquelle peuvent potentiellement s'ajouter des spécimens allochtones. Järvinen et al. (1986) préfèrent ainsi considérer le terme d'assemblage pour un ensemble de fossiles provenant d'une même couche géologique. Lorsque la composi-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

tion spécifique et l'abondance relative des taxons sont récurrentes spatialement et/ou temporellement au sein de différents assemblages, alors le terme d'association est utilisé (Brenchley & Harper, 1998). Cette notion reste néanmoins un simple reflet de la paléocommunauté.

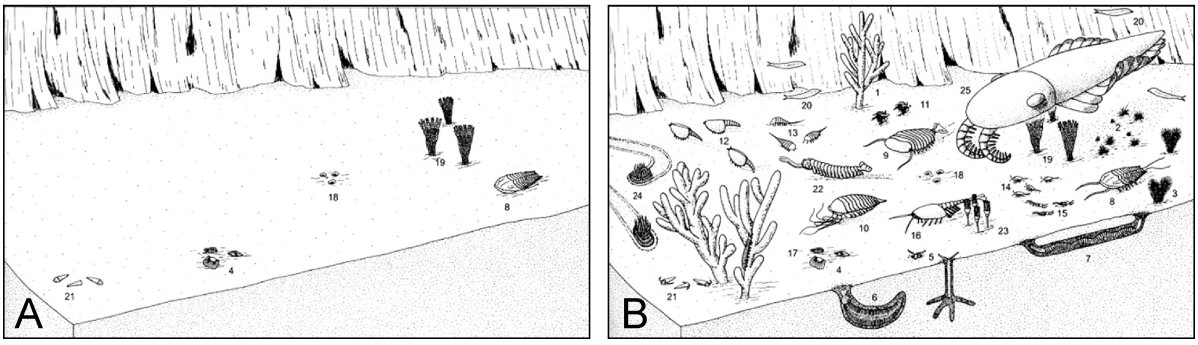


FIGURE 2.1 – Reconstitution d'une communauté benthique au Cambrien moyen, A) à partir d'un gisement fossilifère sans préservation des corps mous, B) à partir d'un gisement de type Burgess offrant une préservation exceptionnelle des corps mous (Briggs et al., 1994).

La distribution spatiale des organismes peut se présenter sous trois formes : aléatoire, régulière ou groupée (Brenchley & Harper, 1998). Une distribution aléatoire des individus d'une population implique qu'il n'y ait aucun contrôle biologique ou environnemental sur cette organisation. Cette situation est peu courante dans la nature car l'environnement est rarement uniforme et les membres d'une communauté présentent généralement un ensemble d'interactions. Une organisation régulière est plus commune, surtout en milieu continental où cette répartition est contrôlée par la compétition entre les individus ou par une exploitation efficace des ressources. Le regroupement des organismes est de loin la distribution la plus fréquente, puisque les variations environnementales et les interactions entre les organismes, limitent géographiquement et temporellement la distribution des espèces. Cette dernière constitue un intérêt considérable pour les paléoécologistes. En effet, l'identification de compositions et de distributions relatives spécifiques semblables au sein d'assemblages différenciés géographiquement et/ou temporellement (associations) permet raisonnablement de conclure que les conditions environnementales sont similaires. De même, les variations latérales (géographiques) ou verticales (temporelles) des associations sont de bons traceurs des changements paléoécologiques.

Les trilobites constituent l'un des principaux éléments du macrobenthos au Dévonien (Crônier & van Viersen, 2007). Leur distribution va dépendre de différents facteurs indépendants ou non, comme l'hydrodynamisme, la luminosité, le type de substrat, la

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

température de l'eau, les ressources alimentaires... Dès lors, ils se prêtent particulièrement bien aux études paléoenvironnementales.

2.2 La biodiversité dans l'Ardenne au Dévonien moyen et supérieur

2.2.1 Historique

Bien que les trilobites de la région de l'Eifel en Allemagne (région associée à l'Ardenne au Dévonien) soient étudiés depuis la première moitié du XIX^{ème} siècle (*e.g.* Bronn, 1825; Goldfuss, 1839, 1843; Burmeister, 1843), il fallut attendre le début du siècle suivant pour que les chercheurs portent une attention particulière sur ceux de l'Ardenne (*e.g.* Mailleux, 1904, 1909, 1919, 1927, 1933, 1938; Asselbergs, 1912, 1946; Richter & Richter, 1918, 1926; van Tuijn, 1927). Les travaux de cette époque montrent de nombreuses similitudes au niveau spécifique entre ces deux faunes (*e.g.* Richter & Richter, 1926; Mailleux, 1933). Toutefois, après une période de latence de 50 ans, de récents travaux mettent en évidence une importante individualisation de ces deux zones paléogéographiques à ce niveau taxinomique (*e.g.* Magrean & van Viersen, 2005; van Viersen, 2006a, 2007a, 2008; van Viersen & Prescher, 2007, 2010; Crônier & van Viersen, 2008; van Viersen & de Wilde, 2010; van Viersen & Bignon, 2011; Bignon & Crônier, 2011).

2.2.2 État des connaissances

Généralités

La biodiversité des trilobites au début du Dévonien inférieur est assez faible dans l'Ardenne. Ceci s'explique par un fort apport silico-clastique, lié au démantèlement du continent des Vieux Grès Rouges (Godefroid et al., 1994). Pendant longtemps, seules deux familles de Phacopida (Acastidae et Homalonotidae) ont été recensées dans les niveaux du Lochkovien-Praguien (Crônier & van Viersen, 2007). Néanmoins une étude récente (van Viersen & Prescher, 2009) montre que la biodiversité au sein de ces niveaux est bien plus importante puisque trois familles supplémentaires (Lichidae, Scutelluidae et Proetidae) appartenant à 3 ordres (Lichida, Corynexochida et Proetida) y ont été identifiées. Ces découvertes suggèrent une dispersion des faunes "rhénane" et "bohémienne".

A l'Emsien, suite à l'ouverture des environnements marins (Godefroid et al., 1994), la biodiversité des trilobites augmente légèrement avec l'apparition de deux nouvelles familles, les Phacopidae et les Odontopleuridae (Mailleux, 1933).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

A l'Eifelien, une transgression majeure (Ziegler, 1982; Bultynck et al., 1991) permet la diversification des faunes de trilobites. L'apparition de dépôts carbonatés dans des eaux chaudes, peu profondes et claires, favorise l'émergence de taxons appartenant aux Corynexochida (van Viersen & de Wilde, 2010), Proetida (van Viersen, 2006b; van Viersen & Prescher, 2007, 2008, 2010), Phacopida et Lichida (van Viersen, 2007b, 2008). Au cours de cette période, tous les ordres présents à l'échelle globale sont représentés au sein du Massif de l'Ardenne. Il est également intéressant de souligner que le "Mur des Douaniers", célèbre gisement à trilobites du Massif de l'Ardenne, connu pour sa faune abondante et diversifiée, date de l'Eifelien inférieur (van Viersen, 2006a; Crônier & van Viersen, 2008).

La biodiversité des trilobites au sein de la plate-forme carbonatée du Givétien est bien inférieure à celle de la rampe mixte de l'Eifelien. Seuls les genres *Goldius* de Koninck, 1841, *Dechenella* Kayser, 1880, *Gerastos* Goldfuss, 1843 et *Nyterops* Struve, 1972 semblent se développer dans ce milieu (van Viersen, 2007a; van Viersen & Prescher, 2008, 2010; Bignon & Crônier, 2011).

Le Frasnien ne présente pas non plus une biodiversité trilobitique importante bien que localement l'abondance des spécimens puisse être conséquente. Cette période est caractérisée par le développement cyclique de monticules de boues carbonatées (mud mounds) interrompu par des phases de montée du niveau de la mer favorisant le développement de faciès terrigènes (Boulvain, 2006). Les trilobites, datant essentiellement du Frasnien moyen, sont principalement représentés par des Asteropyginae (van Viersen & Bignon, 2011) et des Corynexochida (van Viersen & Prescher, 2011) ainsi que par quelques Aulacopleuridae (Crônier & van Viersen, 2007).

La crise du Frasnien-Famennien entraîne une diminution drastique de la biodiversité des trilobites puisqu'un seul spécimen de Phacopida a été recensé dans le massif de l'Ardenne (Rome, 1936; Struve, 1976; Crônier & van Viersen, 2007).

Associations

Crônier & van Viersen (2007) ont analysé *via* des méthodes multivariées (méthode décrite dans la section 3.2) la biodiversité générique des trilobites de l'Ardenne, à partir de 9 gisements disséminés sur le bord sud du Synclinorium de Dinant. Ils ont effectué une classification hiérarchique ascendante de 19 assemblages de trilobites répartis sur l'ensemble du Dévonien (Fig. 2.2). Cette analyse a permis de reconnaître 6 associations,

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

déterminées en fonction du sous-étage et de leur milieu de dépôt.

1. Association à *Digonus* Gürich, 1909 du Praguien-Emsien. Cette association est caractérisée par une faible biodiversité et se développe au sein de milieux agités, inter- et supratidaux.

2. Association à Asteropyginae du Lochkovien-Emsien. Cette association, dominée par le genre *Treveropyge* Struve, 1958, à diversité relativement faible, se situe dans des environnements plus proximaux que l'association contemporaine à *Digonus*.

3. 'Présence' de *Kayserops* Delo, 1935 à l'Emsien supérieur. Comme un seul spécimen de ce genre a été échantillonné, nous ne pouvons raisonnablement parler d'association dans ce cas.

4. Association mixte de l'Eifelien. Cette association, située au niveau de l'offshore médian, présente une biodiversité très importante et a été divisée en trois sous-associations : 1) la première est dominée par *Goldius* associé aux *Tropidocoryphes* Novák, 1890, *Cyphaspis* Burmeister, 1843 et *Dohmiella* Lütke, 1990, 2) la seconde est représentée par *Geesops* Struve, 1972, et enfin, 3) la troisième est principalement composée de *Cyphaspis*, *Radiaspis* Richter & Richter, 1917, *Kettneraspis* Prantl & Pribyl, 1949, *Cornuproetus* Richter & Richter, 1919 et *Gerastos*.

5. Association à *Dechenella* et *Nyterops* de l'Eifelien inférieur-Givétien supérieur. Restreinte à la zone de l'offshore supérieur, les organismes sont présents dans des calcaires crinoïdiques. La biodiversité de cette association est relativement réduite.

6. Association à *Bradocryphaeus* Haas & Mensink, 1970 du Frasnien. D'une biodiversité assez faible, elle est également composée du genre *Heliopyge* Haas & Mensink, 1970. Ces trilobites se retrouvent dans les environnements de l'offshore supérieur.

Les associations à trilobites semblent ainsi restreintes à une profondeur donnée. Dès lors, les nombreuses fluctuations du niveau marin au cours du Dévonien (Johnson et al., 1985) ont contrôlé la succession des associations à trilobites du Massif de l'Ardenne. Ce résultat est cohérent avec le mode de vie de ces organismes qui est principalement benthique. En effet, la bathymétrie contrôle un grand nombre de paramètres environnementaux (luminosité, température, hydrodynamisme, apport en nutriments...) à l'interface eau-sédiment, qui sont des facteurs limitants pour les trilobites.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

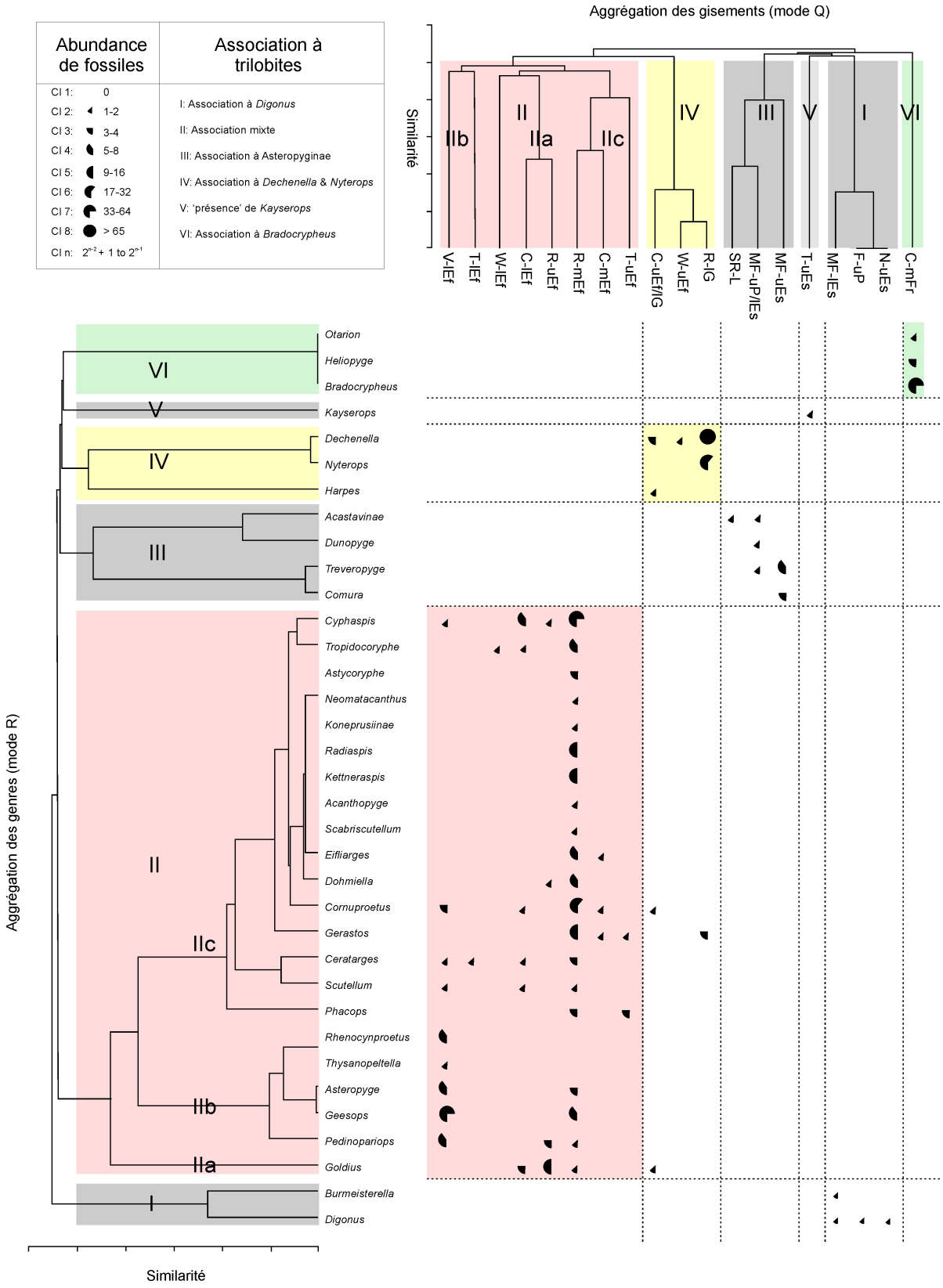


FIGURE 2.2 – Classification hiérarchique ascendante des trilobites dévoniens du Massif de l'Ardenne. C : Couvin, F : Ferrières, MF : Marches-en-Famenne, N : Nassogne, R : Rochefort, SR : Sougné-Remouchamps, T : Treignes, V : Vireux-Molhain, W : Wellin, L : Lochkovien, P : Praguien, Es : Emsien, Ef : Eifelien, G : Givétien, Fr : Frasnien, l : inférieur, m : moyen, u : supérieur (d'après Crônier & van Viersen, 2007).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

2.3 Analyse des associations à trilobites du Massif de l'Ardenne et du Boulonnais au Dévonien moyen et supérieur

2.3.1 Présentation de l'étude

Afin d'améliorer notre compréhension des relations entre les associations à trilobites et les divers environnements, qui se sont succédés au cours du Dévonien moyen et supérieur, dans le massif de l'Ardenne, nous avons effectué une analyse complémentaire de l'étude de Crônier & van Viersen (2007).

Nous avons tout d'abord complété la base de données initiale utilisée par Crônier & van Viersen (2007) (comptant près de 700 spécimens) en prélevant de nouveaux échantillons sur le terrain (plus de 500 spécimens), puis en étudiant les spécimens appartenant à la collection de Mailleux, conservés à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (2000 spécimens supplémentaires).

Ceci nous a permis d'augmenter considérablement le nombre de gisements analysés, passant de 5 à 27, et de ne pas seulement considérer le flanc sud du synclinorium de Dinant puisque 5 de ces nouveaux gisements appartiennent au synclinorium de Namur (Fig. 2.3). Une cinquantaine de spécimens provenant du Dévonien moyen et supérieur du Boulonnais (Fig. 2.4) a également été étudiée à partir d'échantillons et de données bibliographiques (Morzadec, 1988a; Morzadec et al., 2008). Les données utilisées sont fournies par classe d'abondance, par taxon et par gisement en annexe 1.

Ensuite, pour affiner cette nouvelle étude, les assemblages ont été définis à partir des formations, voire des membres d'une formation lorsque cela était possible, et non pas à partir des sous-étages. Travailler à cette échelle permet à la fois d'obtenir un cadre temporel plus précis et de mieux contraindre le milieu de vie des trilobites, puisque les environnements au sein d'une formation (ceci est d'autant plus vrai au niveau des membres) sont plus homogènes qu'au niveau d'un sous-étage. Par exemple, au Frasnien, plusieurs formations présentent des variations latérales de faciès (récifs, environnements périrécifaux), définissant ainsi plusieurs membres contemporains.

Enfin, la distribution des trilobites de la coupe du Mont d'Haurs (Givétien) a été étudiée en rapport avec le milieu de dépôt, afin de mieux comprendre les variations de la biodiversité trilobitique et l'organisation spatio-temporelle des assemblages.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

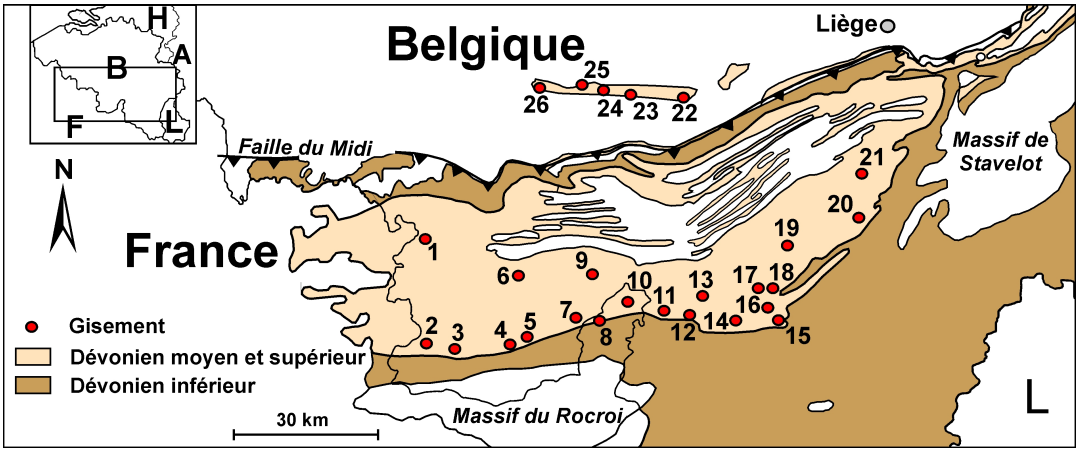


FIGURE 2.3 – Carte géologique simplifiée du Massif de l'Ardenne avec la position de 26 gisements analysés dans cette étude. A : Allemagne, B : Belgique, F : France, H : Hollande, L : Luxembourg ; 1 : Beaumont, 2 : Seloigne, 3 : Chimay, 4 : Couvin, 5 : Nismes, 6 : Sautour, 7 : Treignes, 8 : Vireux-Molhain, 9 : Surice, 10 : Givet, 11 : Beauraing, 12 : Pondrôme, 13 : Neuville, 14 : Wellin, 15 : Grupont, 16 : Wavreille, 17 : Rochefort, 18 : Jemelle, 19 : Aye, 20 : Hotton, 21 : Durbuy, 22 : Andenne, 23 : Champion, 24 : Rhisnes, 25 : Bossière, 26 : Fleurus (modifié d'après Crônier & van Viersen, 2007).

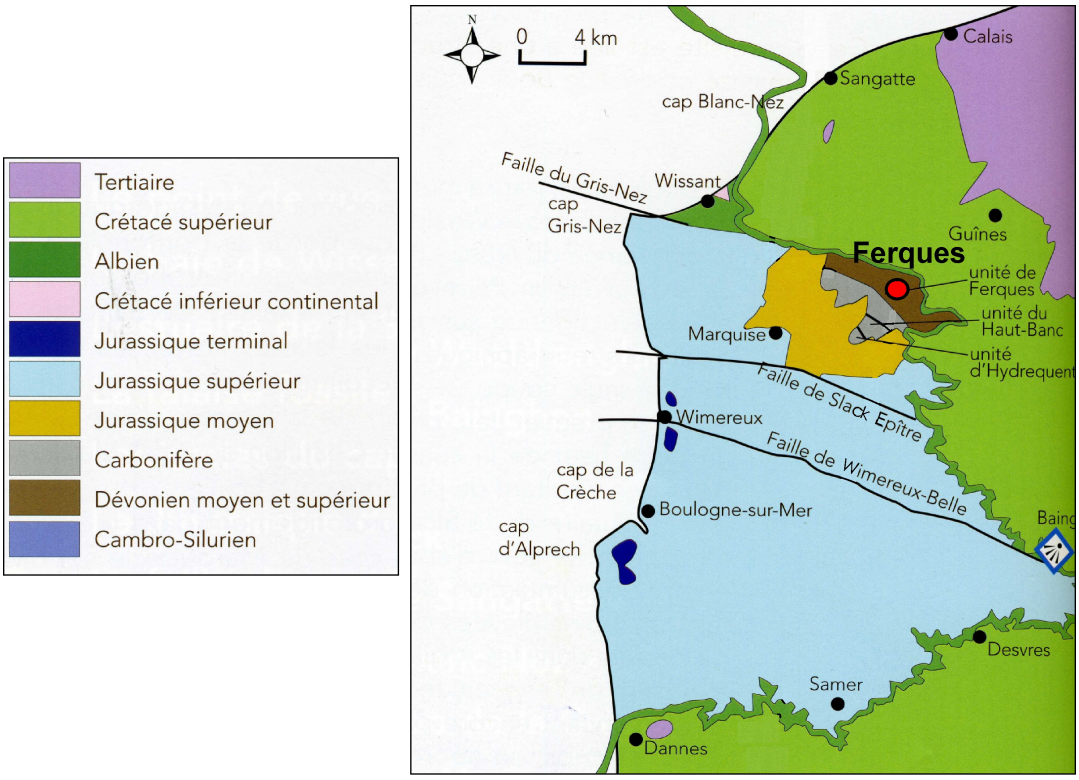


FIGURE 2.4 – Carte géologique simplifiée du Boulonnais avec la position du gisement de Ferques (d'après Robaszynski, 2008).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

2.3.2 La classification hiérarchique ascendante

L'intérêt de la classification hiérarchique dans la description de la similarité des objets géologiques et paléontologiques a été démontré depuis un certain nombre d'années (*e.g.* Parks, 1966; Valentine & Peddicord, 1967; McCammon, 1968). Cette méthode est toujours couramment utilisée pour les analyses de paléobiodiversité (*e.g.* Fürsich & Flessa, 1987; Shi, 1993; Botquelen et al., 2006; Hughes & Thomas, 2011).

Cette méthode correspond à une analyse statistique multivariée, qui consiste à classifier des échantillons en groupes (que l'on nomme "clusters"), dans lesquels tous les échantillons sont plus semblables entre-eux qu'ils ne le sont des autres échantillons analysés (McKillup & Dyar, 2010). Il en résulte une classification des échantillons sous la forme d'un arbre (dendrogramme), basée sur la somme des similitudes au sein d'un cluster. Dans le cas de cette étude, deux modes de classification hiérarchique sont utilisés : le mode R et le mode Q. Le mode R illustre la similitude des taxons à partir de leur cooccurrence au sein des assemblages. Le mode Q établit une classification des assemblages en fonction de leur composition taxinomique.

Afin de mesurer la similarité entre chaque échantillon, une matrice de distance est calculée. L'élaboration de cette matrice se fonde sur le coefficient de corrélation de Pearson r : plus la corrélation calculée pour chaque couple d'échantillons est importante et plus ils sont similaires. Ensuite, les échantillons sont progressivement agrégés jusqu'à obtenir un cluster final comprenant tous les échantillons. Si le premier cluster est aisé à établir à partir de la matrice de similarité, par la suite, pour chaque itération successive, il faut recalculer les valeurs de la matrice en fonction des nouveaux clusters établis. Ce calcul est effectué grâce à un algorithme de type UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) où la similarité d'un échantillon "externe" avec le nouveau cluster correspond à la moyenne des similarités de cet échantillon par rapport aux échantillons faisant maintenant partis du nouveau cluster (Hammer et al., 2008). Ces valeurs de dissimilarités croissantes servent à la construction du dendrogramme (McKillup & Dyar, 2010). La classification hiérarchique ascendante a été réalisée avec le logiciel PAST (PAlaeontological STatistics) version 1.77 (Hammer et al., 2001).

Bien que la systématique des trilobites de l'Ardenne ait connu d'importantes avancées au cours de ces dernières années, la détermination d'un genre reste plus fiable que celle d'une espèce (voir section 2.2). C'est pourquoi, cette analyse est fondée sur le rang taxonomique du genre. En revanche, concernant les Scutelluinae, nous avons choisi de considérer uniquement le rang de la sous-famille puisque la définition des deux genres

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Scutellum Pusch, 1833 et *Goldius* est encore discutée (*e.g.* Basse, 1996; Feist & Talent, 2000; Jell & Adrain, 2003; Basse & Müller, 2004). En effet, ces deux genres sont définis à partir de la morphologie du segment médian et de la forme du pygidium (Archinal, 1994). Or de nombreuses formes intermédiaires rendent difficile leur différentiation (van Viersen & de Wilde, 2010). En se basant uniquement sur le rang de la sous-famille, nous évitons d'orienter les résultats par une détermination peu fiable.

2.3.3 Définition des associations

La classification hiérarchique ascendante, appliquée sur les taxons (mode R), a permis de délimiter 4 associations, représentées dans la figure 2.5 : une association "mixte" présentant une biodiversité très importante (en rouge), une association à *Dechenella* (en jaune), une association à *Bradocryphaeus* (en vert) et une association à Scutelluinae (en bleu).

L'analyse appliquée aux assemblages (mode Q) met en évidence 4 ensembles en relation avec les formations/membres (Fig. 2.5) : un groupe caractérisé par les formations de l'Eifélien (en rouge), un second par celles du Givétien (en jaune) et deux autres par les formations frasniennes. Ces deux derniers sont différenciés par des formations/membres correspondant à des environnements périrécifaux (en vert) ou récifaux (en bleu).

D'autre part, nous pouvons combiner les résultats obtenus avec les modes Q et R. L'association "mixte" est caractéristique de l'Eifélien, celle à *Dechenella* se concentre au Givétien et les associations à *Bradocryphaeus* et Scutelluinae sont représentées au Frasnien. De plus, l'association à Scutelluinae est présente dans les milieux récifaux tandis que celle à *Bradocryphaeus* est caractéristique des environnements périrécifaux.

Synclinorium de Dinant

L'association "mixte" présente une biodiversité globale très importante avec 22 genres recensés pour l'ensemble des assemblages. Cependant, certains d'entre-eux sont uniquement composés d'un ou de deux genres. Cette association s'observe principalement au sein des formations eifféliennes de l'Eau Noire (E1, Fig. 2.5), de Couvin (E3, Fig. 2.5) et de Jemelle (E2, Fig. 2.5). Néanmoins, elle persiste localement jusqu'au Givétien basal dans la formation de Hanonet à Treignes (Trei-G1, Fig. 2.5) et à Rochefort (Roch-G1, Fig. 2.5) (voir la définition ci-dessous de l'association à Scutelluinae pour plus de précisions). Cette association "mixte" est présente au sein de différents milieux : l'Ardenne est principalement caractérisé à l'Eifélien par une sédimentation mixte, siliciclastique-carbonatée, suivant un profil de rampe (formations de l'Eau Noire, de Jemelle et première

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

partie de la formation de Hanonet) à l'exception de la formation de Couvin, qui correspond au développement local d'une plate-forme barrée (Mabille & Boulvain, 2007). Cette association est analogue à l'association "mixte" identifiée à l'Eifélien par Crônier & van Viersen (2008). Quelques spécimens de cette association sont illustrés dans la figure 2.6E-I.

L'association à *Dechenella* présente une biodiversité beaucoup plus faible que la précédente, *Dechenella* étant l'élément principal de cette faune, parfois associé à deux ou trois autres genres, largement sous-représentés. La présence des Scutelluinae est couramment marquée par le genre *Goldius* (van Viersen, 2007a; Bignon & Crônier, 2011). La première occurrence de cette association se situe au sein de la formation X (E4 ; Fig. 2.5), qui correspond à un ensemble de constructions biohermales, limité localement et développé à l'Eifélien terminal et au Givétien basal (Coen-Aubert, 1991). Cette association se poursuit et domine principalement la plate-forme carbonatée du Givétien (Mabille & Boulvain, 2008; Hubert, 2008a). En effet, la majeure partie des formations de cet étage (Hanonet (G1), Trois-Fontaines (G2), Terres d'Haurs (G3) et Fromelennes (G4) ; Fig. 2.5) correspond à cette association (voir la définition de l'association à Scutelluinae pour plus de précisions). Cette association est proche de celle à *Dechenella* et *Nyterops* définie par Crônier & van Viersen (2008). Quelques spécimens de cette association sont illustrés dans la figure 2.6A-D.

L'association à *Bradocryphaeus* présente également une biodiversité générique assez faible. Elle est accompagnée localement par quelques Scutelluinae, qui sembleraient appartenir au genre *Scutellum* (van Viersen & de Wilde, 2010; van Viersen & Prescher, 2011), des *Heliopyge* et des *Otarion* Zenker, 1833. Tous les assemblages de cette association sont datés du Frasnien et sont uniquement présents dans les environnements latéraux des monticules de boues carbonatées (membres de l'Ermitage (F2), Bieumont (F3), Boussu en fagnes (F5) et formation de Neuville (F6) ; Fig. 2.5) (da Silva, 2004). Cette association avait déjà été identifiée par Crônier & van Viersen (2008). Quelques spécimens de cette association sont illustré dans la figure 2.7A-D.

La dernière association, à *Scutelluinae*, caractérise essentiellement des formations du Frasnien bien que quelques assemblages de l'Eifélien et du Givétien soient présents. Cette dernière observation s'explique probablement par la perte d'informations liée à la détermination des Scutelluinae à l'échelle de la sous-famille. Il est donc raisonnable de penser que les deux assemblages très diversifiés de l'Eifélien de Couvin (Cou-E2, Cou-E3, Fig. 2.5) et l'assemblage Givétien de Rochefort (Roch-G1, Fig. 2.5)

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

correspondent plutôt à l'association "mixte", représentative de l'Eifélien et persistant jusqu'au Givétien basal. De même, les assemblages givétiens de Couvin, Givet et Ferques (respectivement Cou-G1, Giv-G1 et Fer-G5, Fig. 2.5) semblent plutôt reliés à l'association givétienne à *Dechenella* car certains assemblages de cette association contiennent également quelques Scutelluinae (van Viersen, 2007a; Bignon & Crônier, 2011). Nous pouvons ainsi en déduire que l'association à Scutelluinae est essentiellement représentée au Frasnien. La biodiversité y est très faible puisque la plupart des assemblages sont uniquement constitués de Scutelluinae. Quelques *Cyphaspis* ont également été identifiés au sein de deux assemblages de Couvin et de Sautour (Cou-F7 et Sau-F7, Fig. 2.5). Enfin, cette association est presque exclusivement présente dans les environnements bioconstruits du Frasnien (membres de l'Arche, du Lion et formation de Neuville) (Boulvain et al., 2005; Boulvain, 2006; da Silva et al., 2010). Quelques spécimens de cette association sont illustrés dans la figure 2.7E-H.

Synclinorium de Namur

Les assemblages provenant du Frasnien de la formation de Bovesse (Synclinorium de Namur ; F7, Fig. 2.5) sont parfaitement intégrés aux associations frasniennes provenant du flanc sud du synclinorium de Dinant. Les assemblages provenant de Rishnes, Fleurus, Bossière et Champion (respectivement Rish-F7, Fleur-F7, Bos-F7 et Cham-F7, Fig. 2.5) appartiennent à l'association à *Bradocryphaeus*, tandis que l'assemblage d'Andenne (And-F7, Fig. 2.5) fait partie intégrante de l'association à Scutelluinae.

Le Boulonnais

Les assemblages originaires du Boulonnais sont également intégrés aux associations de l'Ardenne : l'assemblage givétien (Fer-G6, Fig. 2.5) appartient à l'association à *Dechenella* ; les assemblages frasniens appartiennent à l'association à *Bradocryphaeus* et sont présents dans le membre de Pâture (formation de Beaulieu, Fer-F9, Fig. 2.5) et dans la formation de Ferques (Fer-F10, Fig. 2.5), correspondant à des faciès latéraux de constructions récifales (Brice, 1988; Hubert, 2008c). Les trilobites vivants dans les récifs du membre des Noces (formation de Beaulieu, Fer-F8, Fig. 2.5) font partie de l'association à Scutelluinae.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

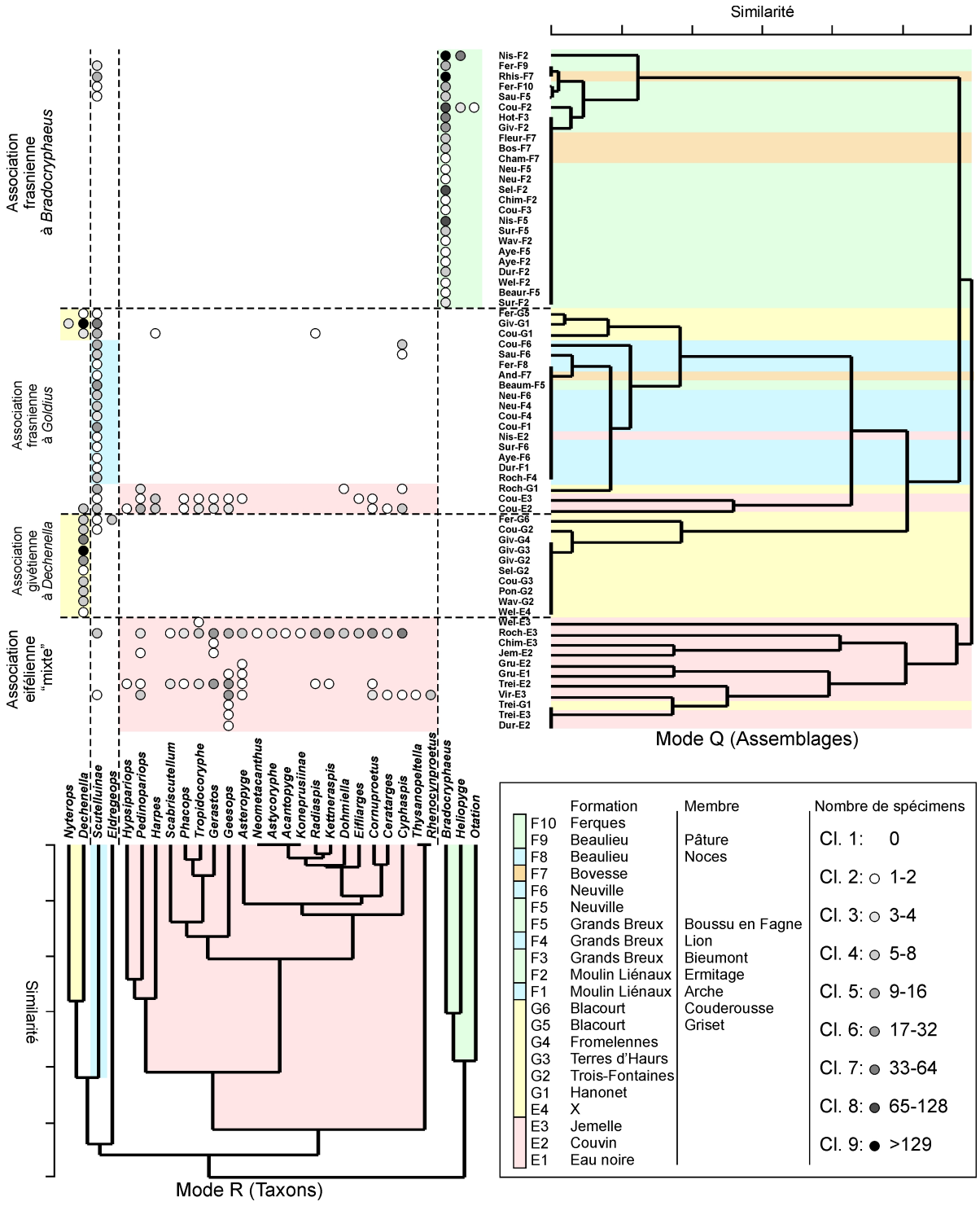


FIGURE 2.5 – Classification hiérarchique ascendante des trilobites du Dévonien moyen et supérieur du Massif de l'Ardenne. And : Andenne, Beaum : Beaumont, Beaur : Beauraing, Bos : Bossière, Cham : Champion, Chim : Chimay, Cou : Couvin, Dur : Durbuy, Fer : Ferques, Fleur : Fleurus, Giv : Givet, Gru : Grupont, Hot : Hotton, Jem : Jemelle, Neu : Neuville, Nis : Nismes, Pon : Pondrôme, Rhis : Rhisnes, Roch : Rochefort, Sau : Sautour, Sel : Seloigne, Sur : Surice, Trei : Treignes, Vir : Vireux-Molhain, Wav : Wavreille, Wel : Wellin, Ef : Eifelien, G : Givétien, Fr : Frasnien, l : inférieur, m : moyen, u : supérieur.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

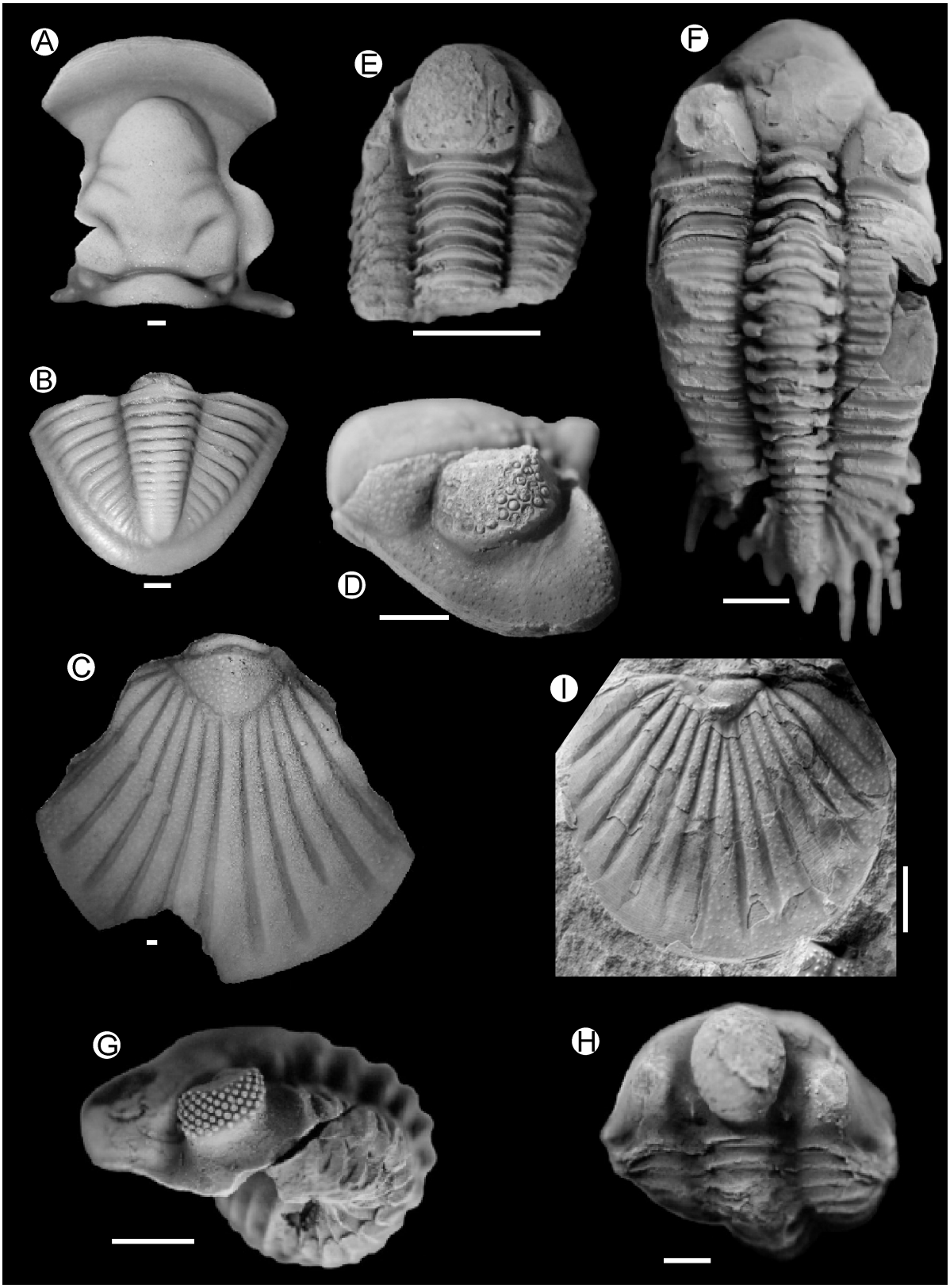


FIGURE 2.6 – Association à *Dechenella* (A-D) et mixte (E-H). *Dechenella givetensis* Bignon & Crônier, 2011, A : céphalon, B : pygidium ; *Goldius cf. capitellum* (Archinal, 1994), C : pygidium ; *Nyterops cf. hollandi* van Viersen, 2007a, D : céphalon (extraits de Bignon & Crônier, 2011). *Rhenocynproetus catervus* van Viersen, 2006a, E : céphalon et une partie du thorax ; *Asteropyginae sp.*, F : spécimen complet ; *Geesops sparsinodosus gallicus* Struve, 1982, G : spécimens enroulé ; *Cyphaspis A* van Viersen, 2006a, H : céphalon et une partie du thorax (extraits de Crônier & van Viersen, 2008). *Goldius angusticalix* van Viersen & de Wilde, 2010, I : pygidium (extrait de van Viersen & de Wilde, 2010). La barre d'échelle représente 5 mm.

© 2012 Tous droits réservés. http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

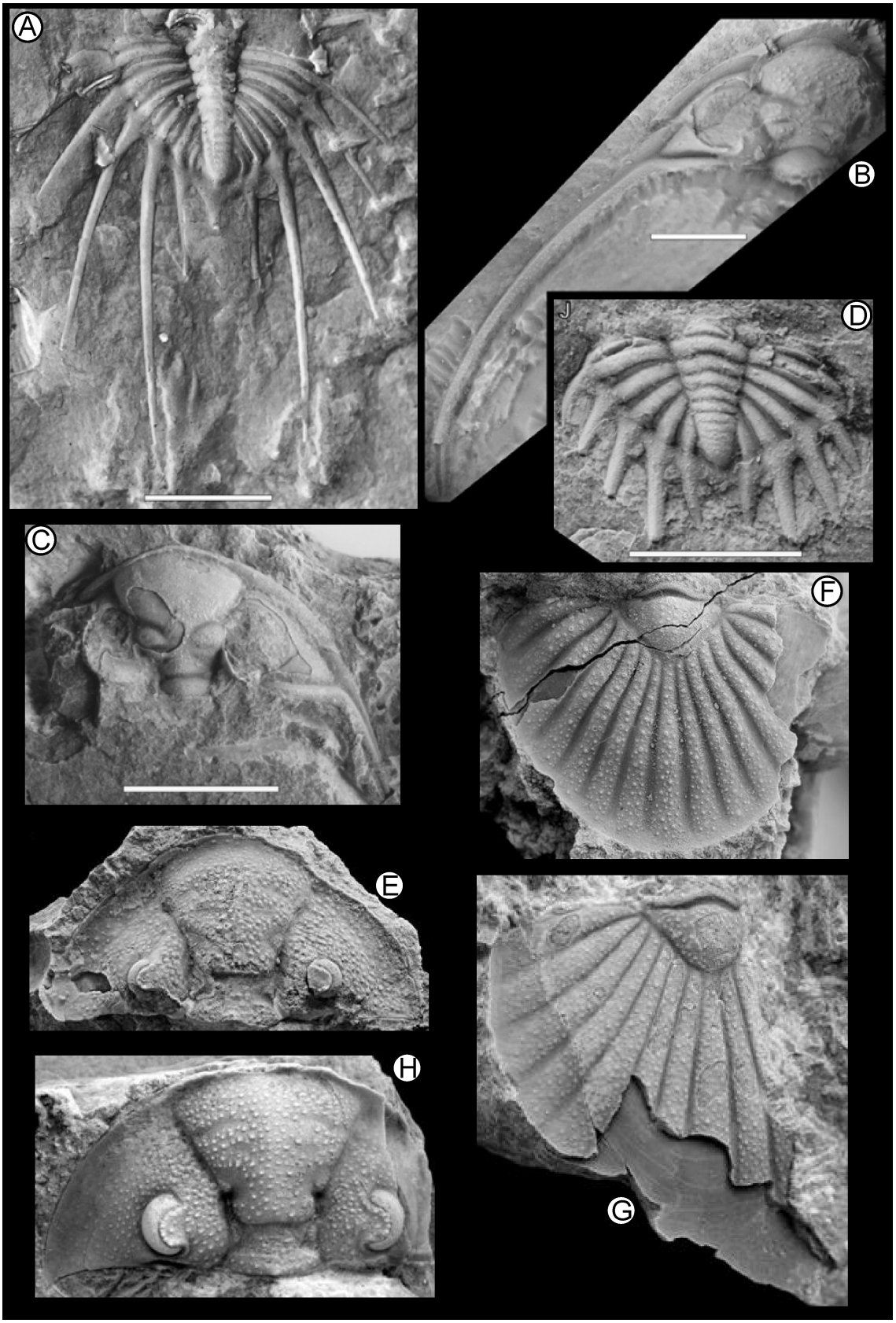


FIGURE 2.7 – Associations à *Bradocryphaeus* (A-D) et à *Goldius* (E-H). *Heliopyge helios* (Richter & Richter, 1926), A : pygidium, B : céphalon ; *Bradocryphaeus vanherlei* van Viersen & Bignon, 2011, C : céphalon, D : pygidium (extrait de van Viersen & Bignon, 2011). *Scutellum protrusifrons* van Viersen & Prescher, 2011, E : céphalon, F : pygidium ; *Scutellum decipulum* van Viersen & Prescher, 2011, G : pygidum, F : céphalon (extrait de van Viersen & Prescher, 2011). La barre d'échelle représente 5 mm.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

2.3.4 Distribution environnementale des trilobites de l'Ardenne et du Boulonnais

Dans cette section, nous avons étudié plus précisément la distribution des trilobites au sein de leur environnement dans l'Ardenne et le Boulonnais. Nous nous sommes concentrés dans un premier temps sur les trilobites de la coupe du Mont d'Haurs, nous permettant de réaliser une analyse très fine de leur répartition au cours du Givétien. Par la suite, nous étendons ces résultats à l'ensemble de l'Ardenne et du Boulonnais.

Les trilobites de la coupe du Mont d'Haurs au Givétien

Les trilobites de la coupe du Mont d'Haurs à Givet ont été étudiés en relation précise avec leur milieu de dépôt (Fig. 2.8). En effet, une analyse des microfaciès, réalisée par Hubert (2008c) nous fournit une très bonne connaissance de l'environnement de chaque banc de cette coupe.

Les trilobites prélevés le long de la coupe sont entièrement désarticulés. Cette désarticulation résulte d'un déplacement ou d'un brassage *post-mortem*. Néanmoins, la cuticule des spécimens est bien préservée et ne montre aucune trace d'abrasion. Il est alors difficile d'estimer la participation du transport *post-mortem* dans la constitution des thanatocénoses de trilobites. Par conséquent, afin de limiter la perturbation potentielle de l'information par le transport, seules les ceintures environnementales définies au préalable par l'analyse des microafiacès (Hubert, 2008c) ont été considérées : rampe médiane, arrière-récif et récif (Fig. 2.9). En effet, en considérant uniquement ces ceintures environnementales nous réduisons les échanges d'organismes possibles entre ces différents milieux. Les données utilisées (nombre de spécimens, bancs et genres) sont fournies en annexe 2.

La figure 2.9 illustre l'abondance relative des genres de trilobites de la coupe du Mont d'Haurs en fonction de leur milieu de dépôt. La distribution des *Dechenella* est très importante dans les trois environnements analysés. Ils sont moins nombreux au sein des récifs bien qu'ils représentent plus de 80% des individus. Le genre *Nyterops* est uniquement présent sur la rampe médiane, avec une très faible proportion de 1.5%. Enfin, les *Goldius* sont totalement absents de l'arrière récif. Ils sont peu représentés au niveau de la rampe médiane puisqu'ils ne dépassent pas les 5% d'individus. En revanche, ils sont beaucoup plus nombreux dans le récif avec une distribution proche des 20%.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

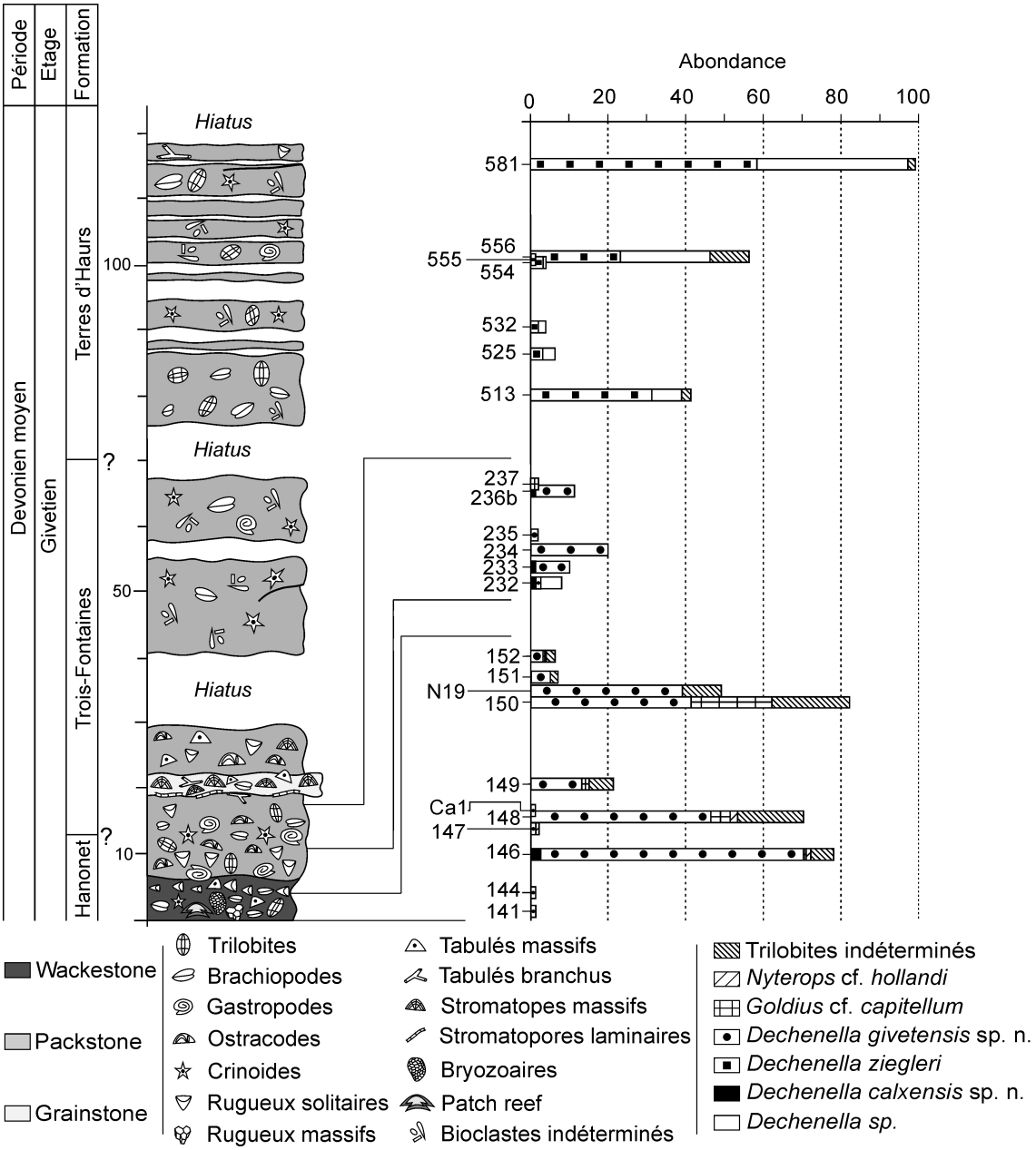


FIGURE 2.8 – Succession lithostratigraphique, distribution des fossiles et abondance des trilobites dans la coupe du Mont d'Haurs (d'après Hubert, 2008c).

Afin de s'assurer que la distribution des trilobites est différente entre le milieu récifal et la rampe médiane, un test exact de Fisher a été réalisé. La distribution des *Nyterops* n'a pas été considérée dans ce calcul puisque aucun représentant de ce genre n'a été répertorié dans les niveaux récifaux. Le test indique une différence significative ($P < 0.0001^{***}$) de la distribution des *Dechenella* et des *Goldius* entre les milieux récifal et de rampe médiane. Ce test confirme que les individus du genre *Goldius* sont préférentiellement présents au sein des récifs.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

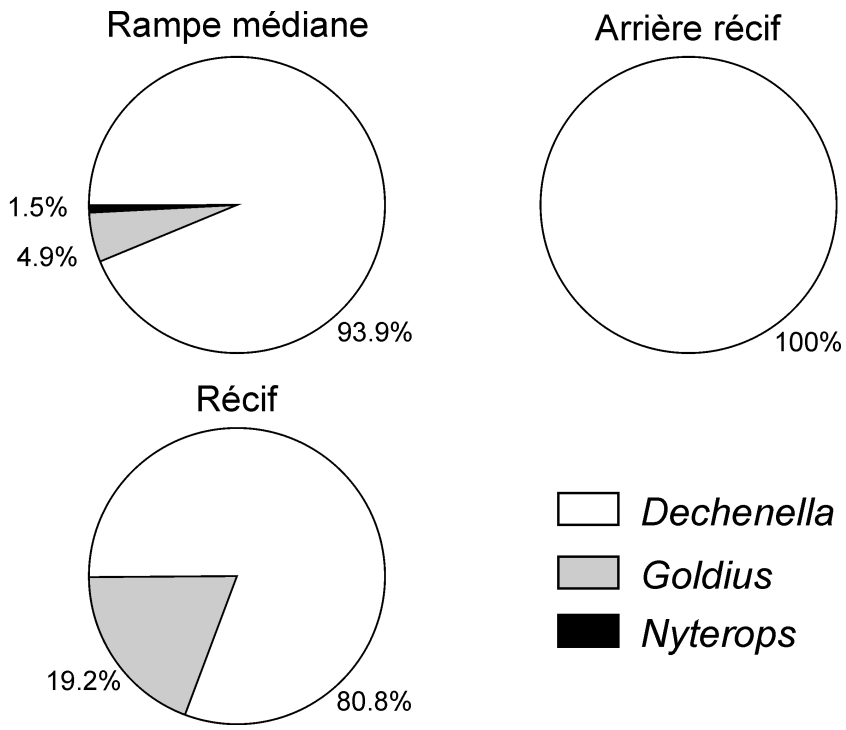


FIGURE 2.9 – Abondance relative des genres de trilobites de la coupe du Mont d'Haurs (France) en fonction de leur environnement.

Les trilobites de l'Ardenne et du Boulonnais au Dévonien moyen et supérieur

Eifélien. Les trilobites appartenant à l'association "mixte" de l'Eifélien sont essentiellement présents au sein de faciès de type rampe (formations de l'Eau Noire (E1) et de Jemelle (E3) ; Fig. 2.10A). Les environnements proximaux ne sont donc pas protégés des courants océaniques distaux par une barrière récifale et les apports détritiques terrigènes sont importants. Néanmoins, cette association n'est pas restreinte à ce type d'environnement puisqu'elle est aussi répertoriée dans la formation de Couvin (E2, Fig. 2.10B), correspondant à l'édification locale de bioconstructions. Dans cette formation, les trilobites sont situés en avant de la zone récifale, où les conditions environnementales sont semblables à celles présentes sur les faciès de rampes mais avec un apport détritique plus réduit.

La biodiversité de l'association mixte ne semble pas avoir de réponse qualitative à ces variations environnementales puisque les genres sont similaires dans ces deux milieux. De plus, les importantes variations qualitatives et quantitatives de la biodiversité, observées parmi les différents assemblages de cette association (allant de 1 à 19 genres), ne sont aucunement reliées à ces deux environnements. L'association "mixte" de l'Eifélien est par conséquent composée de populations en équilibre avec leur environnement (Crônier & van Viersen, 2007), ce qui est illustré par la biodiversité importante et l'abondance

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

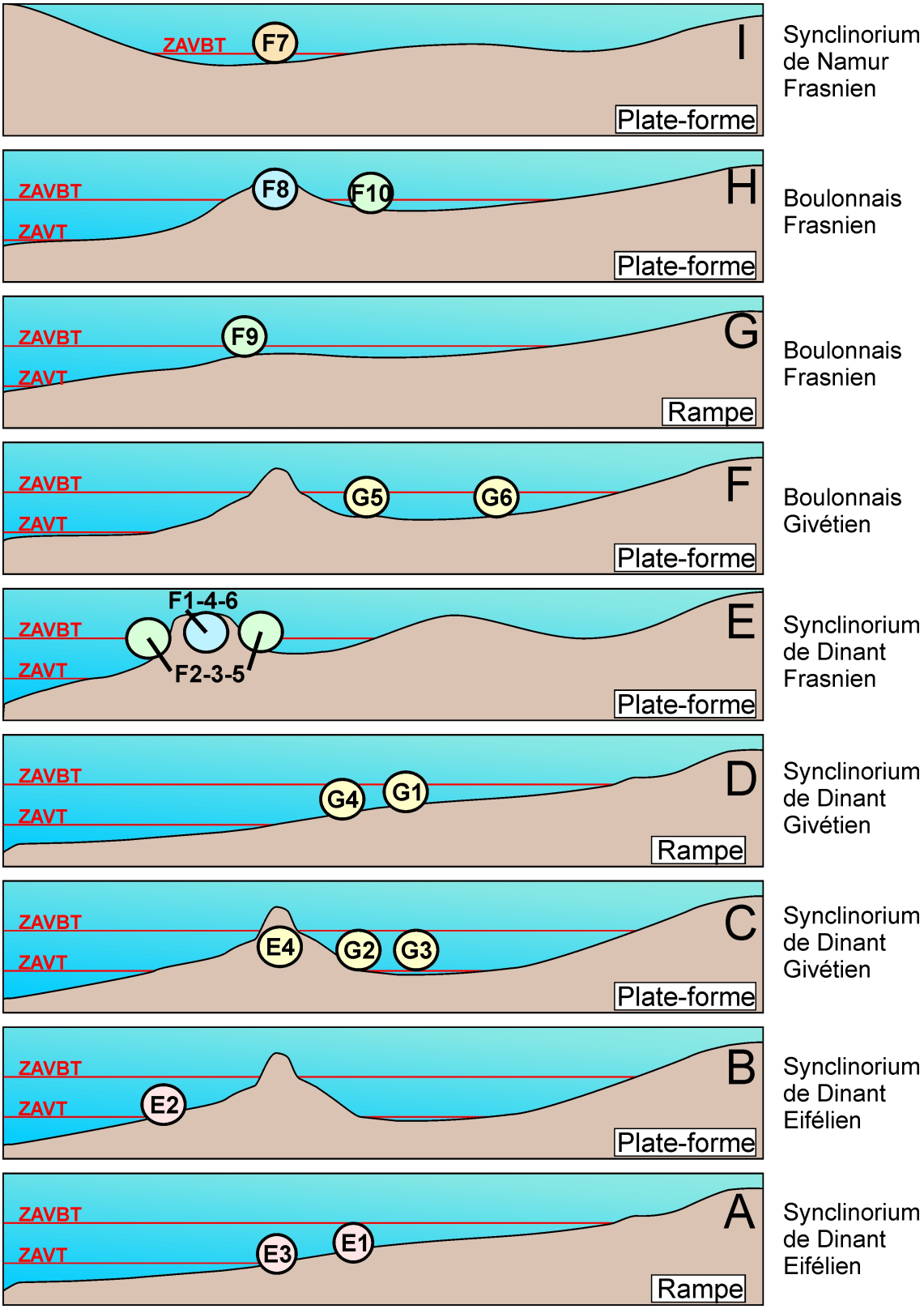


FIGURE 2.10 – Distribution des assemblages à trilobites reconnus dans le Dévonien moyen et supérieur, du synclinal de Dinant, A-B : à l'Eifélien, C-D : au Givétien, E : Frasnien ; du synclinal de Namur, I : Frasnien ; du Boulonnais, F : au Givétien, G-H : au Frasnien. Formations, E1 : l'Eau Noire, E2 : Couvin, E3 : Jemelle, E4 : X, G1 : Hanonet, G2 : Trois-Fontaines, G3 : Terres d'Haurs, G4 : Fromelennes, G5 : Blacourt (Griset), G6 : Blacourt (Couderousse), F1 : Moulin Liénaux (Arche), F2 : Moulin Liénaux (Ermitage), F3 : Grands Breux (Bieumont), F4 : Grands Breux (Lion), F5 : Grands Breux (Boussu-en-Fagne) et Neuville (faciès péri-récifaux), F6 : Neuville (faciès récifaux), F7 : Bovesse, F8 : Beaulieu (Noces), F9 : Beaulieu (Pâture), F10 : Ferques.

© 2012 Tous droits réservés. http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

relative moyenne de l'ensemble des taxons. Ce type d'association présente généralement des relations étroites avec un environnement précis (Brenchley & Harper, 1998). Cela ne semble pas correspondre à notre cas puisque cette association est indifféremment retrouvée au sein de milieux de rampe médiane et d'arrière-récif. Cette dernière observation doit être cependant nuancée car cette étude est basée sur le rang taxinomique du genre. Une meilleure définition des espèces permettrait peut-être de différencier les profils de rampe et de plate-forme barrée.

Givétien. L'association givétienne à *Dechenella* est principalement localisée dans les environnements de plate-forme barrée, au niveau des bioconstructions récifales et dans l'arrière récif (Formations X (E4), de Trois-Fontaines (G2) et de Terres d'Haurs (G3) ; Fig. 2.10C). Néanmoins, les trilobites de cette association possèdent également des représentants dans les faciès de type rampe (base de la formation de Hanonet (G1) et formation de Fromelennes (G4) : Fig. 2.10D).

La classification hiérarchique ascendante n'a pas mis en évidence une similitude des assemblages en fonction de ces formations. Toutefois, l'analyse détaillée des trilobites de la coupe du Mont d'Haurs indique la préférence du genre *Goldius* pour les bioconstructions récifales. Cette affinité des Scutelluinae pour les environnements récifaux du Dévonien moyen et supérieur a déjà été soulignée par plusieurs auteurs (*e.g.* Chlupac, 1993; Feist & Talent, 2000; van Viersen & Prescher, 2011).

Les assemblages givétiens de la formation de Blacourt (G5, Fig. 2.10F) du Boulonnais intégrés à l'association à *Dechenella* se situent principalement en arrière du récif, à l'instar du Massif de l'Ardenne, à cette époque.

Frasnien. Le Frasnien de l'Ardenne se compose de deux associations distinctes inféodées à un environnement précis. L'association à Scutelluinae reflète une amplification de la spécialisation de ces taxons pour les environnements récifaux (Fig. 2.10E) puisqu'ils sont très peu présents dans les faciès latéraux des biohermes. A l'inverse, l'association à *Bradocryphaeus* est uniquement répertoriée dans ce type d'environnement. Cette affinité des Asteropyginae pour les milieux non récifaux a été rapportée par Morzadec (1992) et van Viersen & Bignon (2011).

Cette différenciation est également présente dans le Frasnien du Boulonnais puisque l'association à Scutelluinae a été identifée dans l'environnement récifal du membre des Noces de la formation de Beaulieux (F8, Fig. 2.10H). De même, les assemblages restreints

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

aux faciès latéraux des biohermes, provenant du membre des Pâtures de la formation de Beaulieux et de la formation de Ferques (F9 et F10, Fig. 2.10G-H) sont semblables aux assemblages ardennais de l'association à *Bradocryphaeus*.

Dans le synclinorium de Namur la plupart des assemblages de la formation de Bovesse sont regroupés au sein de l'association à *Bradocryphaeus* (Rhisnes, Fleurus, Bossière et Champion). L'assemblage d'Andennes est, quant à lui, associé aux Scutelluinae. Il est difficile de déterminer le milieu de dépôts de ces assemblages du fait des fortes variations latérales de faciès (Boulvain et al., 1999). Néanmoins, d'après les résultats précédemment obtenus pour le synclinorium de Dinant et le Boulonnais, nous pouvons raisonnablement supposer que les assemblages présentant un grand nombre de *Bradocryphaeus* sont situés sur les faciès péri-récifaux (F7, Fig. 2.10I), tandis que l'assemblage à Scutelluinae d'Andennes est probablement en relation avec l'un des biostrômes de cette formation (da Silva, 2004).

Enfin, cette étude montre que malgré un isolement plus ou moins complet, au Frasnien, du sillon de Namur de la plate-forme sud (zones de Frasnes et de Phillipeville)(da Silva, 2004 ; Fig. 2.11), les faunes trilobitiques sont étroitement associées dans ces deux régions.

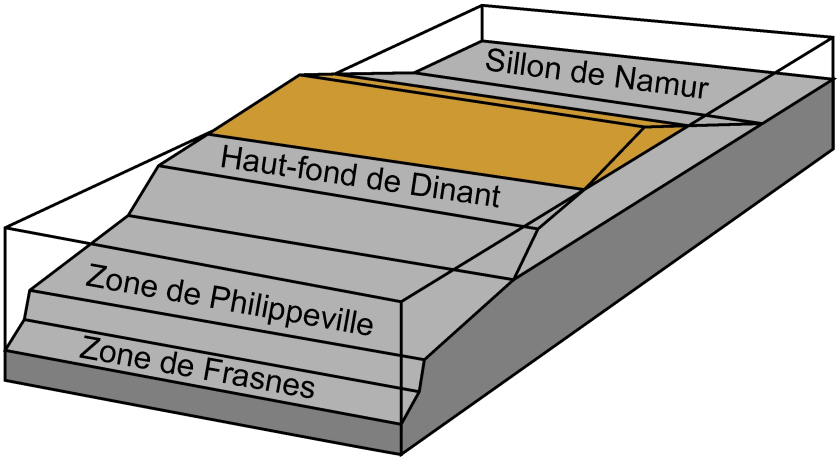


FIGURE 2.11 – Reconstitution du bassin sédimentaire de l'Ardenne au Frasnien (d'après da Silva, 2004).

2.3.5 Conclusion sur la dynamique de la biodiversité des trilobites de l'Ardenne et du Boulonnais

La classification hiérarchique ascendante a permis de mettre en évidence une augmentation progressive de la biodiversité des trilobites au Dévonien moyen et supérieur pour le milieu récifal. A l'Eifélien et au Givétien, nous observons la même faune au sein

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

des faciès de rampes et de plate-formes barrées. Au Frasnien, la spécialisation des faunes s'intensifie avec l'apparition de deux associations complémentaires, l'une inféodée aux récifs, l'autre aux environnements latéraux de ces bioconstructions. Cette structuration progressive de la biodiversité est-elle due aux variations des paramètres environnementaux au sein des bioconstructions du Dévonien moyen et supérieur ? Ou est-ce que les trilobites nécessitent un temps de réponse afin de se spécialiser à ce nouveau type de milieu apparu, principalement à la base du Givétien, dans le massif de l'Ardenne ?

Afin d'estimer les différences environnementales entre les plates-formes carbonatées du Dévonien moyen et supérieur de l'Ardenne, une étude de la distribution des "mégaguildes" a été effectuée et fait l'objet de la section suivante. Cette méthode permet d'estimer les niveaux de différences écologiques entre plusieurs environnements. Pour le moment, seule l'analyse de la coupe givétienne du Mont d'Haurs a été effectuée. Mais elle devra être complétée par le même type d'étude sur une coupe frasnienne.

2.4 Analyse de la distribution des mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs

2.4.1 Principes de la méthode

Tous les changements paléoécologiques n'ont pas la même importance. Les analyses de la biodiversité sont ainsi couramment utilisées afin d'évaluer l'ampleur de ces modifications. Néanmoins, un découplage entre les changements écologiques et taxinomiques existe ne permettant pas de les confronter directement. Par exemple, une espèce peut être remplacée par plusieurs autres espèces au sein d'une communauté, sans pour autant que cette dernière en soit fortement perturbée. Les analyses taxinomiques ne sont donc pas l'outil le plus adapté afin d'évaluer l'importance de ces changements environnementaux.

Par conséquent, Droser et collaborateurs (1997) ont proposé une nouvelle méthode afin de quantifier plus précisément ces variations environnementales. Ils définissent ainsi quatre niveaux d'intensité décroissante, classés en fonction de leur impact sur les écosystèmes et les communautés. Ces niveaux sont identifiés à partir des différents signaux enregistrés par les fluctuations de la biodiversité (Table 2.1). Parmi ces derniers, nous nous sommes intéressés aux mégaguildes " bambachiennes " (dans ce travail nous utiliserons le terme "mégaguilde") qui permettent de déterminer les changements environnementaux de niveaux 2 et 3.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Niveau	Définition	Signaux
1	Apparition/Disparition d'un écosystème	- Colonisation initiale de l'environnement
2	Changement structural au sein d'un écosystème	- Première apparition d'un, ou changements dans les taxons de haut rang taxinomique écologiquement dominants - Apparition/Disparition de récifs métazoaires - **Apparition/Disparition de mégaguildes**
3	Changement au niveau du type de communauté au sein d'une structure écologique établie	- Apparition/Disparition de types de communautés - Augmentation/Diminution de l'étagement des faunes - **Augmentation/Diminution de la distribution des mégaguildes**
4	Changements au niveau de la communauté	- Apparition/Disparition de communautés - Changements taxonomiques au sein d'un clade

TABLE 2.1 – Définition des niveaux paléoécologiques et signaux caractéristiques pour chacun d'entres eux (Droser et al., 1997).

Le terme "mégaguilde" dérive de la notion de "guilde", introduite par Root en 1967 afin de définir un ensemble d'espèces, exploitant de manière similaire les mêmes catégories de ressources environnementales, sans tenir compte de la composition taxinomique. Une guilde est donc définie à partir de trois paramètres : les ressources alimentaires, le mode de vie et le plan d'organisation (Bambach, 1983).

Les ressources alimentaires permettent de différencier les organismes à partir de leur position dans le réseau trophique. On distingue dans un premier temps les autotrophes des hétérotrophes. Les autotrophes sont les producteurs primaires, qui synthétisent leur matière organique à partir des éléments de l'environnement. Ils constituent par conséquent la base de tout réseau trophique. Les hétérotrophes, quant à eux, se nourrissent de matière organique déjà produite. Si la majeure partie des autotrophes est photosynthétique, les hétérotrophes possèdent une large gamme de mode de nutrition. En effet, certains organismes se nourrissent uniquement de végétaux, ce sont les herbivores, tandis que d'autres consomment de la matière organique d'origine animale, ce sont les carnivores. Ensuite, les organismes hétérotrophes se nourrissent de manières différentes : les prédateurs capturent leur proie vivante, les suspensivores ingèrent la matière organique en suspension et les détritivores consomment la matière organique piégée dans les sédiments.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Le mode de vie, en domaine océanique, est principalement fondé sur les relations existantes entre l'organisme et son milieu, à savoir la tranche d'eau et le substrat. Les organismes vivants dans la tranche d'eau sont dits "pélagiques" et peuvent ensuite être décomposés en formes planctoniques (nageurs) ou nectoniques (nageurs actifs). Les organismes inféodés au substrat sont, quant à eux, dits "benthiques". Ils sont qualifiés d'épibenthiques s'ils vivent sur le sédiment, ou d'endobenthiques s'ils vivent à l'intérieur du sédiment. Le mode épibenthique se subdivise en formes vagiles (avec déplacement sur le sédiment), sessiles (sans déplacement) posés et sessiles fixés. Enfin, l'élévation des organismes épibenthiques au-dessus des sédiments implique des conditions environnementales différentes. Il convient donc de différencier ceux qui vivent près du sédiment (bas niveau) de ceux qui sont érigés ou en colonies au dessus du substrat (haut niveau). De même, il existe plusieurs formes de vie endobenthiques, actives ou passives, superficielles (proche de l'interface eau-sédiment) ou profondes (complètement enfouies à l'intérieur du substrat).

Enfin, **le plan d'organisation** est construit afin de répondre aux fonctions et aux besoins biologiques de l'organisme tel que le métabolisme, la reproduction, l'ontogenèse... Généralement, ces différents paramètres sont associés au rang taxinomique de la classe.

Bambach (1983) introduit la notion de "stratégies adaptatives" afin d'évaluer l'utilisation de l'espace écologique par les organismes. Cet espace est défini à partir du mode de vie et du mode de nutrition. Les guildes sont donc des subdivisions des "stratégies adaptatives". Le terme de "mégaguildes bambachiennes" fait référence à ces "stratégies adaptatives" (Droser et al., 1997).

Les variations au sein des mégaguildes, qu'elles soient qualitatives ou quantitatives, résultent des changements environnementaux. L'apparition ou la disparition d'une ou de plusieurs mégaguildes, dans un écosystème, illustre des modifications profondes de l'environnement (niveau 2), alors qu'un changement de leur répartition dans le milieu résulte de modifications environnementales de moindres importances (niveau 3). Par conséquent, l'analyse des mégaguildes constitue un outil réellement performant pour les études paléoenvironnementales comme en témoignent les nombreux travaux antérieurs (*e.g.* Droser et al., 2000; Fraiser & Bottjer, 2005; Botquelen et al., 2006; Lebold & Kammer, 2006; Wilson, 2007).

2.4.2 Définition des mégaguildes de la coupe du Mont D'haurs

La distribution de l'ensemble des organismes de la coupe du Mont d'Haurs se base sur l'étude détaillée des microfaciès réalisée par Hubert (2008a,c). 600 niveaux ont été

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

analysés sur 269 mètres de section. A l'instar de l'analyse de la distribution des trilobites décrite dans la section 2.3.4, les environnements sont organisés en 4 ceintures (rampe médiane, domaine restreint, récif et mer ouverte) afin de réduire les éventuelles contaminations dues au transport *post-mortem* des organismes.

L'intérêt de travailler sur des données provenant de lames minces est de pouvoir considérer les microorganismes afin d'obtenir une meilleure représentation de l'écosystème. Toutefois, ce choix présente l'inconvénient de réduire fortement la précision taxinomique des macroorganismes. Dès lors, la détermination de certaines mégaguildes s'effectue de manière moins précise.

Nous allons maintenant présenter les 7 mégaguildes identifiées dans la coupe du Mont d'Haurs (Fig. 2.12) en précisant les organismes qui les composent.

<table>
<tr><td rowspan="2">Autotrophes</td><td>Benthiques</td><td>Prédateurs</td><td>Fixés</td><td>Autotrophes
Fixés de Bas Niveau</td><td>Algospongia</td></tr>
<tr><td>Pelagiques</td><td></td><td></td><td>Autotrophes Planctoniques</td><td>Calcisphères</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Hétérotrophes</td><td rowspan="3">Sessiles</td><td rowspan="2">Suspensivores</td><td>Fixés
Posés</td><td>Suspensivores Sessiles
de Bas Niveau</td><td>Bryozoaires
Brachiopodes
Tentaculites</td></tr>
<tr><td>Fixés</td><td>Suspensivores Fixés
de Haut Niveau</td><td>Crinoides
Stromatopores</td></tr>
<tr><td>Carnivores</td><td>Fixés</td><td>Carnivores Benthiques</td><td>Rugueux
Tabulés</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Vagiles</td><td>Suspensivores</td><td></td><td>Suspensivores Actifs</td><td>Ostracodes</td></tr>
<tr><td>Dépositivores</td><td></td><td>Détritivores Actifs</td><td>Trilobites
Gastéropodes</td></tr>
</table>

FIGURE 2.12 – Caneva des mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs.

Autotrophes Fixés de Bas Niveau : les Algospongia (paléosiphonocladales) sont un groupe disparu dont les affinités phylogénétiques sont très discutées. Suivant les auteurs, ce groupe est classé au sein des algues vertes, rouges, *incertae sedis* ou plus rarement parmi les foraminifères. D'après Vachard & Cózar (2010), les connaissances actuelles sembleraient indiquer qu'il s'agit de protistes sans pouvoir être plus précis. Dès lors, il est difficile de déterminer leur régime alimentaire exact. Les Algospongia sont très probablement photosynthétiques toutefois certaines formes vivants en dessous de la zone photique ont été retrouvées (Vachard & Cózar, 2010). Ces organismes, n'excédant

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

pas quelques centimètres de hauteur, sont benthiques et fixés.

Autotrophes Planctoniques : les calcisphères désignent l'ensemble des microfossiles calcaires sphériques dont les affinités phylogénétiques ne sont pas encore bien établies. Il est fort probable que ce groupe ne soit pas monophylétique. Néanmoins, leur petite taille et la nature unique de leur chambre semblent indiquer que ces organismes soient unicellulaires et de nature phytoplanctonique (Versteegh et al., 2009).

Suspensivores Sessiles de Bas Niveau : les bryozoaires sont des organismes de petite taille qui vivent fixés sur le substrat. Les formes actuelles créent un courant afin d'acheminer les particules organiques vers la bouche. Ils utilisent également leurs tentacules situées autour de la bouche afin de capturer de plus grosses particules ou du zooplancton (Ruppert et al., 2004). La filtration reste néanmoins leur principal moyen de nutrition.

Les tentaculites sont des mollusques benthiques, de quelques centimètres de longueur et pour la plupart encroûtants (Vinn, 2010). Ces organismes aujourd'hui disparus sont probablement suspensivores (Taylor & Vinn, 2006; Vinn & Isakar, 2007).

Les brachiopodes sont problématiques car il est impossible de différencier, en lames minces, les formes fixées de celles posées (Gaspard, 1997). Nous avons donc choisi de les intégrer au sein de la même mégaguilde sans tenir compte de ce paramètre. Ainsi, la perte d'information reste réduite car les modes de vie fixé ou posé impliquent principalement une différence au niveau du type de substrat.

Suspensivores Fixés de Haut Niveau : les crinoïdes sont pour la plupart pourvus d'un long pédoncule leur permettant de s'élever au dessus du substrat et de déployer leurs bras dans toutes les directions de l'espace afin de capturer les particules en suspension (Hess et al., 1999).

Le mode de nutrition et la position phylogénétique des stromatopores (organismes constructeurs) ne sont pas encore connus (Stock, 2001). Néanmoins, depuis les travaux de Wood (1987) et de Reitner (1992), les spécialistes s'accordent pour placer ce groupe au sein des Porifera. Nous avons donc considéré que les stromatopores devaient présenter un mode de nutrition similaire aux éponges actuelles, c'est-à-dire suspensivore (Lesser, 2006).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Carnivores Benthiques : les tabulés et les rugueux se nourrissaient probablement de la même manière que celle des coraux actuels, classés parmi les prédateurs puisqu'ils capturent leurs proies (de la bactérie au petit poisson) au moyen de leurs tentacules (Schuhmacher, 1977).

Détritivores Actifs : les trilobites présentent un grand nombre de mode de nutrition et peuvent être prédateurs, suspensivores ou encore détritivores (Fortey & Owens, 1999). Le genre *Dechenella* représentant plus de 90% des trilobites présents dans cette coupe et identifié comme étant détritivore (Bignon & Crônier, 2011), nous permet de les classer dans cette mégaguilde.

Les gastéropodes présentent également une large gamme de comportement alimentaire car ils peuvent être détritivores, suspensivores, prédateurs, parasites, brouteurs... (Lecointre & Le Guyader, 2006). Néanmoins, nous avons classé ce groupe au sein des Détritivores Actifs, car la majorité de ces taxons présentent ce régime alimentaire au Dévonien (Botquelen et al., 2006, Merle, comm. pers., 2008).

Suspensivores Actifs : les modes de nutrition des ostracodes sont variés puisqu'ils peuvent être détritivores, suspensivores ou brouteurs (Hartmann & Guillaume, 1996). Néanmoins, Lethiers & Whatley (1995) rapportent que 60 à 80% des ostracodes du Givétien sont filtreurs. Maillet (comm. pers., 2011) confirme, en effet, que dans le massif de l'Ardenne, près de 80% des ostracodes suivent ce mode de nutrition au Givétien.

2.4.3 Distribution des mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs

Les tableaux de données sur la distribution des mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs sont répertoriés en Annexe 2.

Les organismes hétérotrophes sont très abondants par rapport aux autotrophes puisque les 5 mégaguildes correspondantes représentent 85% des individus sur l'ensemble de la coupe (Fig. 2.13). Les suspensivores, soit plus de 60% des organismes, dominent. Les Suspensivores Fixés de Haut Niveau sont légèrement plus nombreux (29%) que ceux de Bas Niveau (18%) et les Suspensivores Actifs (15%). Les deux dernières mégaguildes constituées par des organismes hétérotrophes ont une représentativité qui reste importante avec 11% pour les dépositivores Actifs et 12% pour les Carnivores Benthiques. Enfin, les deux mégaguildes autotrophiques sont, quant-à-elles, plus marginales avec respectivement 9% et 6% pour les Autotrophes Fixés de Bas Niveau et les Autotrophes Planctoniques.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

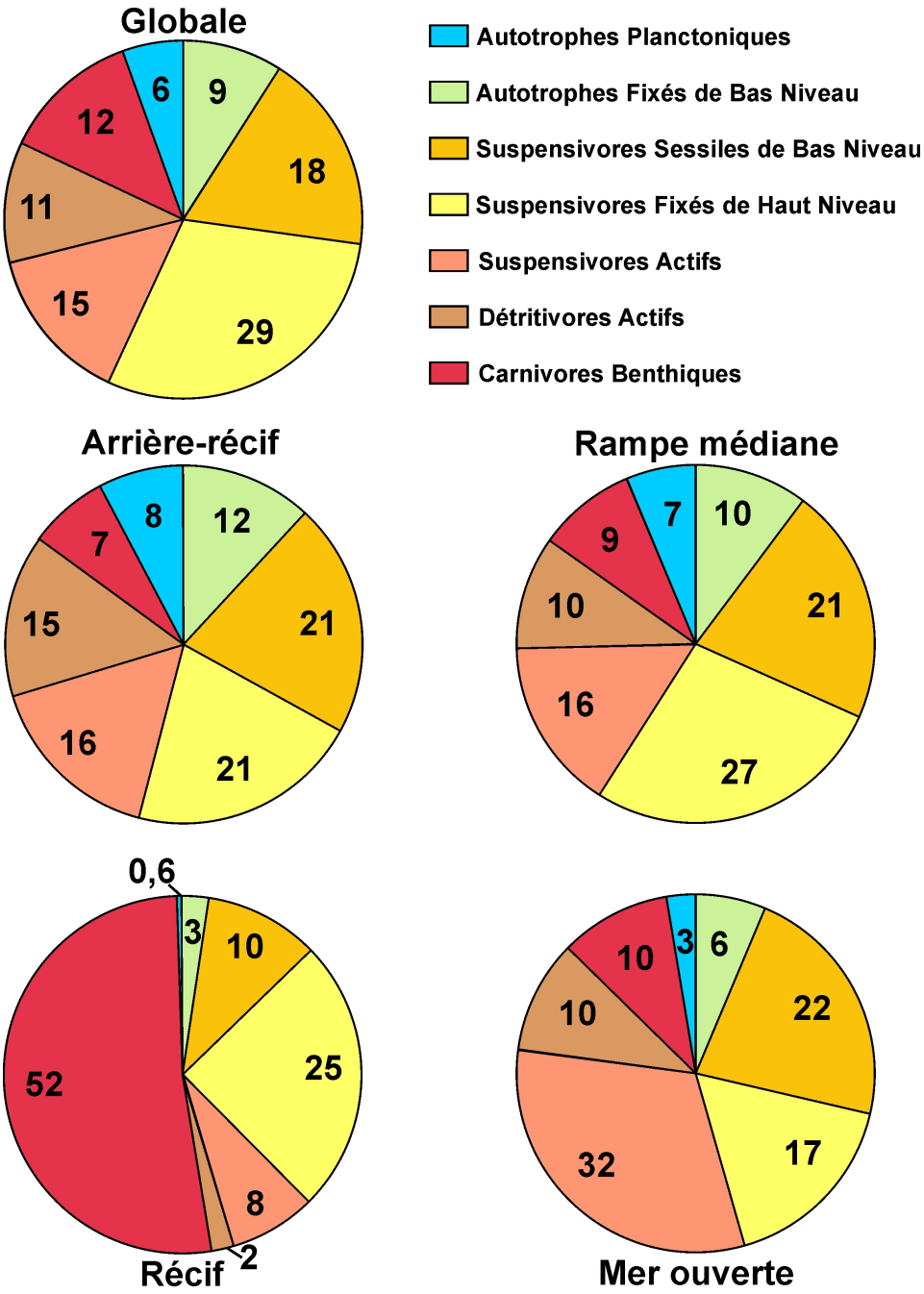


FIGURE 2.13 – Abondances relatives (en pourcentages) des mégaguildes sur l'ensemble de la coupe du Mont d'Haurs et en fonction des ceintures environnementales.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

La distribution des mégaguildes en fonction des ceintures environnementales montre que les plus proximales (arrière-récif et rampe médiane) présentent une organisation assez similaire. Les Détritivores Actifs sont plus abondants dans l'arrière-récif (15%) qu'au niveau de la rampe médiane (10%). Inversement, les Suspensivores Fixés de Haut Niveau sont moins nombreux en zone d'arrière-récif (21%) que dans les milieux de rampe médiane (27%). La distribution des Suspensivores Sessiles de Bas Niveau est identique entre ces deux milieux puisqu'ils sont représentés à hauteur de 21% dans l'arrière-récif et au sein de la rampe médiane. Les Carnivores Benthiques présentent peu de variations entre ces deux environnements puisqu'ils correspondent à 7% des organismes dans le lagon et à 9% sur la rampe médiane. De même, les mégaguildes autotrophiques sont légèrement plus abondantes à l'arrière du récif que sur la rampe médiane avec respectivement 12% et 10% de représentants pour les Autotrophes Fixés de Bas Niveau et 8% et 7% pour les Autotrophes Planctoniques.

La distribution des mégaguildes dans les environnements récifaux est très différente par rapport aux environnements proximaux. En effet, il existe une disparition quasi-complète des mégaguildes autotrophiques puisque les Autotrophes Fixés de Bas Niveau ont une abondance relative de seulement 3% et celle des Autotrophes Planctoniques n'est plus que de 0.6%. De même, les Détritivores Actifs ne représentent plus que 2%. La proportion des Suspensivores Sessiles de Bas Niveau (10%) et des Suspensivores Actifs (8%) est réduite de moitié par rapport aux environnements proximaux. Les Suspensivores Fixés de Haut Niveau ont une abondance semblable aux milieux situés à proximité du continent (25%), tandis que les Carnivores Benthiques (52%) dominent fortement le récif.

La distribution des mégaguildes dans les environnements de mer ouverte se rapproche des milieux proximaux. Les Suspensivores Actifs dominent néanmoins cet environnement avec 32% de représentants. Les mégaguildes hétérotrophiques restantes ne présentent, quant-à-elles, que de légères variations : 10% de Carnivores Benthiques, 17% de Suspensivores Fixés de Haut Niveau, 22% de Suspensivores Sessiles de Bas Niveau et 10% de Dépositivores Actifs. L'abondance des mégaguildes autotrophiques est réduite de moitié avec 6% d'Autotrophes Fixés de Bas Niveau et 3% d'Autotrophes Planctoniques.

Afin de mieux représenter les relations entre les différentes mégaguildes, nous avons réalisé une classification hiérarchique ascendante de type UPGMA. Par commodité de représentation, seul le mode R, qui illustre les similarités entre les mégaguildes, est rapporté (Fig. 2.14).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

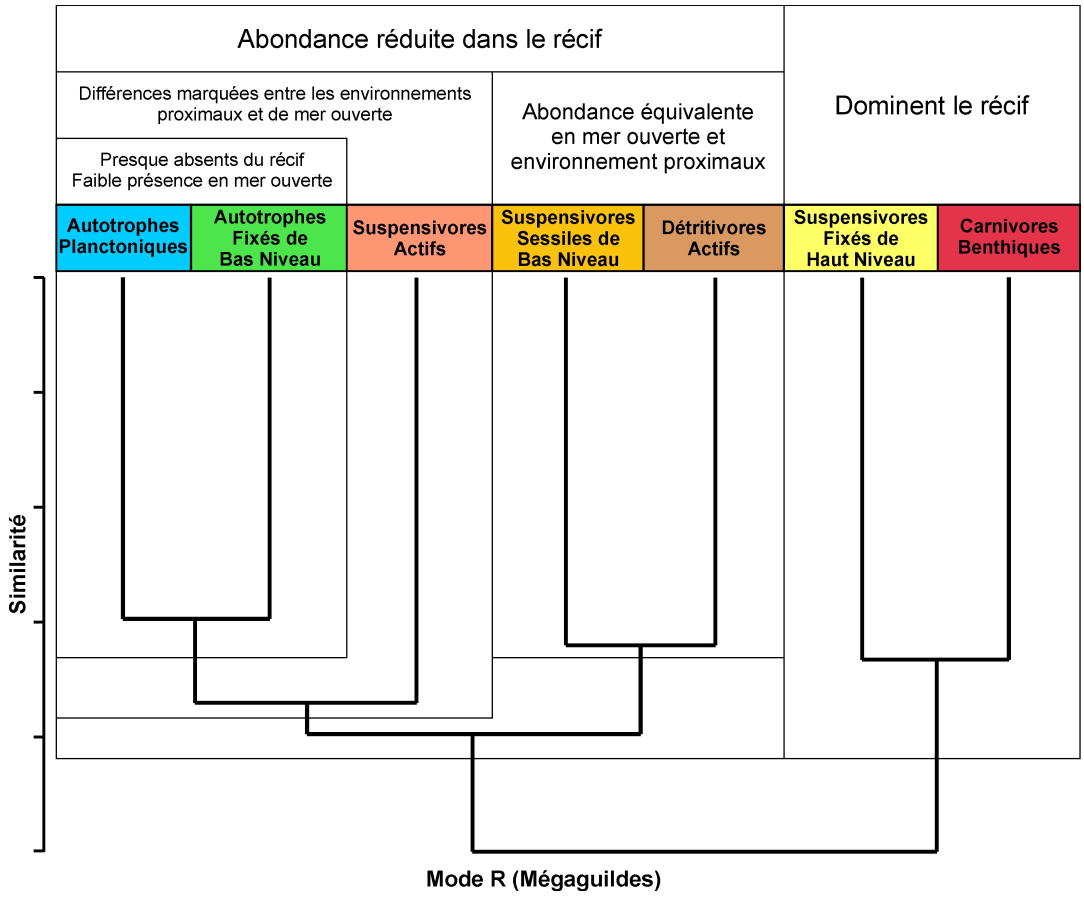


FIGURE 2.14 – Classification hiérarchique ascendante des mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs.

La classification hiérarchique ascendante montre cinq niveaux de regroupements que nous décrivons par coefficients de similarité décroissants. Tout d'abord, les organismes autotrophes (benthiques et planctoniques) présentent les plus fortes affinités. Ensuite, les Détritivores Actifs sont associés aux Suspensivores Sessiles de Bas Niveau. Puis les Suspensivores Fixés de Haut Niveau présentent une distribution proche de celle des Carnivores Benthiques. Le cluster des mégaguildes autotrophiques est regroupé avec la mégaguilde des Suspensivores Actifs. Enfin, un dernier cluster regroupe les deux mégaguildes autotrophes - Suspensivores Actifs avec les Suspensivores Sessiles de Bas Niveau - Détritivores Actifs.

2.4.4 Discussion sur la répartition des mégaguildes

Les deux mégaguildes constituées d'organismes autotrophes ont été regroupées par l'analyse multivariée pour plusieurs raisons : une présence plus importante au sein des environnements proximaux, une quasi-absence au niveau du récif et une faible abon-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

dance dans les environnements de mer ouverte. Ces résultats sont cohérents avec les connaissances actuelles de ces groupes (calcisphères et Algospongia). En effet, les calcisphères pré-mésozoïques sont connues pour être inféodées aux milieux peu profonds (Flügel, 2004; Berkyová & Munnecke, 2010). De même, bien que les Algospongia puissent être retrouvées dans les milieux de mer ouverte (Mamet & Préat, 2005), voire dysphotiques (Vachard & Cózar, 2010), elles sont toutefois caractéristiques des environnements peu profonds (Préat & Mamet, 1989; Mamet & Préat, 1992).

Les Suspensivores Sessiles de Bas Niveau et les Détritivores actifs possèdent un comportement relativement similaire le long du transect proximal-distal, leur distribution étant importante dans les deux environnements proximaux puis se réduisant (surtout pour les Détritivores Actifs) au niveau du récif. Dans les milieux les plus distaux, leur abondance atteint à nouveau des valeurs semblables aux environnements proximaux. Les organismes composants ces mégaguildes n'étant pas constructeurs, par conséquent, ils sont faiblement représentés au sein du récif.

La mégaguilde des Détritivores actifs présente une abondance étroitement reliée à l'hydrodynamisme du milieu. En effet, les organismes sont nettement plus abondants dans les environnements calmes, que ces derniers soient profonds (mer ouverte) ou protégés par la barrière (arrière-récif). Ce phénomène a probablement pour origine leur mode d'alimentation, un faible hydrodynamisme permettant aux sédiments fins, qu'ils ingèrent, de se déposer.

Les Suspensivores Fixés de Haut Niveau et les Carnivores Benthiques sont principalement regroupés par leur forte abondance dans le récif. En effet, ces deux mégaguildes sont composées d'organismes constructeurs, de stromatopores pour les Suspensivores Fixés de Haut Niveau et de coraux rugueux et tabulés pour les Carnivores Benthiques. Cependant, les Suspensivores Fixés de Haut Niveau sont plus abondants que les Carnivores Benthiques dans les autres milieux car cette mégaguilde est également constituée par d'autres d'organismes, non constructeurs, les crinoïdes.

Les Suspensivores Actifs sont associés aux deux mégaguildes des organismes autotrophes principalement par l'importante diminution de leur représentativité dans les niveaux récifaux et par leurs différences d'abondances entre les milieux proximaux et celui de mer ouverte.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Enfin, les mégaguildes autotrophiques - Suspensivores Actifs sont associées aux Suspensivores Sessiles de Bas Niveau - Détritivores Actifs puisqu'ils ne comprennent pas de formes constructrices et sont de ce fait peu présents dans les milieux récifaux.

2.4.5 Interprétation des changements environnementaux

Les environnements proximaux, arrière-récif et rampe médiane, présentent une distribution des mégaguildes très similaire. Cette affinité est trop importante pour signifier un changement paléoécologique de niveau 3 (Droser et al., 1997 ; Table 2.1). En revanche, la répartition des trilobites est légèrement différente entre ces deux milieux puisque les genres *Nyterops* et *Goldius* ne sont pas présents dans le lagon. De ce fait, cette modification taxinomique au niveau d'un clade témoigne d'un changement paléoécologique proche du niveau 4 (Fig. 2.15).

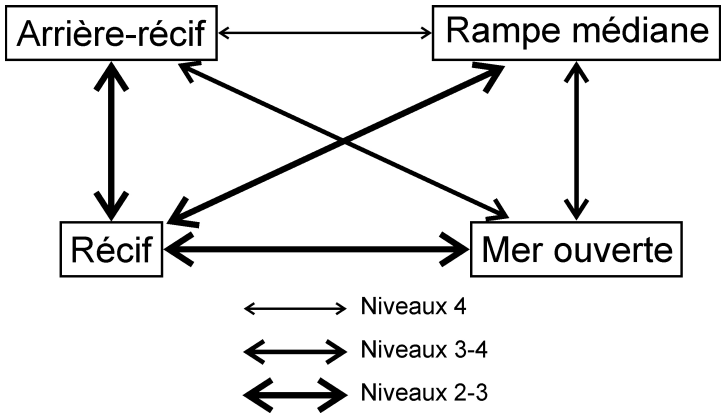


FIGURE 2.15 – Résumé des niveaux de changements paléoécologiques entre les différentes ceintures environnementales identifiées dans la coupe du Mont d'Haurs.

Inversement, la répartition des mégaguildes est très fortement perturbée entre les environnements proximaux et le récif. Le fort développement des Carnivores Benthiques associé à la forte réduction des Dépositivores Actifs et des Suspensivores Sessiles de Bas Niveau, témoigne au moins de changements paléoenvironnementaux de niveau 3. Aucune disparition complète de mégaguildes n'a été observée mais la très forte régression des deux mégaguildes autotrophiques indique que les changements environnementaux se rapprochent du niveau 2 (Fig. 2.15). Par conséquent, nous pouvons en déduire que la barrière récifale présente des conditions paléoenvironnementales très différentes de celles des milieux proximaux.

La ceinture environnementale de type mer ouverte présente de fortes similitudes avec les milieux proximaux. Néanmoins, la distribution des mégaguildes diffère par le

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

fort développement des Dépositivores Actifs. Dans le cas présent, ces différences sont suffisamment importantes pour indiquer un changement paléoécologique de niveau 3. De plus, à l'instar des environnements proximaux, la distribution des mégaguildes est très différente entre la mer ouverte et le récif. Ces différences témoignent donc de changements paléoenvironnementaux de niveau 2-3 (Fig. 2.15).

Pour résumer, la plate-forme carbonatée présente des caractéristiques relativement homogènes le long du transect proximal-distal, excepté au niveau de la barrière récifale qui constitue un environnement très particulier. De plus, la présence ou l'absence d'une barrière bioconstruite a un faible impact sur les conditions paléoenvironnementales des milieux proximaux puisque les milieux de rampe médiane et d'arrière-récif sont peu différents.

2.5 Conclusions et perspectives

L'étude des mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs a permis de mettre en évidence qu'au Givétien, la présence d'une barrière récifale impacte peu sur les conditions paléoenvironnementales des milieux proximaux. Ce résultat est cohérent avec l'analyse multivariée effectuée sur les assemblages de trilobites du Dévonien moyen et supérieur. En effet, l'association givétienne à *Dechenella* se développe sur l'ensemble des assemblages de cette période que ce soit dans un contexte de plate-forme barrée ou de rampe.

Néanmoins, la ceinture récifale constitue un environnement particulier au sein de la plate-forme, puisque la répartition relative des mégaguildes y est bouleversée par rapport aux autres environnements. Une adaptation à ce milieu particulier est visible *via* l'étude de la biodiversité des trilobites puisque *Goldius* présente une affinité importante pour cet environnement.

L'état d'avancement de cette étude ne permet pas de conclure que les trilobites du Dévonien moyen et supérieur de l'Ardenne se sont progressivement spécialisés aux environnements récifaux, ni d'affirmer que ces bioconstructions se sont individualisées de plus en plus du reste de la plate-forme, nécessitant une spécialisation des organismes.

Afin de compléter cette étude, nous étendrons l'analyse des mégaguildes sur des coupes du Frasnien afin de comparer des niveaux typiques des monticules de boues carbonatées avec leurs faciès latéraux.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

La comparaison des changements paléoécologiques entre les récifs et les milieux adjacents permettra d'estimer s'il existe une différenciation de plus en plus marquée de la barrière, au cours du temps, par rapport aux autres environnements. Cette individualisation des bioconstructions pourrait aboutir à une sélection des formes de trilobites les plus adaptées. Au contraire, si les niveaux de changements paléoécologiques sont identiques pour les périodes du Givétien et du Frasnien alors il est possible que cette spécialisation lente des trilobites pour les environnements récifaux soit du à des paramètres intrin- ou extrinsèques difficiles à identifier.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Chapitre 3

Analyse des déformations relatives au cours du développement de trois espèces du genre *Dechenella*

Les modifications évolutives du développement des organismes constituent un processus majeur dans la création de nouvelles espèces. L'évolution fut pendant longtemps associée à une longue accumulation de légères modifications. Depuis quelques décennies, la théorie des équilibres ponctués a bousculé cette vision gradualiste en proposant que les espèces puissent rapidement évoluer lors de périodes de changements environnementaux. Comment les variations du code génétique peuvent-elles produire d'aussi rapides et importantes modifications des organismes ? L'étude de leur développement fournit une des explications possibles. En effet, la récente découverte des gènes contrôlant le développement des organismes (gènes homéotiques) montre qu'une légère altération de leur code peut impliquer de profonds changements. La compréhension de l'ontogenèse des formes fossiles est donc primordiale pour estimer l'impact de ces processus dans la production de la biodiversité. Bien que la paléontologie n'ait pas accès aux processus modifiant l'ontogenèse des organismes, elle est la seule à offrir une vision dans le temps de leurs effets.

Dans ce chapitre, nous présentons tout d'abord les modifications évolutives pouvant s'opérer au cours du développement (ou ontogenèse) des organismes. Nous décrivons ensuite la morphométrie géométrique et rappelons en quoi cette méthode est bien adaptée à l'étude de la variation de la forme des organismes, permettant ainsi d'identifier les changements évolutifs et leurs modes de mise en place. Enfin, nous appliquons cette méthode à trois espèces givétiennes du genre *Dechenella* (article 2), et dont la systématique sera présentée dans le premier article de ce chapitre.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

3.1 Les modifications de l'ontogenèse

3.1.1 Les hétérochronies du développement

Définition

Les hétérochronies du développement désignent toutes variations dans la séquence temporelle du développement ontogénétique, qui caractérise les individus d'une même espèce, par rapport à la séquence développementale propre à une autre espèce (de Beer, 1930). Par conséquent, le concept d'hétérochronie est de nature purement comparative et ne peut être observé directement sur les individus d'une seule espèce.

De la loi de récapitulation aux hétérochronies du développement

Apparu, pendant la seconde moitié du XIX^{ème} siècle, le célèbre adage de Haeckel (1866) ou loi de récapitulation "l'ontogenèse récapitule la phylogenèse" dominait la pensée des études sur le développement. En d'autres termes, au cours de l'ontogenèse, les innovations morphologiques des espèces s'accumulent progressivement, reconstituant ainsi leur phylogenèse. Par exemple, l'embryon humain connaît tout d'abord un "stade mammifère", puis un "stade primate" avant d'atteindre un "stade humain". Toutefois, cette vision univoque (descendant à caractère hyper-adulte) reliant la phylogenèse et l'ontogenèse fut rapidement contredite. Des patrons développementaux où l'espèce dérivée présente un développement moins complexe que l'espèce ancestrale ont été identifiés, les adultes du descendant étant semblables aux embryons de l'ancêtre (Duméril, 1867).

La théorie synthétique de l'évolution et son approche populationnelle vont engendrer un profond désintérêt pour les études concernant l'individu et son développement. Ainsi, les études en biologie de l'évolution vont essentiellement porter sur la génétique et sur l'écologie des populations.

Un regain d'intérêt pour les études sur le développement de l'organisme est principalement apparu grâce aux travaux de Gould (1977). Il fut le premier à exposer clairement qu'un résultat morphologique peut être le produit de mécanismes hétérochroniques différents. Toutefois, l'identification de ces mécanismes s'avère très complexe, les hétérochronies étant à la fois des processus ("process") et des résultats structuraux ou phylogénétiques ("patterns"). Il est également important de mentionner que seuls ces derniers sont accessibles aux paléontologues. Gould (1977) et Alberch et al. (1979) proposent alors de découpler l'âge (taille) et la forme des individus afin d'identifier les processus responsables des modifications de l'ontogenèse. Une hétérochronie est détectée, si pour un

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

âge donné, l'espèce dérivée a la forme type de l'espèce ancestrale, à un âge plus juvénile (paedomorphose) ou plus mature (péramorphose). Ils définissent une nomenclature claire pour décrire les différents mécanismes pouvant produire ces paedomorphoses et péramorphoses (Fig. 3.1). Trois processus existent, chacun pouvant produire une paedomorphose ou une péramorphose : 1) la diminution (néoténie) ou l'augmentation (accélération) des taux de changements développementaux, 2) le déplacement précoce (prédéplacement) ou tardif (postdéplacement) de l'initiation des changements ontogénétiques et 3) l'arrêt précoce (progenèse) ou tardif (hypermorphose) de ces mêmes changements. Ces nouvelles définitions des hétérochronies du développement furent rapidement adoptées et appliquées par la communauté scientifique.

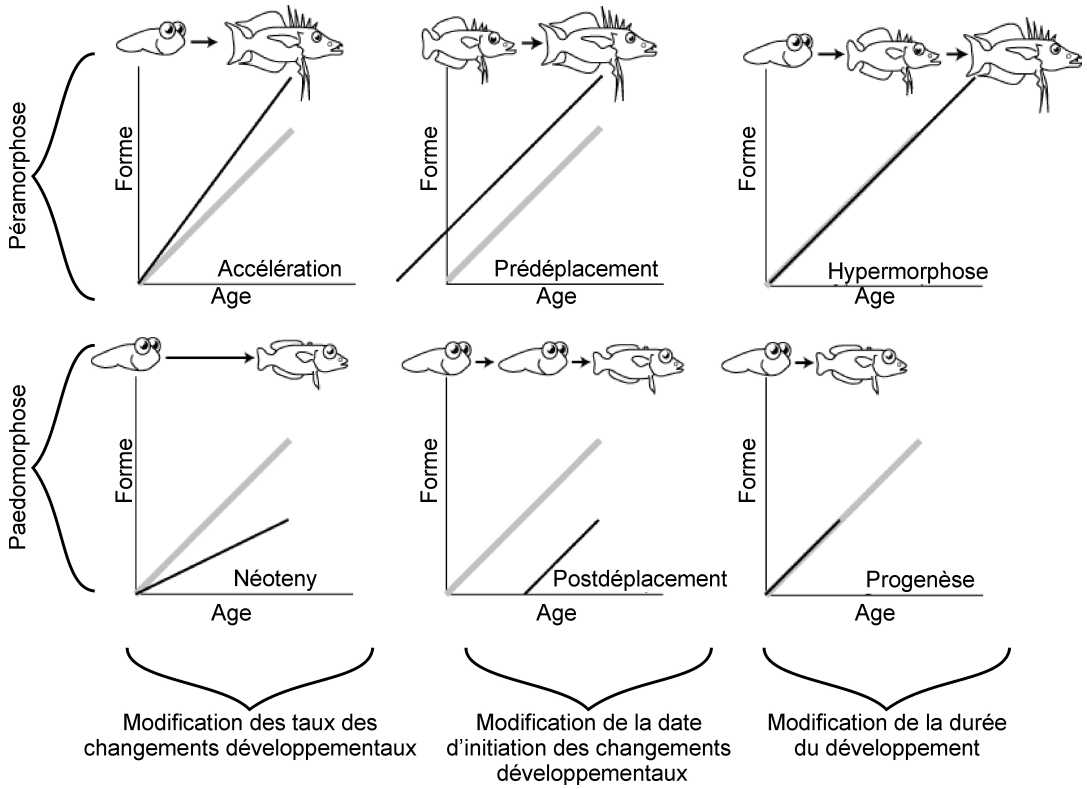


FIGURE 3.1 – Les différents types d'hétérochronies du développement. La ligne grise correspond au développement de l'espèce ancestrale, la ligne noire à l'espèce dérivée.

3.1.2 Les changements évolutifs de l'ontogenèse

Les hétérochronies du développement sont des processus importants dans les changements évolutifs de l'ontogenèse. Néanmoins, tous ces changements ne sont pas nécessairement le résultat d'une variation du rythme ou du taux des modifications développementales. On ne peut donc qualifier d'hétérochronies du développement, toutes les fluctuations se produisant au cours de l'ontogenèse. Un grand nombre de changements

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

évolutifs de l'ontogenèse non hétérochroniques ont été proposés (Wray & McClay, 1989; Sattler, 1992; Zelditch & Fink, 1996; Arthur, 2000; Li & Johnston, 2000, *e.g.*) mais la multiplication des définitions à ce propos a largement complexifié l'identification de ces concepts. Depuis, Webster & Zelditch (2005) ont défini seulement six modes de changements évolutifs, classés en deux groupes en fonction de leur comportement : dynamique ou statique (Fig. 3.2). Trois modes sont à comportement dynamique. Il s'agit de la modification du taux (changement dans les vitesses de modifications ontogénétiques), de la modification du rythme (changement dans la succession des modifications ontogénétiques) et du remodelage allométrique (modifications distinctes de la forme). Les modifications statiques de l'ontogenèse comptent également trois modes : l'hétérotopie (structure située à une autre place), l'hétérotypie (remplacement d'une structure par une autre) et l'hétérométrie (modification du nombre de répétitions de la structure). Parmi ces différents modes de changements évolutifs de l'ontogenèse, seules les modifications du rythme et du taux peuvent être qualifiées d'hétérochronies du développement (Webster & Zelditch, 2005).

Afin d'identifier ces modifications ontogénétiques, une méthodologie basée sur les analyses de morphométrie géométrique a été proposée (Webster et al., 2001; Webster & Zelditch, 2005). En effet, si les modifications statiques peuvent être directement identifiées à partir d'une étude classique de la morphologie, il n'en va pas de même pour les variations dynamiques, qui nécessitent un traitement particulier.

3.1.3 Les analyses de morphométrie géométrique

La morphométrie traditionnelle

La morphométrie est l'étude de la variation de la forme et de sa covariation avec d'autres paramètres (Bookstein, 1991; Dryden & Mardia, 1998). Depuis les années soixante, la morphométrie consiste en l'application d'analyses statistiques multivariées sur des variables quantitatives, correspondant le plus souvent à des distances linéaires mais peut également correspondre à des comptages, des rapports ou des angles (Adams et al., 2004). Grâce à une telle approche, la covariation des caractères morphologiques peut être quantifiée et permet ainsi d'obtenir des patrons de variation. Néanmoins, la taille des spécimens demeure un facteur déterminant au sein de ce type d'analyse, puisque celle-ci est fortement corrélée avec les mesures linéaires (Bookstein et al., 1985). Dès lors, plusieurs méthodes ont été développées afin de s'en affranchir et d'analyser uniquement les variations de la forme (*e.g.* Sundberg, 1989; Jungers et al., 1995). Toutefois, aucune de ces méthodes n'a rencontré de succès probant (Adams et al., 2004). En effet, les cor-

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

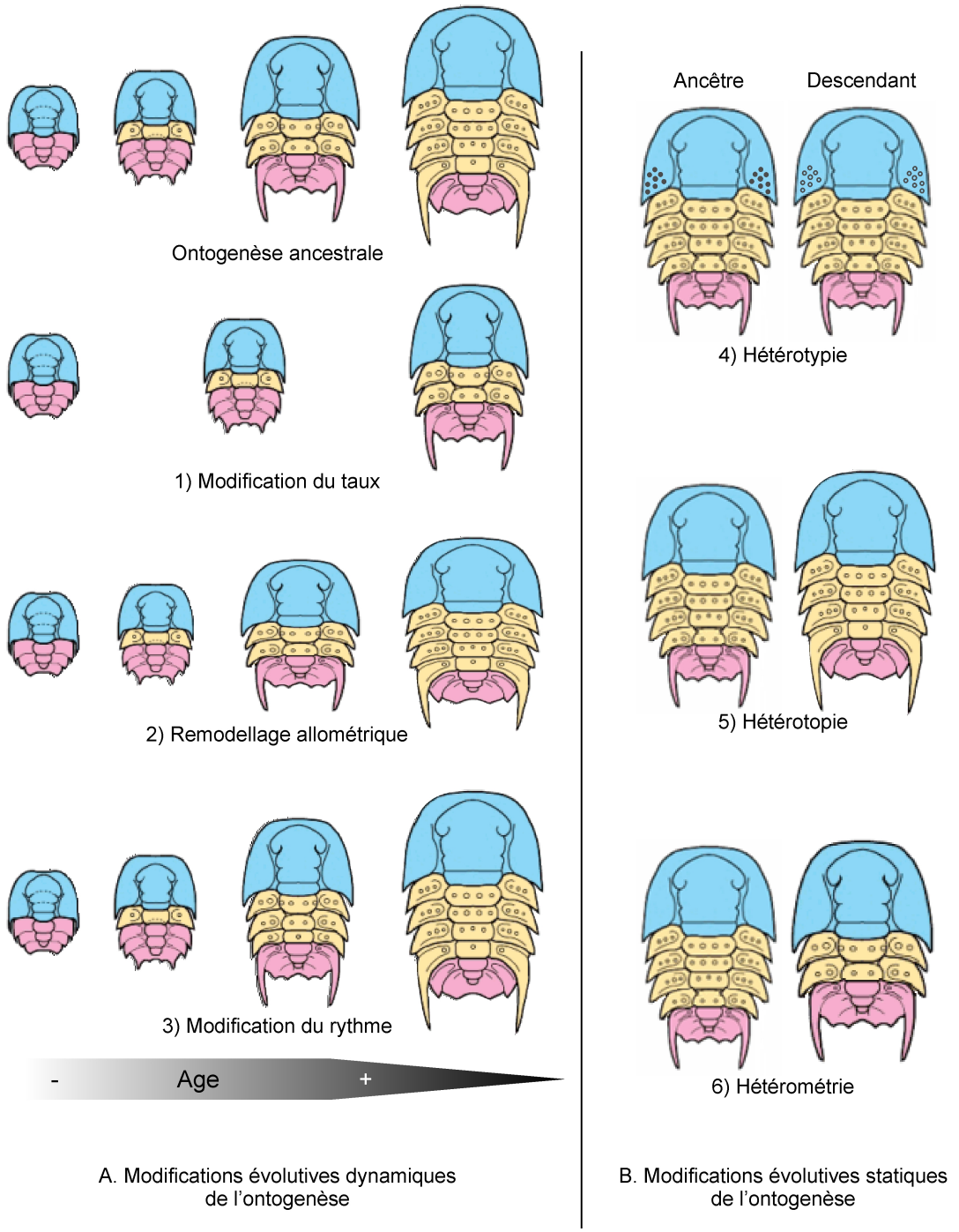


FIGURE 3.2 – Modifications évolutives de l'ontogenèse réparties en 6 modes (1-6) et classées en 2 groupes A et B. A1 : Modification du taux de développement = ex : ralentissement. A2 : Remodellage allométrique = ex : compression antéro-postérieure. A3 : Modification du rythme = ex : apparition du segment aux longues épines au cours du stade thorax à trois segments (au lieu de deux). B4 : Hétérotypie = ex : tubercules sur la zone postérieure des joues libres (à la place de perforations). B5 : Hétérotopie = ex : longues épines sur le 4ème segment (à la place du 3ème). B6 : Hétérométrie = ex : thorax composé de deux segments (au lieu de 4). Les images de trilobites sont extraites et modifiées de Gon (2001).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

rections de la taille varient suivant les méthodes employées. De plus, les homologies liées à la taille sont difficiles à obtenir sans avoir recours à des points homologues repères. Enfin, des distances identiques peuvent être obtenues à partir de formes différentes. Par exemple, la longueur et la largeur d'un rectangle peuvent être similaires à celles d'une ellipse.

La morphométrie géométrique

Des alternatives à la morphométrie classique ont du être développées afin de s'affranchir réellement des problèmes liés à la taille. C'est ainsi que la morphométrie géométrique a vu le jour. Deux méthodes sont utilisées. La première dite "des contours" consiste à numériser des points situés le long du pourtour d'une structure, puis de modéliser la forme ainsi obtenue par une fonction mathématique (les transformées de Fourier par exemple). Ensuite, les contours sont comparés *via* des analyses multivariées à partir des coefficients de Fourier issus de ces fonctions, utilisés comme variables de formes (Adams et al., 2004). La seconde méthode, dite des "points homologues" repose sur une collection, en deux ou trois dimensions, de points précisément sélectionnés sur les individus afin qu'ils puissent correspondre à la même structure biologique pour chaque spécimen. Cette dernière méthode, utilisée dans ce travail, est développée dans la section suivante.

La méthode des points homologues

Cette méthode est basée sur la comparaison des différentes configurations (patrons) de points homologues obtenues sur chaque spécimen. Trois types de points sont définis en fonction de la précision dans la détermination de la structure biologique associée (Bookstein, 1991). Le point de type 1 ou point triple correspond à la jonction de structures distinctes ; le point de type 2 indique un maximum de courbure et enfin le point de type 3 désigne une extrémité. Le point de type 1, non restreint aux contours des structures, est donc plus précisément défini et le plus adapté pour les analyses de points homologues (MacLeod, 2001).

Toutefois, il est impossible de comparer directement les différents patrons obtenus. En effet, toute variation non associée à la forme doit être éliminée, à l'exemple de la taille, mais aussi de l'orientation et de la position des spécimens. Ceci est réalisé à partir de la méthode dite "de superposition".

Plusieurs protocoles existent pour superposer les différentes configurations : 1) la fixation et la superposition de deux points appartenant à la configuration (Bookstein Registration ; Bookstein, 1986, 1991; Dryden & Mardia, 1998), 2) la fixation de deux

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

points pouvant uniquement se déplacer sur un axe de symétrie, limitant au maximum la variance (Sliding Baseline Registration ; Webster et al., 2001; Kim et al., 2002) et enfin, 3) l'analyse généralisée procruste (Generalised Procrustes Analysis, GPA ou Generalised Least Square, GLS), utilisée dans ce travail et développée plus précisément dans le paragraphe suivant.

Dans l'analyse généralisée procruste (Bookstein, 1991; Dryden & Mardia, 1998), nous calculons tout d'abord le centroïde de chaque configuration (le centre de gravité). Ensuite, nous superposons les centroïdes de chaque spécimen (Fig. 3.3) et effectuons une mise à l'échelle à partir de la taille du centroïde (la racine carrée de la distance moyenne au carré entre le centroïde et chaque point homologue) afin de réduire au maximum la dispersion des points. Enfin, une rotation des spécimens est réalisée afin de minimiser le carré des différences entre les points homologues des différents spécimens.

Les configurations sont maintenant affranchies de la taille. Les nouvelles coordonnées obtenues en x et y des différentes configurations permettent de comparer deux spécimens l'un par rapport à l'autre et de servir de variables pour les analyses multivariées (Bookstein, 1996).

Les analyses de déformations relatives (Relative Warp Analysis, RWA) des configurations de points homoloques

Une fois les configurations superposées, il est possible de comparer la forme des organismes de différents taxons ou différents stades ontogénétiques d'une même espèce. Pour cela, le jeu de données est soumis à une analyse de déformations relatives (Bookstein, 1996) équivalent à une analyse en composantes principales (ACP). Cette analyse permet d'extraire des axes principaux indépendants (Relative Warps, RW) selon un ordre décroissant de la variation de la forme. Les RW définissent ainsi un espace morphologique, dans lequel chaque individu peut être localisé.

3.1.4 L'apport des analyses de déformations relatives pour les études des modifications évolutives de l'ontogenèse

Le parallélisme des ontogenèses avant la morphométrie géométrique

Les hétérochronies du développement étant uniquement des modifications dynamiques du taux de changements ontogénétiques ou des évènements développementaux, il est impossible de les identifier uniquement à partir des stades adultes. L'analyse de l'ontogenèse à partir de stades juvéniles est par conséquent indispensable (Webster et al.,

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

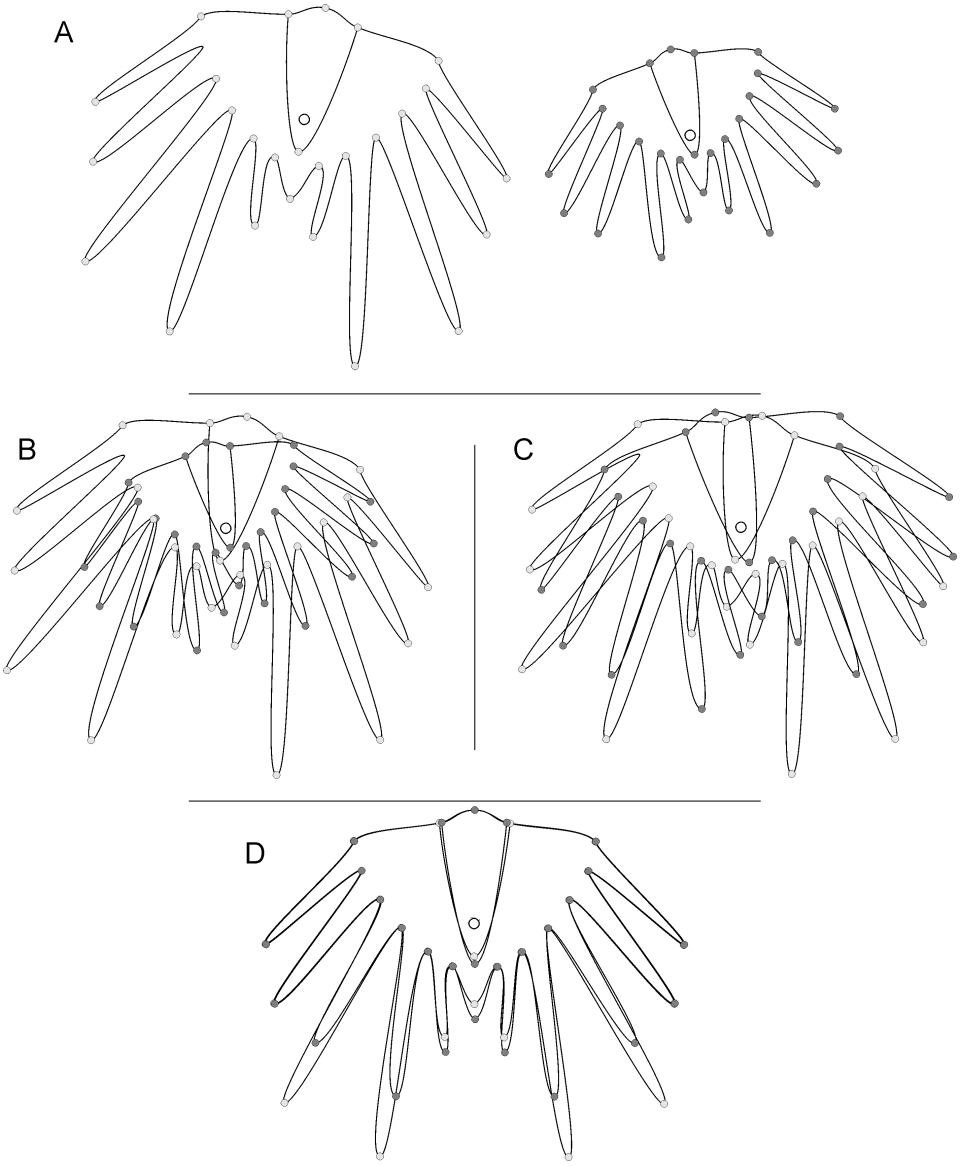


FIGURE 3.3 – Principes de la méthode procruste. Le cercle blanc représente le centroïde (ou centre de gravité). A : Le centroïde de chaque configuration est calculé. B : Les centroïdes sont superposés. C : Mise à l'échelle des configurations à partir de la taille centroïde (la racine carrée de la distance moyenne au carré entre le centroïde et chaque point homologue). D : Rotation des configurations afin de minimiser la dispersion des points.

2001). Il convient également de vérifier que la trajectoire développementale entre l'espèce ancestrale et l'espèce dérivée soit conservée. En effet, lorsque les trajectoires sont trop disparates, le remodelage allométrique est trop important pour identifier une hétérochronie.

Un grand nombre d'études sur les hétérochronies du développement se base sur des analyses à une dimension, s'appliquant par exemple à la taille, au nombre de segments... (*e.g.* Nedin & Jenkins, 1999). La variation se réalisant uniquement sur une

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

dimension, un parallélisme entre les trajectoires ontogénétiques des différents taxons étudiés est obligatoirement trouvé (Zelditch & Fink, 1996; Zelditch et al., 2000). Cette conservation est, de ce fait, plus supposée que démontrée. De plus, l'identification d'une hétérochronie doit relever de l'observation de l'ensemble de l'organisme puisque les modifications des taux ontogénétiques sont des propriétés qui affectent l'individu entier (Gould, 1977; Zelditch & Fink, 1996). Néanmoins, cette propriété est à nuancer, le remodelage allométrique pouvant masquer le signal sur une partie de l'organisme.

La conservation de la trajectoire ontogénétique

Webster et al. (2001) ont dès lors proposé un protocole afin de vérifier s'il existe réellement un parallélisme entre deux trajectoires ontogénétiques. Pour cela, ils ont recours à la morphométrie géométrique. Les points homologues définissent un espace morphologique à plusieurs dimensions permettant de tester les hypothèses de parallélisme entre les trajectoires ontogénétiques. Ce protocole est expliqué ci-dessous.

Lorsque l'ontogenèse d'une espèce est allométrique, le même point homologue de l'ensemble des spécimens étudiés va former une ellipse dans deux espaces à deux dimensions (x et âge d'une part, y et âge d'autre part). L'axe majeur de cette ellipse définit un vecteur ontogénétique (ou trajectoire) dans chacun de ces espaces. Ensuite, un vecteur de croissance est calculé à partir de la régression linéaire des composantes x et y des deux précédents vecteurs ontogénétiques sur le logarithme de la taille du centroïde. Enfin, les coefficients de régression obtenus pour chaque composante (x et y pour chaque point homologue) constituent les vecteurs qui seront utilisés pour les comparaisons des trajectoires ontogénétiques. Ces vecteurs, définis pour l'ensemble des points homologues, résument la trajectoire suivie par les changements ontogénétiques (Webster et al., 2001).

Le degré de similarité entre deux patrons de changement de forme au cours du développement est ensuite quantifié par l'angle formé entre les deux vecteurs. Cet angle est obtenu à partir du cosinus inverse des produits scalaires des vecteurs ontogénétiques. Un angle de 0° signifie que les deux trajectoires sont identiques tandis qu'un angle supérieur témoigne d'une différence. Néanmoins, un angle de 0° ne pourra jamais être obtenu. Par conséquent, l'angle entre les vecteurs ontogénétiques des deux espèces est statistiquement comparé à la gamme d'angles obtenus pour les vecteurs d'une seule espèce. Le parallélisme des trajectoires ontogénétique est démontré si la variation au sein d'une ontogenèse est plus importante que la variation entre les deux ontogenèses (Webster et al., 2001). Cette méthode a montré son intérêt (*e.g.* Webster et al., 2001; Hunda & Hughes, 2007) dans la différenciation du remodelage allométrique (trajectoires ontogénétiques

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

différentes) par rapport aux hétérochronies du développement (trajectoires identiques).

3.2 Etude ontogénétique du genre *Dechenella*

Dechenella est l'un des genres le plus diversifié du Dévonien moyen avec une cinquantaine d'espèces recensées. Ce genre, très abondant dans les couches sédimentaires, constitue un élément important de la faune benthique de cette époque. Toutefois, une telle biodiversité complique la systématique de ce groupe. La description du développement de ces organismes est, de ce fait, importante si nous souhaitons améliorer notre compréhension des relations existantes entre ces différentes espèces.

Cette section comprend deux articles. Le premier présente la systématique de trois espèces givétiennes de la coupe du Mont d'Haurs (Givet) appartenant au genre *Dechenella*. Dans le second article, nous étudions le développement de ces trois espèces à partir d'une analyse de morphométrie géométrique, afin d'identifier les modes de changements évolutifs. Ce travail permet de mettre en évidence les différences développementales existantes entre ces espèces.

3.2.1 Middle Devonian trilobites from the Mont d'Haurs section in Givet, France, with two new species of *Dechenella*

by

Arnaud Bignon and Catherine Crônier

published in *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* (2011)

Abstract

Recent investigation of the historical Mont d'Haurs section near Givet yielded numerous trilobites from Middle Devonian carbonate deposits. The trilobite fauna described in the present paper comprises a number of taxa from the basal Givetian including two new ones : *Dechenella givetensis* sp. n., *Dechenella calxensis* sp. n., *Dechenella ziegleri* Struve, 1992, *Goldius* cf. *capitellum* (Archinal, 1994), *Nyterops* cf. *hollandi* van Viersen, 2007a. This fauna confirms the previously recognised taxonomic diversity pattern and the *Dechenella* and *Nyterops* Association from the middle Middle Devonian in the Ardenne area.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

1. Introduction

A stratigraphic revision (Bultynck et al., 1991; Bultynck & Dejonghe, 2001) and a better understanding of the geodynamic contexts of the Ardenne area (Goffette, 1991; Lacquement, 2001) have led to revision of the geological map of Givet (Lacquement et al., 2003) and improved palaeoenvironmental knowledge of numerous formations such as those outcropping in the Mont d'Haurs section in the French Ardenne (see Hubert, 2008a). Such work must be based on revision of the sedimentological and faunal contents, i.e. it should include a detailed lithology of the succession as well as stratigraphic occurrences and relative abundance of faunas in order to interpret palaeoenvironments and their palaeogeography. Similar work was conducted by Hubert (2008b) and Hubert & Pinte (2009) on the sedimentological and faunal contents of the Givetian section in the southern Ardenne.

Trilobites are characteristic elements of the macrofauna of the Devonian (Crônier & van Viersen, 2007), and they are particularly helpful in understanding ecosystem organization in the Ardenne Massif, as shown in some recent works (e.g. Magrean & van Viersen, 2005; van Viersen, 2006a, 2007a,b; Crônier & van Viersen, 2008; van Viersen & Prescher, 2008; van Viersen & de Wilde, 2010).

In the present study, we focused our investigations on the trilobite material collected from the Mont d'Haurs fortifications, a Middle Devonian trilobite-bearing section of the Ardenne Massif. The basal part of this historical section comprises early Givetian deposits which yielded numerous trilobites. Hubert (2008a) described the palaeoenvironments, showing evidence for quiet or agitated conditions from bed by bed microfacies study. Disarticulated specimens and low size sorting in few beds suggest that transport cannot be rejected, but the lack of substantial wear on the samples suggests transport over short distances. These arguments suggest a paraautochthonous origin of trilobites from the Mont d'Haurs section.

The aims of this paper are to (1) describe trilobite specimens from the basal part of the Givetian in Givet ; (2) evaluate taxonomic diversity patterns of middle Middle Devonian age ; and (3) determine the trilobite association during this period.

2. Geological setting

The Mont d'Haurs section at Givet, France (50° 07' 14.20" N / 4° 50' 16.10" E ; Fig. 3.4) are a historical Givetian section located on the eastern bank of the Meuse river

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

(northern France) in the south-western border of the Dinant Synclinorium (Fig. 3.4). The lower Givetian is represented by the Hanonet, Trois Fontaines and Terres d'Haurs formations (Préat & Bultynck, 2006; Hubert, 2008a), and the basal part of the section has yielded numerous trilobites (Fig. 3.5).

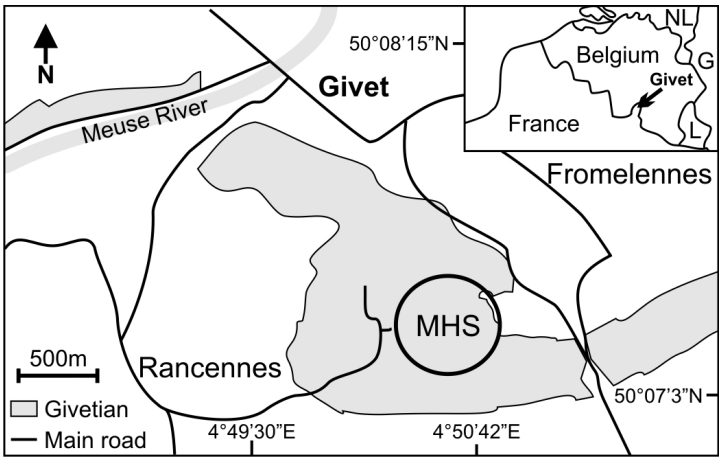


FIGURE 3.4 – Location of the Mont d'Haurs section (MHS) near Givet, Ardennes, France.

The Hanonet Formation is a major source of late Eifelian to early Givetian trilobites (van Viersen, 2007a). The facies change markedly laterally, consisting of argillaceous limestones alternated by calcareous shale beds sometimes rich in brachiopods, crinoids and trilobites in the Mont d'Haurs fortifications. The upper part is represented by a biostromal unit with stromatoporoids and tabulate corals separated by argillaceous limestones and shales. Argillaceous crinoidal limestones constitute the first metres of the Trois Fontaines Formation. Further on, a rich stromatoporoid biostromal unit is present, followed by coquinoid beds with stringocephalids. The upper part of this formation is a micritic limestone. The Terres d'Haurs Formation is composed mainly of limestones with crinoids, corals, brachiopods and trilobites (Bultynck & Dejonghe, 2001; Préat & Bultynck, 2006; Hubert, 2008a).

Conodont data (*Icriodus obliquimarginatus* and *Icriodus brevis* Zones (Bultynck, 1987) corresponding to the global *Polygnathus hemiansatus* and lower *Polygnathus varcus* zones) indicate an early to middle Givetian age (Weddige & Ziegler, 1996).

More than 500 trilobites have been sampled from the Mont d'Haurs section, all of which are disarticulated or fragmented. *Dechenella* Kayser, 1880, which is represented here by three species, is the dominant genus of the assemblage (92%) followed by *Goldius* cf. *capitellum* (Archinal, 1994) (7%) and *Nyterops* cf. *hollandi* van Viersen, 2007a (1%).

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

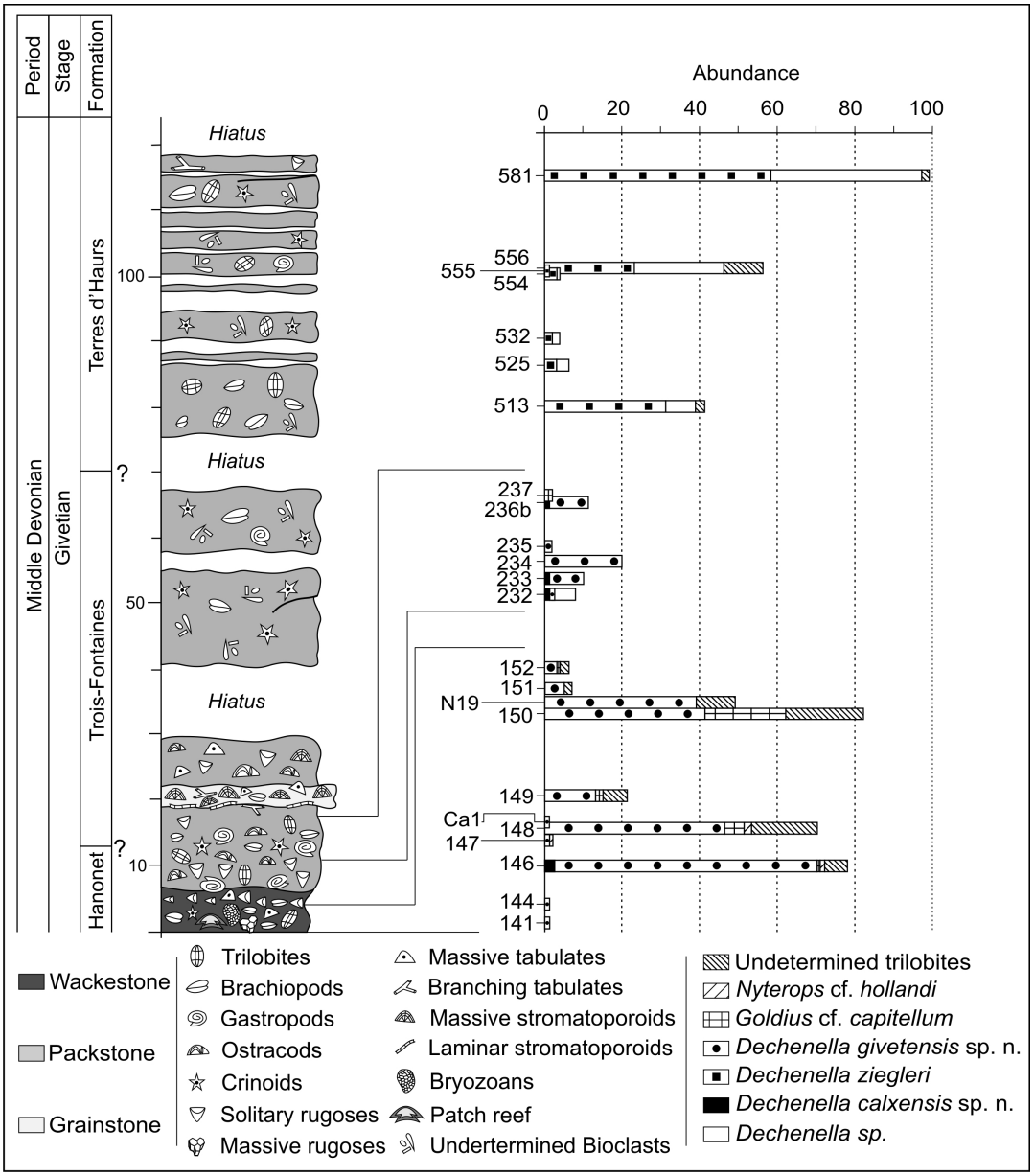


FIGURE 3.5 – Lithostratigraphic succession, fossil occurrence and numerical abundance of trilobites in the Mont d'Haurs Section (modified from Hubert, 2008a).

Dechenella givetensis sp. n. was recovered from the upper part of the Hanonet Formation and the lower part of the Trois Fontaines Formation (Fig. 3.5). This species is coeval with *Dechenella calxensis* sp. n. *Dechenella ziegleri* Struve, 1992, a species known from the Eifel basin, is only found in the lower half of the Terres d'Haurs Formation (Fig. 3.5). *Goldius* cf. *capitellum* occurs mainly in the Hanonet Formation ; only one specimen was found in the Trois Fontaines Formation (Fig. 3.5). *Nyterops* cf. *hollandi* is confined to Hanonet Formation (Fig. 3.5).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

3. Systematic palaeontology

3.1. Terminology

Morphological terminology follows mainly Whittington (1997b). Abbreviations : η, intersection between facial suture and posterior border furrow ; exsag., exsagittal ; sag., sagittal ; tr., transverse.

The described and figured material is housed in the collections of the University Lille 1, France.

3.2. Systematics

Family Proetidae Salter, 1864
Subfamily Dechenellinae Pribyl, 1946
Genus *Dechenella* Kayser, 1880

Type species. Original designation ; *Phillipsia verneuili* Barrande, 1852, Givetian, Germany.

Diagnosis. Well developed anterior border ; thin preglabellar field generally present ; tapering forward glabella, with an usually pronounced lateral constriction in front γ ; pronounced glabellar furrows converging anteriorly to S3 ; S1-S3 well defined, long and narrow, S1 in contact or not with S0 ; well-developed eyes ; occipital ring curve anteriorly ; broad pygidium with a rather thin rachis compared to pleurae ; pygidial interpleural furrows very faint or absent ; pygidium with 13 to 21 axial rings ; pygidial border clearly define.

Remarks. Dechenella is one of the most diversified genera among Devonian proetids. The considerable number of species attributed to this genus makes the taxonomy clouded. Several authors have improved the systematics with the identification of the subgenera *D. (Basidechenella)* Richter, 1912, *D. (Monodechenella)* Stumm, 1953a and *D. (Pedinodechenella)* Ormiston, 1967. However, these subgenera were subsequently removed from *Dechenella* and given generic status by Lieberman (1994), who considered *Basidechenella* and *Pedinodechenella* to be distantly related and *Monodechenella* as not a member of the Proetinae but of the Crassiproetinae (Owens, 2006). In spite of these subdivisions, the genus has kept a large number of species (Basse, 1996, 1997, 2002; Basse & Müller, 2004; van Viersen & Prescher, 2008), augmented by recently discovered new species. Basse (2002) revised the systematics of *Dechenella* based on the recognition of five configurations of the pygidial axial rings (types A-E). Further, he identified six

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

groups of *Dechenella* species, but not based on the five axial ring configurations. Further systematic investigations need to be performed, especially on the cephalon and pleural field organisation.

The dechenelline classification proposed by Lieberman (1994) contains a number of mistakes, as noted by Zhou et al. (2000). Lieberman (1994) rejects *D. (Basidechenella)* as a subgenus of *Dechenella* on the basis of several ancestral characters, including a thin and rounded pygidial posterior border ; *Dechenella*'s is wide and flat. This author was probably right, but other *Dechenella* species such as *D. ziegleri* and *D. granulata* Richter, 1912 share this thin and rounded pygidial posterior border with constant width.

Yolkin (1979) described several species of *Dechenella* from the lower Devonian of Russia, *D. aspera*, *D. modica*, *D. ormistoni* and *D. prisca*, but these were already removed from the genus by Basse (1996). We support Basse's judgement mainly from the strong bulge present on the genal field and behind the frontal lobe which is not present in *Dechenella* and also from the transverse pygidium whereas *Dechenella*'s is mostly elongated.

According to Zhou et al. (2000), *Dechenella* may have originated from the species *prisca* or one of the four Russian species described by Yolkin (1979). These species share a large preglabellar field, a pyriform glabella, three glabellar furrows, a rather thin pygidial axis and numerous pygidial axial rings and pleurae. Nevertheless, the transverse pygidium, the faint S2 and S3 glabellar furrows, and the rather straight occipital ring suggest that the Russian species are intermediate between *Dechenella* and the proetine *Lacunoporaspis* Yolkin, 1966.

The first record of *Dechenella* comes from the Emsian of Canada (Ormiston, 1967, 1971; Uyeno, 1990) where the genus is well-represented (7 species). Its occurrence in this area is less important in the Eifelian (3 species), but the genus was common in the USA and Europe in the Eifelian (11 species). The maximum diversity and distribution of this genus is found in the Givetian (30 species), mainly in Europe. *Dechenella* spread into Gondwana with two species in Morocco, while it was already declining in North America with only two species recorded in the U.S.A.

The Devonian proetid fauna of the Ardenne shows strong affinities with that of the Rhenish Massif. Because of a gap of sixty years in research, the trilobites from the Ardenne Massif are not as well known as those from the Eifel. Up to now, *Dechenella*

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

ranged to the middle of the *Polygnathus hemiansatus* Zone in the Ardenne (van Viersen & Prescher, 2008), and the new material extends the range of this genus, and also Proetidae, in the Ardenne Massif to the Lower *Polygnathus varcus* Zone. Nevertheless, Basse (1996) had already referred the presence of two pieces of *Dechenella* sp. B from the Givetian limestone of Mont d'Haurs. Additionally, Asselbergs (1912) mentioned a *Dechenella* species on the basis of two pygidia in the lower Frasnian of the Namur Synclinorium, and this was named *D. (D.)* ex. aff. *verneuili* sp. c by Richter (1912) and Richter & Richter (1926). Unfortunately, these pygidia are too small to allow a reliable determination and the lower Frasnian age is not confirmed. The genus *Dechenella* has a typical natant hypostome (Fortey, 1990) as illustrated herein with *Dechenella ziegleri* or for other *Dechenella* species (Richter, 1912; Ormiston, 1967). This observation, and the presence of a preglabellar field and a short glabella, are important clues for a natant hypostomal condition (Fortey & Chatterton, 1988) for most of *Dechenella* species. Indeed, only a large rostral plate, unknown in this genus, could connect the hypostome to the cephalic doublure (Fortey, 1990; Lerosey-Aubril & Feist, 2006). A natant hypostome could imply a particle feeding habit (Fortey & Owens, 1999). This assumption is supported by the high relative abundance of *Dechenella* in the Mont d'Haurs section and other Ardenne Massif assemblages (Crônier & van Viersen, 2007) and by the small size of *Dechenella* in general, all suggesting a low level in the trophic chain (Fortey & Owens, 1999). This observation is particularly noteworthy with the large size and the poor representation of *Goldius* cf. *capitellum* and *Nyterops* cf. *hollandi* in the assemblages. These taxa are commonly suggested as predators/scavengers (Fortey, 1990; Fortey & Owens, 1999), though this assumption is still not completely accepted (Bruton & Haas, 1997, 2003).

Otherwise, Fortey & Owens (1999) and Lerosey-Aubril & Feist (2006) have demonstrated that tiny forks occurring at the posterior end of a natant hypostome may correspond to a predatory/scavenging feeding habit. Such forks have been illustrated for *Dechenella* (Richter, 1912), but are not present in all species (Ormiston, 1967). We believe then that most Dechenella were deposit feeders, but some of them, which have tiny forks, could have been opportunistic (predators)/scavengers.

Species assigned. Dechenella algida Ormiston, 1967-Eifelian, Canada ; *D. allendorfensis* Basse, 1996-Givetian, Germany ; *D. alpenensis* Stumm, 1953a-Eifelian-Givetian, Canada-USA ; *D. altenae* Basse, 1996-Givetian, Germany ; *D. ardennorhenana* Basse, 2002-Givetian, Germany ; *D. burmeisteri* Richter, 1909-Givetian, Germany ; *D. carvalhoae* Lieberman, 1994-Givetian, Poland ; *D. crista* Ormiston, 1967- Givetian, Canada ; *D. crespuscula* Ormiston, 1967-Givetian, Canada ; *D. daumeriesi* van Viersen & Pres-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

cher, 2008-Eifelian, Belgium ; *D. delsternensis* Basse, 1996-Givetian, Germany ; *D. ebbighauseni* Basse *in* Basse & Müller, 2004-Givetian, Germany ; *D. gigouti* Richter & Richter, 1950-Givetian, Morocco ; *D. granulata* Richter, 1912-Givetian, Germany ; *D. haldemani* (Hall, 1861)-Eifelian, USA ; *D. iserlohnensis* Basse, 1997-Eifelian-Givetian, Germany ; *D. maclareni* Ormiston, 1967-Emsian, Canada ; *D. neotesca* Ormiston, 1967-Emsian, Canada ; *D. osborni* Ormiston, 1967-Emsian, Canada ; *D. paramaclareni* Ormiston, 1967-Emsian, Canada ; *D. perscheii* Lieberman, 1994-Eifelian, Canada ; *D. praeverneuili* Struve, 1992-Eifelian, Germany ; *D. pruemensis* Basse, 2002-Givetian, Germany ; *D. polonica* Gürich, 1896-Givetian, France, Poland ; *D. rittbergensis* Zimmermann, 1892-Eifelian-Givetian, Czech Republic, England ; *D. romanovski* Tschernyschew, 1887-Middle Devonian (Eifelian and/or Givetian ?), Russia ; *D. rospensis* Basse, 1996-Givetian, Germany ; *D. setosa* Whidborne, 1889-Eifelian-Givetian, Czech Republic, England ; *D. spaekkassensis* (Tolmachoff, 1926)-Eifelian, Canada ; *D. soetenica* Basse, 2002-Givetian, Germany ; *D. struvei* Richter & Richter, 1950-Givetian, Germany ; *D. trigonalis* Basse, 2002-Givetian, Germany ; *D. uexheimensis* Basse, 2002-Givetian, Germany ; *D. valentini* Stumm, 1953b-Eifelian, USA ; *D. vates* Basse *in* Basse & Müller, 2004-Givetian, Gemany ; *D. verneuili* (Barrande, 1852)-Givetian, Germany ; *D. walsdorfensis* Basse, 2002-Givetian, Germany ; *D. welleri* Stauffer, 1909-Eifelian, USA ; *D. werdohlensis* Basse, 1996-Givetian, Germany ; *D. wotanica* Basse, 2002-Givetian, Germany ; *D. ziatensis* Feist & Orth, 2000-Givetian, Morocco ; *D. ziegleri* Struve, 1992-Givetian, Germany.

Occurrence. Emsian-Givetian ; Europe (Belgium, Czech Republic, England, France, Germany, Poland), North America (Canada, USA), Africa (Morocco), Russia.

Dechenella givetensis sp. n.
Fig. 3.6a-b ; 4.2.1a-z

Derivation of name. After the locality of Givet.

Holotype. Holaspid cranidium, Bed146-32, from the *Polygnathus hemiansatus* Zone (lower Givetian) ; Givet, Ardennes, France ; Fig. 4.2.1g-i.

Studied material. 37 cranidia, 22 librigenae and 75 pygidia from the Hanonet Formation to the lower part of the Trois Fontaines Formation, lower Givetian ; Mont d'Haurs fortifications, Givet, Ardennes, France.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Diagnosis. Species of *Dechenella* with the following characteristics : glabella with a stricture between S1 and S3 ; posterior tip of S1 is not connected to S0 ; facial suture at the most abaxial point on the anterior border (β) slightly more displaced distally than the most lateral point of the eye (δ) ; cephalon covered with small pits. Pygidium slightly compressed (tr.) posteriorly ; axial anterior border shorter (tr.) than maximal pleural field ; 15 (+1) smooth and slightly anteromedially flexed axial rings ; 12 pleural segments with sparse granules ; pygidial border broader posteromedially and bearing small granules.

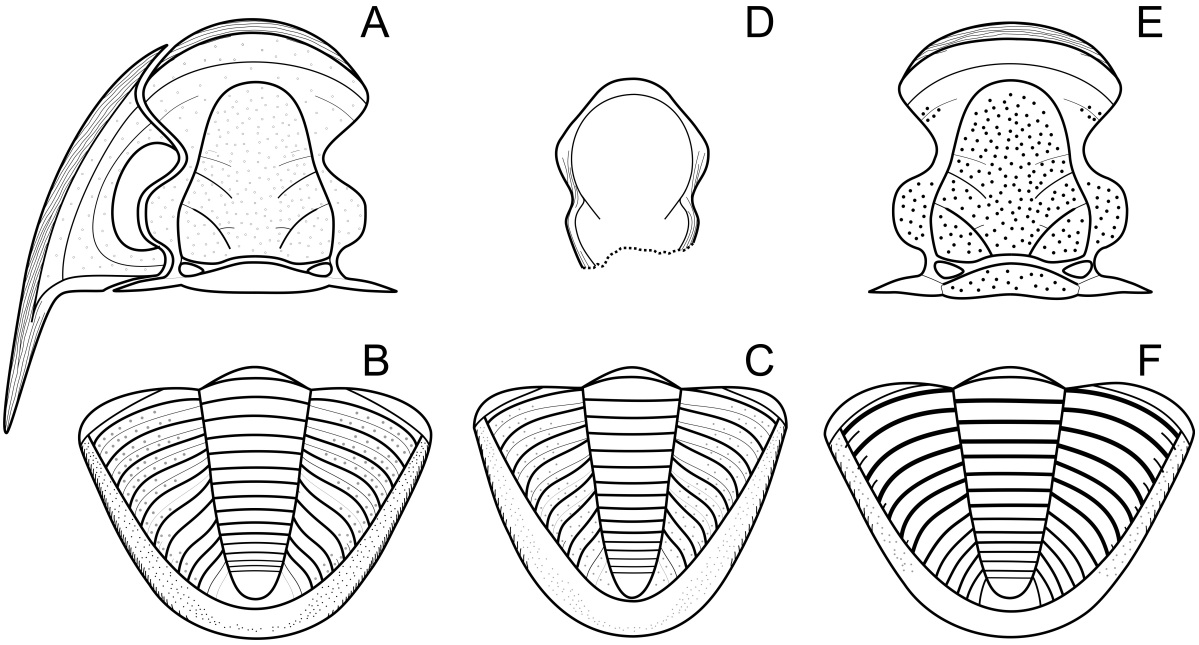


FIGURE 3.6 – Reconstruction of cephalon (A) and pygidium (B) of *Dechenella givetensis* sp. n. ; pygidium (C) of *D. calxensis* sp. n. ; hypostome (D), cephalon (E) and pygidium (F) of *D. ziegleri* Struve, 1992.

Description. Glabella tapering anteriorly, moderately rounded anteromedially, strongly constricted between S1 and S3 ; glabellar length (sag.) is 130% (± 13%) compared to maximum glabellar width (tr.) ; axial furrows deep, converging anteriorly more sharply between distal tip of S1 and S2 than between S2 and S3, slightly outwardly curved opposite distal tip of S1 ; S1 rather deep, divergent posteriorly at a 43° (± 7°) angle ; bifurcation of S1 in posterior part with a tiny, transverse, slightly curved anterior branch and a straight posterior branch which does not reach S0 ; L1 inflated ; S2 shallower than S1, slightly straightened, and convergent posteriorly at a 54° (± 9°) angle with an exsagittal line running towards the distal tip ; S3 shallow, shorter than S2, slightly curved, and convergent posteriorly at a 64° (± 11.5°) angle with an exsagittal line running towards the distal tip ; S4 rarely visible, very faint, very short, straight, isolated from the

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

axial furrows ; length (exsag.) between distal tips of S1 and S2 1.6 times (± 0.2) length between distal tips of S2 and S3 ; S0 deep and quite large ; occipital ring broad medially, narrowing abaxially, without a tubercle, with an anterior border curved anteriorly and a posterior border less curved, rather straight ; lateral occipital lobes roughly triangular, mostly extended transversely ; maximal length inclined at a 58.5° (± 8.5°) angle with an exsagittal line running towards the intersection between S0 and axial furrow ; preglabellar field developed ; very weak bulge on anterior fixigenal field on either side of frontal lobe ; anterior border furrow broad and quite deep ; anterior border broad bearing four to five closely spaced terrace lines (see Fig. 4.2.1m), slightly oriented ventrally backwards ; α-α gently curved, close to maximal glabellar width (tr.) ; α-β somewhat straightened, strongly diverging backward ; β-γ straight, converging backward at a 38.5° (± 10°) angle with an exsagittal line running towards γ ; long (exsag.) palpebral lobe (half of maximal glabellar length), thin (one-fifth of maximal glabellar width) located between S2 and S3 distal tips anteriorly and S0 distal tip posteriorly ; γ-δ rounded, diverging backward at a 52° (± 11°) angle with an exsagittal line running towards γ ; β slightly more displaced laterally than δ ; δ-ε rounded, converging backward at a 35° angle with an exsagittal line running towards ε ; γ and ε very close to axial furrow ; ε-η slightly diverging backwards at a 15° angle with an exsagittal line running towards η, with η located at the intersection between facial suture and posterior border furrows ; η-ω diverging backward at a 100° angle with an exsagittal line running towards η ; faint and broad furrow situated between lateral occipital lobe and η ; posterior border rather broad (exsag.), close to the half of the occipital ring width (sag.) and gently narrowing laterally. In lateral view, glabella inflated, strongly flexed anteriorly and subhorizontal posteriorly to the internal tip of S2 ; occipital ring horizontal, slightly inflated and beneath glabella ; anterior border high, long and flat ; palpebral lobe slightly bended anteriorly. In posterior view, posterior border of glabella is inflated ; occipital ring is strongly inflated. Fine pits on the entire cranidium, more concentrated on glabella than on fixigenal field.

Librigena with high, kidney-shaped eye comprising a broad and almost vertical visual surface, surrounded by a prominent and large eye socle ; genal field strongly sloped, narrow, widening behind the eye, separated from lateral border by a well-defined lateral furrow ; lateral border bearing five dorsal terrace lines which are slightly oriented ventrally backwards (Fig. 4.2.1d) ; genal spine rather short, around one-third of maximum length of librigena, rather sharp, slightly inflated, base as broad as lateral border, very slightly narrowing posteriorly, forming a 110-115° angle (maybe until 125°) with posterior border, bearing six terrace lines, four on outer margin, the upper line resulting of fusion of three lines of lateral border and two on inner ones ; posterior border broad

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

(exsag.) separated from genal field by a deep and straight posterior border furrow. Fine pits on the entire librigena.

Pygidium is of parabolic outline and has a slightly laterally compressed posterior margin ; axis triangular, rounded and rather well-differentiated from postaxial field posteriorly, long, more than four-fifth of maximum length (sag.) of pygidium but rather narrow (anterior border corresponding to more than one-third of maximum width (tr.) of pygidium and less to three-quarter of anterior border of a pleural field) ; axial furrows less converging posteriorly after fifth ring ; 15 inter-ring furrows which are very slightly anteriorly curved medially, rather deep and thin, shallowing and thinning backwardly, the last four very faintly, delimiting 15 smooth axial rings and a terminal piece ; a median bridge is present after the seventh ring ; pleural region divided into a pleural field and a border by a deep, broad border furrow shallower at the two first pleural segments ; pleural field composed of 12 segments where the two last are very faint, bearing faint small granules that become less numerous backwardly ; interpleural furrows sinusoidal, shallow to inconspicuous backwardly, slightly more visible at proximal and distal tips ; pleural furrows sinusoidal, deep, rather thin and gently narrowing and shallowing backwardly, the last two of which are faint ; pygidial border slightly inflated, widening posteriorly until opposite the seventh segment, bearing small granules and numerous little oblique terrace lines oriented postero-ventrally on the outer-half of the entire lateral border ; pygidial posterior margin without terrace lines and less numerous small granules. In lateral view, axis rather straight with a posterior half very slightly curved, posterior tip differentiated from border ; axial rings rather flat, slightly anteriorly sloped anteriorly ; pleural segments rather flat, slightly incline anteriorly ; posterior border flat. In posterior view, axis inflated ; pleural field subhorizontal adaxially and slopping distally ; border furrow well defined except for two first segments ; pleural field subhorizontal adaxially and sloped distally.

Smaller cranidia, less than 3mm long and 2.5mm wide, differ from taller cranidia by a straighter and less defined S1, a same height between L0 and glabella with or without faint pits. Smaller pygidia, less than 2.5mm long and 4mm wide, have less than 15 + 1 axial rings, 10 pleural segments, better-defined pleural furrows, a larger posterior border and a postero-medial notch.

Comparisons. Dechenella givetensis sp. n. is well integrated in the 'type C' pygidial configuration that was defined by Basse (2002) based upon the anteriorly curved axial rings and a median bridge in the posterior part of the axis. This species also belongs to 'group D' : " *Dechenella verneuili* and morphologically close taxa" defined by Basse

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

(2002) with the presence of an important glabellar stricture, posterior tip of S1 is not connected to S0, faint interpleural furrows and bearing fine pits on the exoskeleton.

The new species is close to *D. verneuili* (Barrande, 1852). Nevertheless, this latter species has a glabellar length (sag.) equal to its width (tr.), only ten pleural segments, a pygidial increasingly broad border posteriorly until the ninth pleural segment, the first axial ring width (tr.) close to anteriormost pleural segment width (tr.) and a more triangular pygidial outline.

Basse (1996) described and illustrated a cranidium and a pygidium from the Mont d'Haurs section, which he designated *Dechenella* sp. B. These pieces have been sampled in a compact dark-grey shaley limestone dated as Givetian. These specimens, in spite of their resemblance to *D. givetensis* sp. n. could be differentiated with δ more laterally displaced than β, a faintly pointed and thin pygidial border which do not grow after the fourth pleural segment.

D. daumeriesi van Viersen & Prescher, 2008 from the upper Eifelian in Belgium differs from *D. givetensis* sp. n. in having δ further displaced laterally than β, axial rings more flexed anteriorly and a more widely rounded posterior pygidial border.

D. givetensis presents some affinities with *D. (D.)* aff. *polonica* described by Morzadec (1988a) from the Givetian of Boulonnais (North France). Nevertheless, *D. (D.)* aff. *polonica* has 14 axial rings, nine pleural segments, and a more triangular and more inflated pygidium.

Occurrence. Lower Givetian, Hanonet Formation to the lower part of the Trois Fontaines Formation ; Mont d'Haurs fortifications, Givet, Ardennes, France.

Dechenella calxensis sp. n.
Fig. 3.6c ; 3.8i-m

Derivation of name. After the area of Calestian (latin name : Calx).

Holotype. Holaspid pygidium, Bed 146-10, from the *Polygnathus hemiansatus* Zone (lower Givetian) ; Givet, Ardennes, France ; Fig. 3.8i-j.

Studied material. Five pygidia from the Hanonet Formation to the early part of the Trois Fontaines Formation, lower Givetian ; Mont d'Haurs fortifications, Givet, Ar-

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

dennes, France.

Diagnosis. Species of *Dechenella* with the following characteristics : pygidium strongly laterally compressed ; pygidial length (sag.) close to maximal pygidial width (tr.) ; narrow (tr.) axial anterior border ; 16 (+1) axial rings slightly posteriorly curved ; axial furrows more converging posteriorly to the sixth ring ; 11 pleural segments with faint large granules ; shallow interpleural furrows ; sigmoid pleural furrows ; pygidial border broader posteromedially and flat in lateral view.

Description. Pygidium slightly parabolic in outline and strongly laterally compressed ; axis roughly pointed and well-differentiated from post-axial field posteriorly, long (more than four-fifth of maximum length (sag.) of pygidium) ; axial furrows less converging posteriorly to the sixth ring ; 16 inter-ring furrows slightly posteriorly oriented medially, rather deep and thin, shallowing and thinning backwardly, the last four of which are very faint, delimiting 16 smooth axial rings and a terminal piece ; a median bridge is developed from the seventh ring ; pleural region divided into a pleural field and a border by a deep, broad border furrow shallower at the two first pleural segments ; pleural field composed of 11 segments the last two of which are very faint and bear large, very faint granules ; interpleural furrows sinusoidal, shallow to inconspicuous backwardly, slightly more pronounced at proximal and distal tips ; pleural furrows sinusoidal, slightly deep, thin and gently narrowing and shallowing backwardly, the last two of which are faint ; border flat, widening posteriorly until the seventh segment, bearing very faint granules and some small oblique terrace lines oriented postero-ventrally on outer-half of anterior two-third of lateral border. In lateral view, axis rather straight with a slightly curved posterior half, a posterior end differentiated from border by a break in slope ; axial rings slightly inflated, slightly slopping anteriorly ; pleural segments rather flat, slightly incline anteriorly ; posterior border flat. In posterior view, axis inflated ; pleural field subhorizontal adaxially and slopping distally ; border furrow well defined except for the two first segments ; same slope between distal pleural field and pygidial border.

Comparisons. At present, *Dechenella calxensis* sp. n. is only known from pygidia. *D. calxensis* sp. n. is similar in age to the German subspecies *D. soetenica* Basse, 2002, which differs from *D. calxensis* sp. n. in having more or less 14 axial rings, an axis width most of the time narrower than adjacent pleurae width, lateral furrows less converging posteriorly after the seventh ring, pleurae less compressed laterally and less inflated in posterior view.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

The English and Czech species *D. setosa* Whidborne, 1889 is close to *D. calxensis* sp. n. as shown by the pygidial outline of the 'group B' described by Selwood, 1965. *D. setosa* is distinct from the other species by 18-20 axial rings ; 12 recognizable pleural segments, axial furrows straight or slightly constricted after the seventh ring, and a posterior border widening posteriorly until the ninth pleural segment.

D. calxensis sp. n. resembles *D. wotanica* Basse, 2002 but this species has 17 axial rings which are slightly more posteriorly flexed, an axial width close to the corresponding pleural width, axial posterior tips not well-distinguished from the posterior border. These German species seem to be slightly older.

D. givetensis sp. n. and *D. calxensis* sp. n. share the pleural field organisation with faint interpleural furrows and narrow (sag.) pleural furrows and their pygidial border is broad, straight and distally inclined (Table 3.1). However, they can be differentiated because *D. givetensis* has axial rings oriented anteriorly, a wider (tr.) pleural field than rachis, 12 pleural segments, and the lateral border covered by terrace lines.

Occurrence. Lower Givetian, Hanonet Formation to the early part of Trois Fontaines Formation ; Mont d'Haurs fortifications, Givet, Ardennes, France.

Dechenella ziegleri Struve, 1992
Fig. 3.6d-f ; 3.8a-h, n-p

Studied material. 13 cranidia, 1 hypostome, 7 librigenae and 75 pygidia from the Terres d'Haurs Formation, lower Givetian ; Mont d'Haurs fortifications, Givet, Ardennes, France.

Diagnosis. See Struve, 1992.

Description. Specimens of *Dechenella* with the following characteristics : glabella with a stricture between S1 and S3 ; glabellar maximum length (sag.) longer than maximum width (tr.) ; posterior tip of S1 contact S0 ; facial suture at the most abaxial point on the anterior border ; (β) less displaced distally as the most lateral point of eye (δ) ; preglabellar field present ; cephalon entirely covered with large pits. Pygidium parabolic, rather smooth ; axial anterior border (tr.) shorter than maximal pleural field width (tr.), 15-16 axial rings and large inter-ring furrows ; 13 pleural segments, interpleural furrows absent and large pleural furrows width (sag.) ; short pygidial border, rounded

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Sclerites	Features	*Dechenella givetense*	*Dechenella calxense*	*Dechenella* cf. *ziegleri*
Cranidium	S1	not contact S0 Rather deep		contact S0 Deep
	Fixigenal field	β displaced further laterally than δ		δ displaced further laterally than β
	Anterior portion of intraoccipital lobe	Closed to a transverse line tangent to anteromedian portion of S0		Flexes anteriorly beyond anterior portion of S0
	Prosopron	Fine pits		Large granules
Pygidium	Number of pygidial axial rings Axial rings Interring furrows Lateral furrow s less converging posteriorly after	15+1 Flex very lightly anteromedially Narrow 5th axial ring	16+1 Flex very lightly posteromedially Narrow 6th axial ring	15-16+1 Straight Broad 6th axial ring
	Axial and pleural widths	Pleurae larger	Same width	Pleurae larger
	Number of pygidial pleural segments	12	11	13
	Pleural furrows	Narrow	Narrow	Broad
	Interpleural furrows	Faint	Faint	Absent
	Pleurae in cross section	Flattened	Flattened	Rounded
	Posterior border	Broad Flattened Sloped	Broad Flattened Sloped	Narrow Rounded Horizontal
	Shape	Parabolic	Laterally compressed	Parabolic
	Posterior view	Rounded	Strongly rounded	Rounded
	Pleurae prosopron Border prosopron	Faint large granules Small granules	Faint large granules Very small granules	Rather smooth Rather smooth
	Terrace lines on lateral border	Present on the entire lateral border	Present on the anterior two-third	Sparse and present on the anterior half

TABLE 3.1 – Major features of the three *Dechenella* species from the Mont d'Haurs Section.

in lateral view. Hypostome subrectangular, with maximal width (tr.) across anterior wings ; middle body strongly inflated (tr.), rather flat (sag.) and smooth, separated from posterolateral and posterior border by deep furrows with rather deep maculae ; anterior border well-developed medially, ventrally curved, separated from anterior lobe by an abrupt break in slope that dies out laterally ; subtriangular anterior wings projecting mainly dorsally ; lateral border is of a rather constant and narrow width in dorsal view and angular in lateral view ; posterior border broken ; two discontinuous terrace lines run from middle of anterior wing to the broken part.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Comparisons. One of the most characteristic cranidial features of typical *D. ziegleri* is the roughly cloverleaf-shaped glabella caused by marked lateral incisions. Furthermore, the anterior portions of the fixed cheeks are elevated. In the specimens from the Mont d'Haurs fortifications, the glabella is cloverleaf-shaped(Fig. 3.8n) but not always so well developed in some specimens. Similarly, the elevation of the fixed cheek is present even if it is not as important as in German specimens. In our opinion these differences are not sufficient to elevate the French specimens to a new species or subspecies.

As suggested by Basse, 2002, *Dechenella ziegleri* is an element of his 'group E' : "*Dechenella granulata* and closed morphology taxa". The members of this group share the following features : heavy granules on the exoskeleton, posterior tip of S1 is in contact with S0, δ more displaced distally than β, large (sag.) pleural furrows and narrow pygidial posterior border. Following the cladistic analysis of Lieberman (1994) this group corresponds to the most derived forms of the 'Old World clade'.

Dechenella burmeisteri Richter, 1909 is probably closest to *D. ziegleri*. Their cephala are particularly similar but *D. burmeisteri* has pygidial axial 18-19 rings and 14-15 pleural segments, with an axial width approaching that of the adjacent pleural fields and a larger and flat posterior border.

D. ziegleri is morphologically similar to *D. ebbighauseni* Basse *in* Basse & Müller, 2004 but this latter differs in having deeper glabellar furrows and stronger granulation of the glabella, a rachis composed of 16-17 rings, 11-12 pleural segments, and interpleural furrows present on anteriormost segments.

D. ziegleri is easily distinguished from *D. granulata* Richter, 1912. The latter has a glabella wider (tr.) than longer (sag.), deeper S1 and stronger granules. The pygidium has 11 pleural segments, thinner and straighter pleural and interpleural furrows.

D. ziegleri is rather dissimilar from the other two *Dechenella* species from the Mont d'Haurs fortifications. *D. ziegleri* has no interpleural furrows, large pleural furrows, rounded pleural segments in cross section, rounded and rather narrow pygidial border (see Table 3.1). Its cephalon differs also from *D. givetensis* sp. n. because the posterior tip of S1 is in contact with S0, β further displaced laterally than δ, the occipital ring larger (sag.) and the exoskeleton more granulated.

Occurrence. Middle Givetian ; France, Germany.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Family Scutelluidae Richter & Richter, 1955
Subfamily Scutelluinae Richter & Richter, 1955
Genus *Goldius* de Koninck, 1841

Type species. Original designation ; *Brontes flabellifer* Goldfuss, 1839, Eifelian, Junkerberg Formation, Eifel, Germany.

Diagnosis. see remarks.

Remarks. The genus *Calycoscutellum* Archinal, 1994 has been identified as a junior objective synonym following the rediscovery of the genus *Goldius* by Basse (2007). van Viersen & de Wilde (2010) give a complete history of the name and provide justification for the restoration of the genus *Goldius*. The genus *Goldius* determined by Archinal (1994) remains a problematic concept because several species are intermediate between *Scutellum* Pusch, 1833 and *Goldius* species especially due to the widening of the median rib adaxially (Feist & Talent, 2000; van Viersen & de Wilde, 2010). Basse (1996) and Feist & Talent (2000) have rejected Archinal's concept to place it in subjective synonymy with the genus *Scutellum*. More recently, Jell & Adrain (2003) and Basse in Basse & Müller (2004) recognized the validity of *Goldius* at generic level. Since then, this name seems to have been accepted and used in the literature (van Viersen, 2007a; van Viersen & de Wilde, 2010). However, without having the type material for emendation, it is better to retain Archinal's original diagnosis.

The genus *Goldius* occurs predominantly from the Eifelian to the Givetian. However, Morzadec (1988a) ascribed a pygidium from the lower Frasnian in the Boulonnais to *Goldius*. Nevertheless, he did not intentionally assign his specimen to *Goldius*, since he only designated it *Scutellum* (*Scutellum*) cf. *flabelliferum*. Additionally, van Viersen & Prescher (2007) reported an occurrence in Frasnian carbonate mounds near Frasnes.

Species assigned. G. angusticalix van Viersen & de Wilde, 2010-Eifelian, Belgium ; *G.? archinalae* Basse, 2007- Givetian, Germany ; *G.? beckmanni* (Archinal, 1994)-Givetian, Germany ; *G.? brunopaulusi* (Archinal, 1994)-Givetian, Australia, Germany ; *G. capitellum* (Archinal, 1994)-Givetian, Germany, France ; *G. columnaris* (Archinal, 1994)-Eifelian, Germany ; *G.? dalii* (Basse *in* Basse & Müller, 2004)-Givetian, Germany ; *G. endorfensis* (Basse, 1996)-Eifelian, Germany ; *G. flabellifer* (Goldfuss, 1839)-Eifelian, England, France, Germany ; *G.? foedus* (Maurer, 1885)-Givetian, Germany ; *G. goolaertsi* (van Viersen, 2007a)-Eifelian, Belgium ; *G. grafi* (Basse *in* Basse & Müller, 2004)-Eifelian, Germany ; *G. intermedius* (Goldfuss, 1843)-Eifelian-Givetian, Germany ; *G.?*

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

lovecrafti (Basse *in* Basse and Müller, 2004)-Givetian, Germany ; *G. newberria* (Basse, 1996)-Givetian, Germany ; *G. sagitta* (Archinal, 1994)-Eifelian, Germany ; *G. sudorus* (Holloway, 1996)-Emsian, Australia ; *G.? torleyi* (Archinal, 1994)-Givetian, Germany ; *G. uexheimensis* (Basse *in* Basse & Müller, 2004)-Eifelian, Germany.

Occurrence. Emsian to Frasnian ; Australia and Europe (Belgium, England, France, Germany).

Goldius cf.*capitellum* (Archinal, 1994)
Fig. 3.8u-z

Studied material. 11 pygidia and 1 hypostome from the Hanonet Formation to the early part of the Trois Fontaines Formation, lower Givetian ; Mont d'Haurs fortifications, Givet, Ardennes, France.

Description. Pygidium with maximal width (tr.) slightly exceeding length (sag.). Rather flat, fulcrum positioned at the anterior third of the medial rib. Axis triangular-shaped with width (tr.) longer than length (sag.), defined by rather broad axial furrows, become faint in front of median rib adjacent segments and median rib directly in contact with axis ; slightly vaulted triangular in section posteriorly. Transverse and deep articulating furrow ; thin articulating half-ring positioned lower than the axis in transverse section. Faint longitudinal furrows delimiting antero-lateral lobes from central lobe of the rachis. Pleural ribs are slightly convex in cross section, narrowing (tr.) progressively proximally, separated by broad and deep furrows widening posteriorly ; median rib wider than other ribs, less wide anteriorly with a slight widening close to the axis and wider posteriorly about twice anterior width ; lacking median furrow ; first anterior rib is widest except for the median rib, with mostly a transverse orientation. Pleural ribs and furrows disappear before reaching the pygidial margin ; gradual slope between gently inclined distal pleural field and flat pygidial border with no border furrow. Pygidium completely covered with fine tubercles except on the pygidial border. Dense and very short ridges are visible on the pygidial border in front of the anteriormost pleural rib.

Hypostome with a large, strongly inflated middle body, separated from posterolateral and posterior borders by deep furrows, divided into anterior and posterior lobes by a large middle furrow, smooth, straight, long and narrow maculae ; middle body and posterior border entirely covered with numerous transverse terrace lines ; posterior border rather thin and moderately inflated and rounded.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Comparisons. The type species *Goldius flabelliferum* (Goldfuss, 1839) from the middle Eifelian of the Eifel in Germany, shares several features with *G.* cf. *capitellum* such as the semicircular pygidial outline with the maximal width (tr.) slightly longer than length (sag.), the rib width (tr.) close the adjacent furrow width (tr.), the rachis organisation and fine tubercles covering pygidium excepted the pygidial border. Nevertheless, *Goldius flabelliferum* is distinguished from *G.* cf. *capitellum* in having a pygidial medial rib that disappears proximally before contact with the rachis, a smaller part of the anteriormost rib with transverse orientation, i.e. a more proximal curve, wider (tr.) interpleural furrows and a narrower pygidial border.

G. goolaertsi (van Viersen, 2007a) from the uppermost Eifelian of the Ardenne Massif, differs from *G.* cf. *capitellum* in having a proximally thinner (tr.) median rib and generally straighter pleural ribs, but also by wider (tr.) interpleural furrows. However, the Givet population of *G.* cf. *capitellum* does not indicate denser tuberculation.

Occurrence. Lower Givetian ; France, Germany.

Family Phacopidae Hawle & Corda, 1847
Subfamily Phacopinae Hawle & Corda, 1847
Genus *Nyterops* Struve, 1972

Type species. Original designation ; *Phacops (Phacops) nyter* Struve, 1970, Givetian, Cürten Formation, Eifel, Germany.

Diagnosis (after Basse, 2006). Glabella moderately strongly vaulted (tr.), bearing distinct tubercles very close to fairly spaced, always as rounded vesicular, highly convex to moderately flat. Frontal part of glabella with coarse, independent tubercles or with transversely expanded tubercles grouped into ridge-like structures. Preoccipital lobe well-delimited medially. Visual surface with 15 dorsoventral files of lenses with maximally 4-6 lenses per file. Palpebral area of fixigena very narrow (tr.), climbing steeply to the front. Palpebral lobe quite broad. Eye socle significant to very significant. Subocular pad present. Subocular area independent, little convex, rarely granulose. Lateral border flattened or slightly convex. Vincular furrow medially continuous or shortened (sag., exsag.) and flattened. Pygidium with number of axial rings relatively low.

Remarks. In the Ardenne Massif, the phacopid fauna is dominated by *Nyterops* Struve, 1972 during the upper Eifelian and lower Givetian (Crônier & van Viersen, 2007; van Viersen, 2007a).

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Other important phacopid taxa in the Ardenne include *Geesops* Struve, 1972 and *Pedinopariops* Struve, 1972 during the lower Eifelian and the middle Eifelian (Crônier & van Viersen, 2008; van Viersen, 2006a, 2007a). Regarding *Phacops*, only *Phacops* cf. *imitator* Struve, 1970 (middle Eifelian) and *Phacops sartenaeri* Struve, 1985 (upper Eifelian) are currently known from the Ardenne with certainty (van Viersen, 2007a).

Species assigned. N. nyter Struve, 1970-lower Givetian, Germany ; *N. yetieifliensis* Basse, 2006-upper Eifelian, Germany ; *N. hollandi* van Viersen, 2007a-uppermost Eifelian, Belgium ; *N. skalensis* (Kielan, 1954)-Givetian, Poland.

Occurrence. Eifelian to Givetian ; Europe (France, Belgium, Germany, Poland).

Nyterops cf. *hollandi* van Viersen, 2007a
Fig. 3.8q-t

Studied material. Eight cephala from upper part of Hanonet Formation, lower Givetian ; Mont d'Haurs fortifications, Givet, Ardennes, France.

Description. Cephalon wide (tr.) with weakly sloped genal fields and genal corners protruding far abaxially. Glabella anteriorly overhanging, strongly vaulted (tr.), bearing evenly spaced, coarse tubercles, with possibly expanded tubercles anterolaterally and its highest point about equal to highest point of occipital ring in lateral view. Eyes near lateral border furrows in dorsal view. Visual surface comprising fifteen dorsoventral files of lenses with maximally four lenses per file ; lenses usually protruding above sclera. Reniform palpebral lobe bearing tubercles. Palpebral area inflated and bearing tubercles. Subocular area smooth and moderately wide. Anterior border furrow fine and weakly impressed anterolaterally ; lateral border furrow evanescent ; posterior border furrow moderately wide well-impressed until posterolateral margin ; axial furrows moderately wide well-impressed posteriorly and diverging at around 60°. Lateral border with small and deep pits disappearing posteriorly and with a marginulation bearing fine terrace ridges disappearing near genal angle. Abaxial half of posterior border bearing coarse, slightly acuminate tubercles with closely spaced smaller ones in front of them. Preoccipital ring with possibly few large tubercles. Cephalic doublure bearing fine terrace ridges. Vincular furrow distally more firmly impressed than medially.

Comparisons. The specimens from the Mont d'Haurs section are similar to those from Resteigne (see van Viersen, 2007a). They have a wide (tr.) cephalon with weakly sloped genal fields, a visual surface comprising fifteen dorsoventral files of lenses with

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

maximally four lenses per file, abaxial half of posterior border bearing a row of coarse, slightly acuminate tubercles with closely spaced smaller ones in front of them, cephalic doublure bearing fine terrace ridges (Fig. 3.8r). Unfortunately, the partially exfoliated exoskeletons do not show the occipital ring and the sculpture of glabella that is anteriorly overhanging and strongly vaulted (tr.).

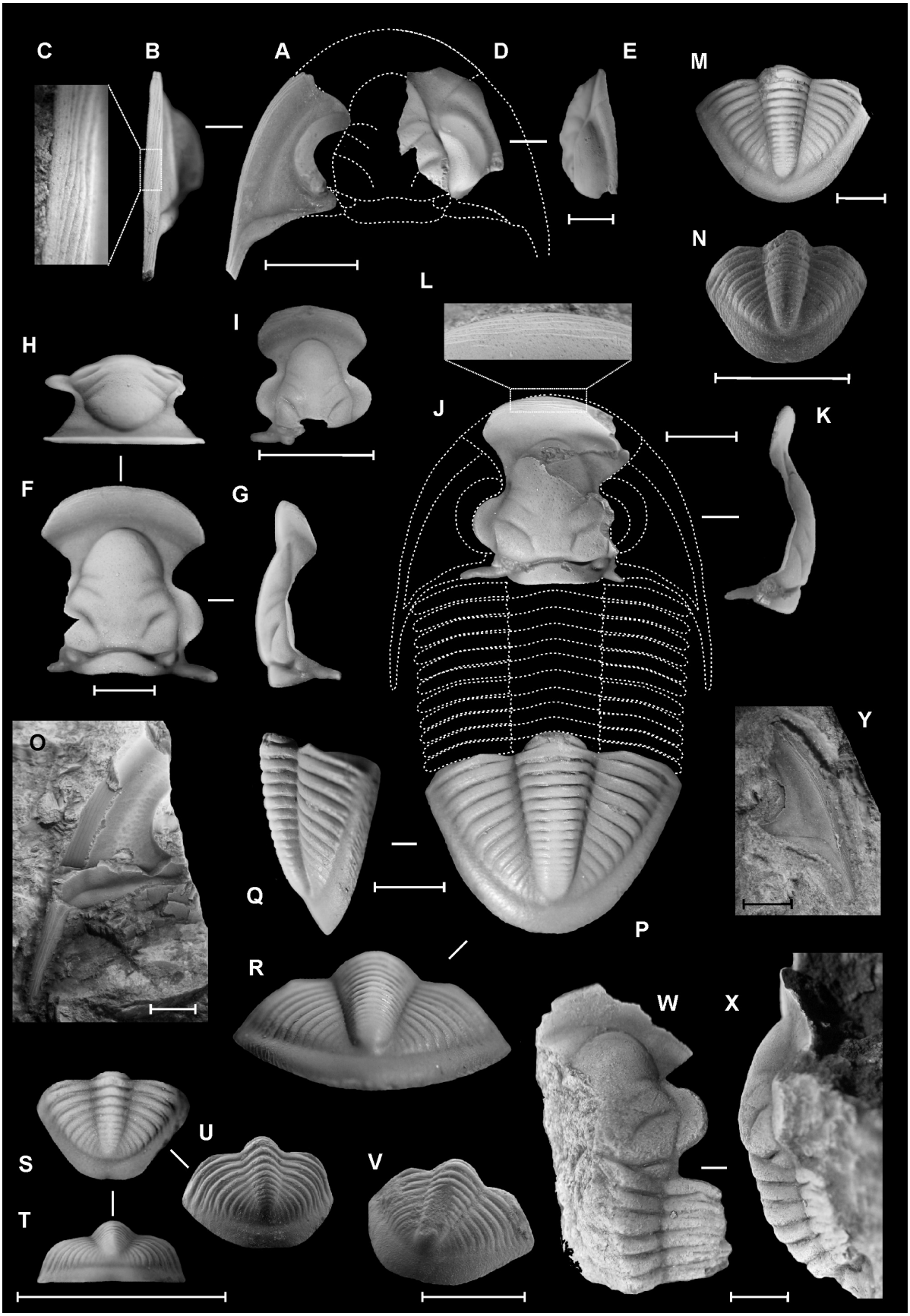
In *Nyterops hollandi* from Belgium, the glabella bears a "ridge complex" of transversely expanded tubercles anteriorly. This feature also characterizes *Nyterops nyter* from the lower Givetian of the Eifel. Nevertheless the maximum number of lenses per dorsoventral file varies from five to six in *Nyterops nyter*. Conversely, *Nyterops yetieifliensis* Basse, 2006 from the upper Eifelian of the Eifel bears independent tubercles on the frontal part of the glabella, and the genal fields are exceedingly rich in coarse tubercles.

Occurrence. Hanonet Formation, uppermost Eifelian to lowermost Givetian ; France, Belgium.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011



© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

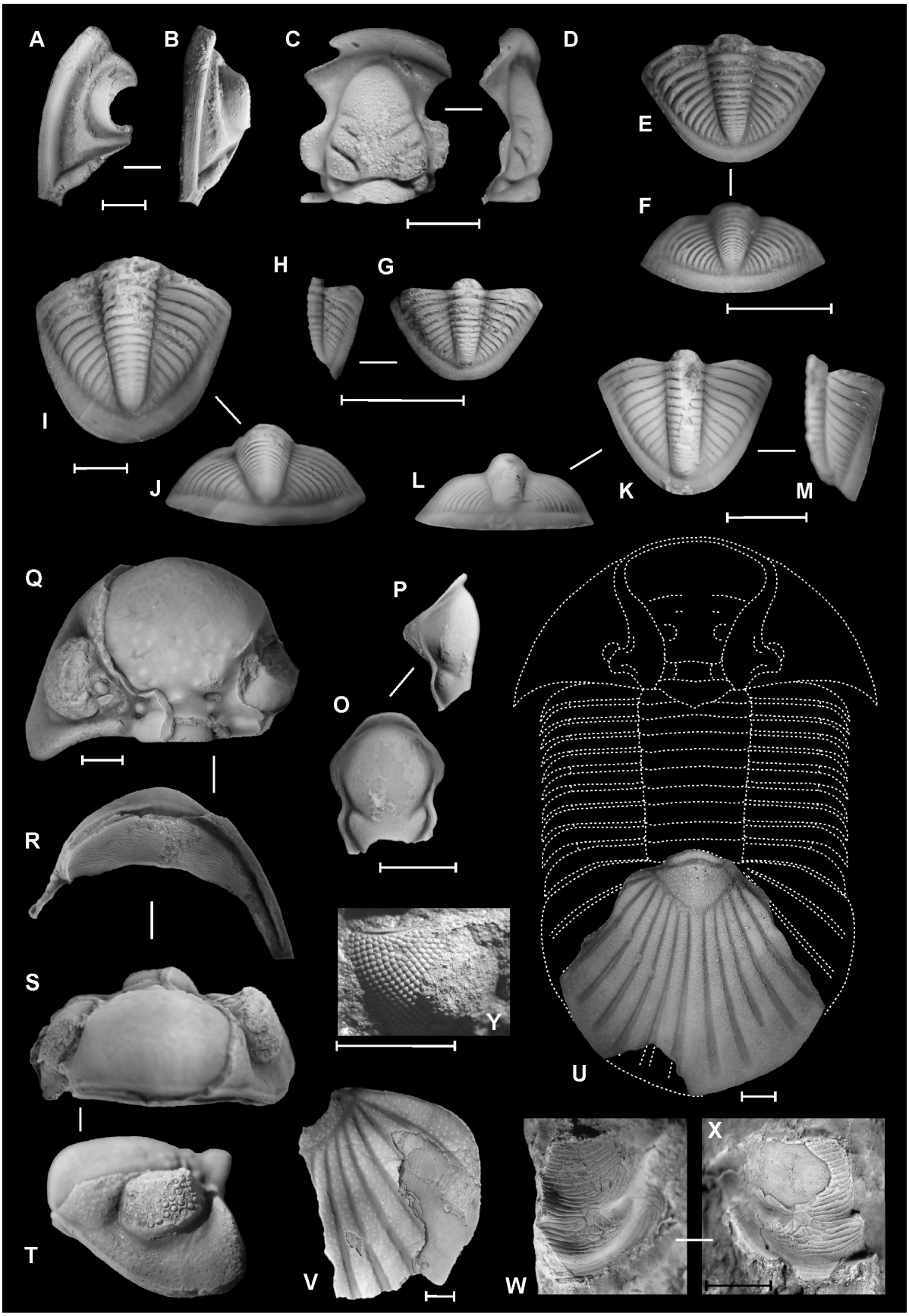
Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

FIGURE 3.7 – Proetidae from the Givetian of the Mont d'Haurs fortifications, French Ardenne Massif. Specimens have been whitened prior to photography, except for three views (o, v, w) based on Scanning Electron Microscopy. Scale : 2.5mm. (a-d) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : librigena, n°Bed148-34, respectively in dorsal, laterals and detail views. (e-f) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : fragment comprising eye, n°Bed150-22, respectively in dorsal and lateral views. (g-i) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : holotype, cranidium, n°Bed146-32, respectively in dorsal, lateral and frontal views. (j) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : cranidium, n°Bed148-49, in dorsal view. (k-m) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : cranidium, n°Bed150-43, respectively in dorsal, lateral and detail views. (n) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : pygidium, n°Bed146-31, in dorsal view. (o) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : pygidium, n°Bed150-19, in dorsal view. (p) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : librigena partially exfoliated with its genal spine, n°Bed148-63, in dorsal view.(q-s) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : pygidium, n°Bed150-42, respectively in dorsal, lateral and frontal views. (t-v) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : pygidium, n°Bed150-37, respectively in dorsal, frontal and postero-lateral views. (w) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : pygidium, n°Bed150-32, in postero-lateral view. (x-y) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : fragmented cranidiothorax, n°Bed146-37, respectively in dorsal and lateral views. (z) *Dechenella givetensis* sp. n., Hanonet Formation : librigena partially fragmented with its genal spine, n°Bed150-39, in dorsal view.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011



© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

FIGURE 3.8 – Proetidae (a-p), Phacopidae (q-t), and Scutellidae (u-z) from the Givetian of the Mont d'Haurs fortifications, French Ardenne Massif. Specimens have been whitened prior to photography. Scale : 2.5mm. (a-b) *Dechenella ziegleri* Struve, 1992, Terres d'Haurs Formation : librigena, n°Bed556-54, respectively in dorsal and lateral views. (c-d) *Dechenella ziegleri* Struve, 1992, Terres d'Haurs Formation : cranidium, n°Bed513-25, in dorsal view ; (e-f) *Dechenella ziegleri* Struve, 1992, Terres d'Haurs Formation : pygidium, n°Bed556-14, respectively in dorsal and frontal views ; (g-h) *Dechenella ziegleri* Struve, 1992, Terres d'Haurs Formation : pygidium, n°Bed535-5, respectively in dorsal and lateral views ; (i-j) *Dechenella calxensis* sp. n., holotype, Hanonet Formation : pygidium, n°Bed146-10, respectively in dorsal and frontal views ; (k-m) *Dechenella calxensis* sp. n., Trois Fontaines Formation : pygidium, n°Bed236b-8, respectively in dorsal, frontal and lateral views ; (n) *Dechenella ziegleri* Struve, 1992, Terres d'Haurs Formation : partial cephalon, n°Bed581-1, in dorsal view ; (o-p) *Dechenella ziegleri* Struve, 1992, Terres d'Haurs Formation : hypostome, n°Bed556-33, respectively in dorsal and lateral views. (q-t) *Nyterops* cf. *hollandi* van Viersen, 2007a, Hanonet Formation : cephalon, n°Bed148-64, respectively in dorsal, ventral, frontal and lateral views. (u) *Goldius* cf. *capitellum* (Archinal, 1994), Hanonet Formation : pygidium, n°Bed146-1, in dorsal view ; (v) *Goldius* cf. *capitellum* (Archinal, 1994), Trois Fontaines Formation : pygidium, latex cast, n°Bed237-1, in dorsal view ; (w) *Goldius* cf. *capitellum* (Archinal, 1994), Hanonet Formation : fragmented pygidium, n°Bed148-20, in dorsal view ; (x-y) *Goldius* cf. *capitellum* (Archinal, 1994), Hanonet Formation : hypostome, n°Bed146-E300-39, respectively in counterpart and dorsal views ; (z) *Goldius* cf. *capitellum* (Archinal, 1994), Hanonet Formation : isolated eye, latex cast, n°Bed150-6, in dorsal view.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

4. Ontogeny in *Dechenella*

Various growth stages enable an assessment of the morphogenesis of the different species of *Dechenella*.

4.1 Measurements

In order to describe the growth pattern of dechenellines from the Mont d'Haurs fortifications by a numerical model, the dimensions, especially the width as a function of length of 50 cranidia and 137 pygidia in dorsal view, were obtained using an optical image analyser (tpsDig2 ; Rohlf, 2006).

Bivariate plots of cranidia and pygidia show linear and significant, constant relative cephalic and pygidial proportions ($y = ax + b; p < 0.001^{***}$) for each species regardless of the ontogenetic stage (Fig. 3.9a-b).

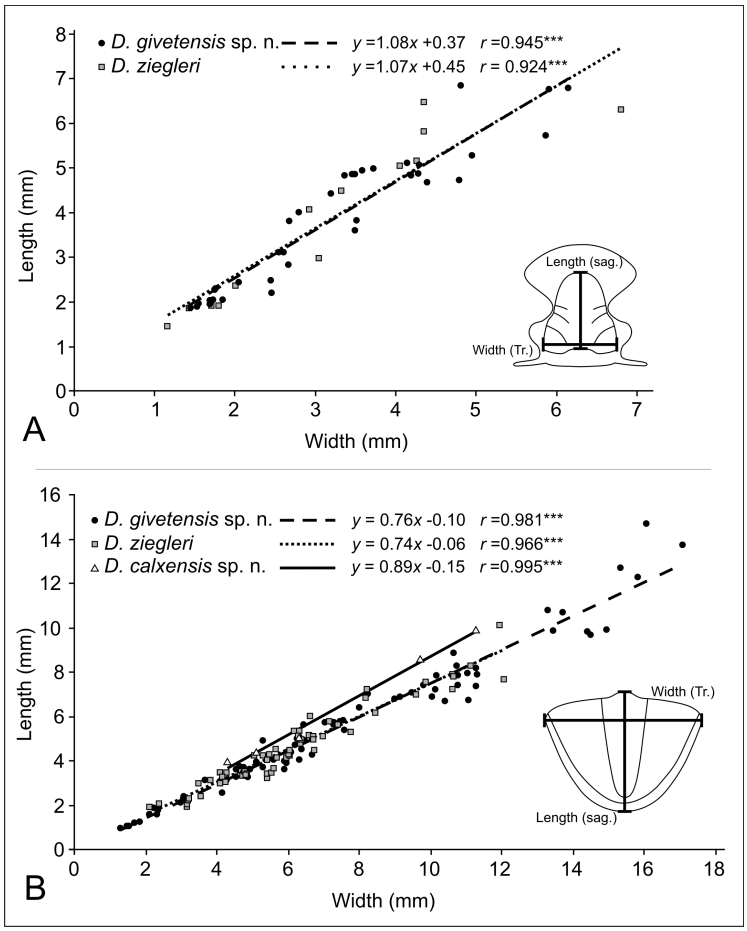


FIGURE 3.9 – Scatter plot of width versus length for cranidia (A) and pygidia (B) of *Dechenella givetensis* sp. n., *D. ziegleri* Struve, 1992 and *D. calxensis* sp. n.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Additionally, in comparing two independent samples, an F-test provides a measure of the probability that they have the same variance or regression model (Sneath & Sokal, 1973; Lomax, 2007). The F-distribution can be found in the literature (Brandt, 1983). In our samples, no significant differences between the ontogenetic trajectories of *Dechenella givetensis* sp. n. and *D. ziegleri*, respectively for cephala and for pygidia, were detected by an F-test on the slopes (cranidia : $p = 0.77$NS ; pygidia : $p = 0.84$NS). However, for pygidia, a Newman-Keuls procedure (Newman, 1939; Keuls, 1952) was used for testing all pairwise comparisons among size means after an F-test. This *post hoc* test suggests a significant difference in size means ($p < 0.01^{**}$) between the two samples : *D. ziegleri* and *D. givetensis* sp. n. vs. *D. calxensis* sp. n.).

4.2 Morphogenesis remarks

As in many proetids such as *Cyrtosymbole*, *Tropidocoryphe*, *Liobolina* (Feist & Lerosey-Aubril, 2005) and *Drevermannia* (Lerosey-Aubril, 2006) the postero-medial notch on the pygidial border of *D. givetensis* sp. n. (Fig. 4.2.1t) is gradually reduced during ontogeny until it disappears (Fig. 4.2.1q). This notch occurs in several other dechenelline species (Ormiston, 1967), and is probably also present in *Dechenella ziegleri* and *D. calxensis* sp. n. This assumption would have to be verified using smaller individuals.

5. *Dechenella* and *Nyterops* association

At the Ardenne scale, a radical transgressive regime (Ziegler, 1982; Bultynck et al., 1991) led to more diversified trilobites during the Middle Devonian. Middle Eifelian limestones yield a rich trilobite fauna, including a number of species known also from the German Eifel (Struve, 1982; Basse, 1996, 1997, 1998b; Magrean & van Viersen, 2005; van Viersen, 2007b). Eifelian-Givetian transitional sequences are comparatively well-exposed in some places, especially in the Rochefort area (Crônier & van Viersen, 2007) or the Givet area (this note).

Until recently, trilobites from the Givetian were mostly poorly documented. *Goldius*, *Dechenella*, *Gerastos* (Proetinae, Proetidae) and *Nyterops* had been identified, and notably *Dechenella*, *Gerastos* and *Nyterops* in the Rochefort biota during the early Givetian (Crônier & van Viersen, 2007) ; and now *Goldius*, *Dechenella* and *Nyterops* in the Mont d'Haurs biota during the early Givetian (this paper).

The facies development is characterised by prevailing carbonate sedimentation including the *Dechenella*/*Nyterops*-dominated biota known from disarticulated and frag-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

mented exoskeletons. The *Dechenella* and *Nyterops* Association characterises the upper Eifelian-lower Givetian in the Ardenne Massif. *Dechenellinae* appear to be slightly more common in the upper Eifelian in the Ardenne than in coeval strata in the adjacent German Eifel (Basse, 2002). The term 'association' is used here for assemblages of trilobites with similar taxonomic composition (Brenchley & Harper, 1998; Thomas & Lane, 1999).

At global scale, the general decline in trilobites was strongly accelerated by the late Eifelian Kacák and middle Givetian Taghanic events and marked by stepwise diversity falls (Chlupac, 1994).

6. Acknowledgements

The authors thank Mr Rigo, O.N.F., the 'Prefecture des Ardennes' and the team from the 'Faculté Libre des Sciences et Technologies' of Lille who facilitated access to the Mont d'Haurs fortifications. This work benefitted from the helpful criticisms and constructive suggestions made by A. van Viersen (Netherlands) and M. Basse (Germany). This is a contribution of FRE 3298 Géosystèmes.

3.2.2 Evolutionary modifications of ontogeny of three *Dechenella* species (Proetidae), from the Middle Devonian of the Ardenne Massif (France).

by
Arnaud Bignon and Catherine Crônier
submitted in *Journal of Paleontology* (minor corrections)

Abstract

Numerous exuviae of three *Dechenella* species (*D. givetensis* Bignon & Crônier, 2011, *D. ziegleri* Struve, 1992 and *D. calxensis* Bignon & Crônier, 2011) from the Middle Devonian (Givetian) of NE France (Ardenne Massif) provide the opportunity (1) to identify the evolutionary modifications of ontogeny of the three *Dechenella* species and (2) to elaborate a conceptual framework of developmental shape changes. Firstly we used biometric and morphometric approaches to characterise shape modifications. Then we computed ontogenetic trajectories by multivariate regression of geometric shape variables on centroid size in order to compare them. Finally, we compared rates of development relative to size and angles between the trajectories. These analyses demonstrate a significant difference in the cranidial developmental trajectories of *D. givetensis* and *D. ziegleri* in-

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

dicating an allometric repatterning. However, pygidia of these species share the same allometric pattern with a distinct developmental rate suggesting that heterochrony could be a partial explanation for the body shape evolution. Pygidial ontogeny of *D. calxensis* corresponds to an allometric repatterning with respect to the two other species. This work illustrates the complexity of evolutionary modifications of ontogeny constituting an important process in morphological novelties.

1. Introduction

Developmental modifications are a major causal factor in morphological disparity. During the last few decades, developmental modifications have been mostly investigated under the heterochrony notion (Gould, 1977; Alberch et al., 1979; McNamara, 1986). Nevertheless, evolutionary changes of ontogeny are not limited to developmental rate or timing modifications corresponding to heterochronies (e.g. Alberch, 1985; Gould, 2000). Various attempts to revolve this confusion have complicated the situation by an excess in the terminology of developmental reprogramming (e.g. Klingenberg, 1998; McKinney, 1999). To clarify the problem, Webster & Zelditch (2005) proposed only six modes of evolutionary changes of ontogeny and gave methodological procedures using geometric morphometrics to identify them. The development of these multivariate shape analyses has allowed a better quantification of the modifications occurring during ontogeny (e.g. Webster et al., 2001; McNamara, 2002; Hunda & Hughes, 2007; Gerber et al., 2007).

In the present paper, the developmental modifications of three Givetian species belonging to the genus *Dechenella* Kayser, 1880 (Proetida) were examined : *D. givetensis* Bignon & Crônier, 2011, *D. ziegleri* Struve, 1992 and *D. calxensis* Bignon & Crônier, 2011. The studied material comes from the Mont d'Haurs section, in Givet, northeast France. *Dechenella* is amongst the most diversified genus of the Middle Devonian with over 50 species reported so far. This important biodiversity makes the systematic of the group problematic. Ontogeny can provide information to better understand this systematic. Descriptions of ontogenetic development were obtained for other Devonian proetids subfamillies by Chatterton (1971); Lerosey-Aubril & Feist (2005, 2006); Feist & Lerosey-Aubril (2005) and Lerosey-Aubril (2006). Unfortunately, the development of *Dechenella* is still sporadically described (Selwood, 1965; Chlupac, 1992; Chatterton et al., 1999).

Trilobites bear on their exoskeleton an important number of biological structures suitable for geometric morphometric analyses based on landmarks. Such studies were successfully performed on the trilobites to describe ontogenetic shape changes and to

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

discriminate taxa (e.g. Hughes & Chapman, 1995; Webster et al., 2001; Kim et al., 2002; Crônier et al., 1998, 2004, 2005; Webster & Zelditch, 2005; Hunda & Hughes, 2007; Webster, 2007; Delabroye & Crônier, 2008).

Thereby, a landmark-based analysis was applied on the cranidial and pygidial features of three *Dechenella* species in order (1) to discriminate quantitatively species, (2) to identify patterns of shape and size modification during the ontogeny and (3) to determine the modes of evolutionary changes of ontogeny.

2. Methods

Biometric analysis : dimensions and size distribution. We performed a hierarchical classification based on width and length linear dimensions on each species in order to establish size classes and to assign each specimen to a particular ontogenetic phase. Without biological evidence to differentiate ontogenetic instars, we considered the most inclusive groups defined by the cluster analyses : three for the cranidia and four for the pygidia (Fig. 3.10). Because of the few pygidia of *Dechenella calxensis* available for this analysis, only two size classes were determined to approach as well as possible the mean centroid size of the ontogenetic phases of the two other species. Univariate Analyses of Variance (ANOVAs) indicated a significant size differentiation among these ontogenetic phases (Table 3.2). In this paper, the term "ontogenetic phase" is favoured to "ontogenetic stage", because there is no biological argument to support these ontogenetic differentiations.

Geometric morphometrics. In order to complete the biometric study, geometric morphometric method were performed on a set of landmarks defined from morphological points (Bookstein, 1991). The procedure allows comparing morphological patterns where every specimens have the same set of homologous landmarks. This method permits to study shape variation and its covariation with size (Bookstein, 1991).

The landmarks on cranidia and pygidia were obtained by the optic image analyser tpsDig2 (Rohlf, 2006). The x- and y-coordinates of respectively eight and five landmarks were automatically extracted on 17 cranidia and 42 pygidia. Only 2-D projections of the dorsal views have been considered here (Fig. 3.11).

In order to estimate the landmark measurements error, five replicas were performed respectively on the same cranidium and pygidium. ANOVAs applied on each coordinate of landmarks indicate no significant morphological differentiation among replicas

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

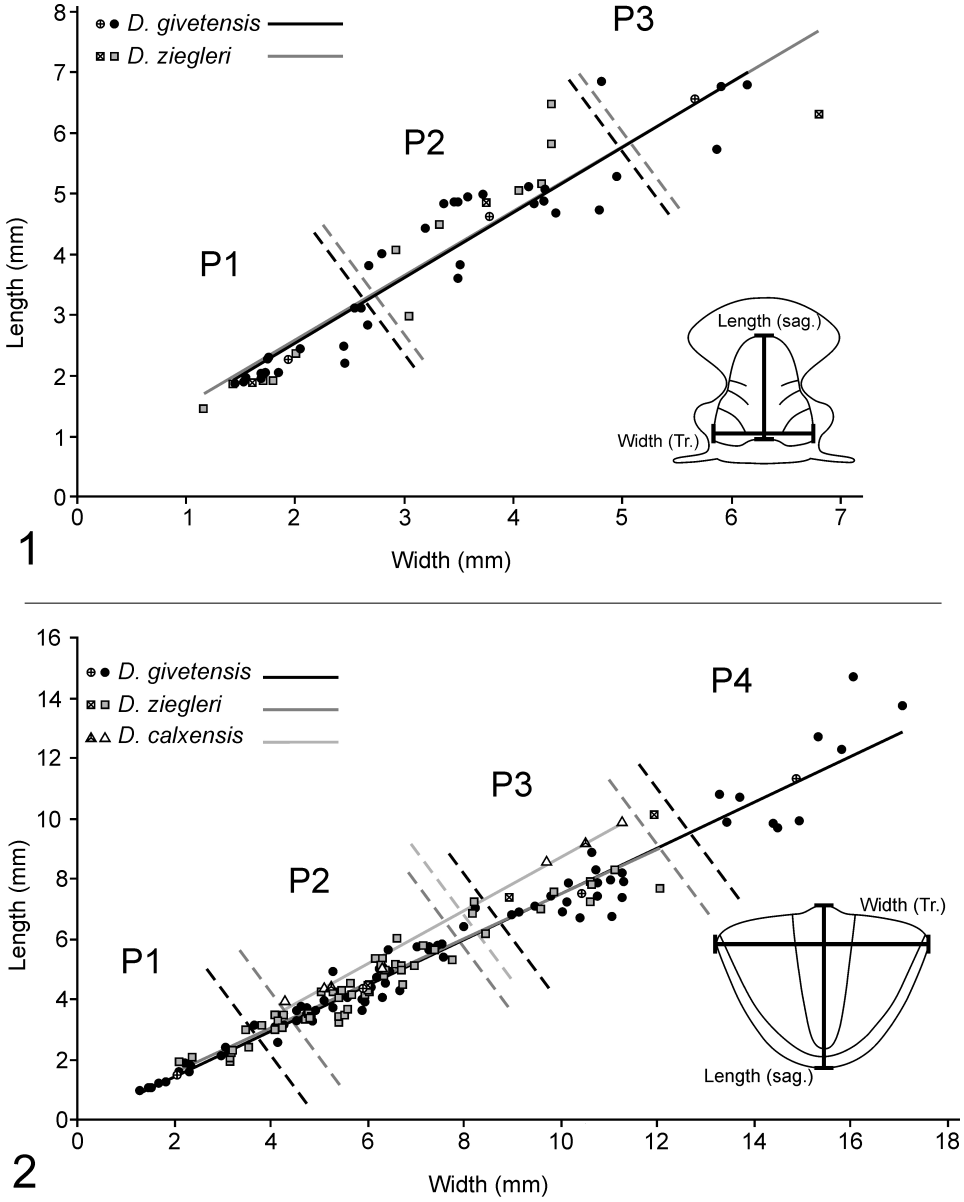


FIGURE 3.10 – Scatter plot of width *versus* length for (1) cranidia and (2) pygidia of *Dechenella givetensis* Bignon & Crônier, 2011, *D. ziegleri* Struve, 1992 and *D. calxensis* Bignon & Crônier, 2011. Cross represents the mean specimen for each ontogenetic phase. Three size groups labelled from *P1* to *P3* are proposed for cranidia and four labelled *P1* to *P4* for pygidia according to a hierarchical classification based on width and length linear dimension on each species (modified from Bignon & Crônier, 2011).

($P > 0.05$, NS).

Some individuals are slightly deformed tectonically by a lone orientation of stretching. Flattening does not seem to occur. We used a retrodeformation method to integrate these deformed specimens in the morphometrical analysis. This method developed by Motani (1997) and posteriorly adapted for trilobites by Crônier et al. (2005) consists to have

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

		df	SC	MC	*F*	*P*
D. givetensis	Cephalic length (sag.)	2	78.5437	39.2719	175.7	<0.0001***
	Cephalic width (tr.)	2	55.4716	27.7358	88.89	<0.0001***
D. ziegleri	Cephalic length (sag.)	1	25.5645	25.5645	30.6	<0.001***
	Cephalic width (tr.)	1	13.3073	13.3073	46.87	<0.0001***
D. givetensis	Pygidial length (sag.)	3	652.6	217.533	196.9	<0.0001***
	Pygidial width (tr.)	3	1138.546	379.512	353.5	<0.0001***
D. ziegleri	Pygidial length (sag.)	2	129.374	64.6871	126.1	<0.0001***
	Pygidial width (tr.)	2	242.123	121.4563	156.8	<0.0001***
D. soetenica	Pygidial length (sag.)	1	27.4563	27.4563	58.27	<0.01**
	Pygidial width (tr.)	1	33.075	33.075	29.91	<0.05*
Cephalic shape (RW1)		3	0.0107	0.0036	7.014	<0.01**
Cephalic shape (RW2)		3	0.0050	0.0017	2.824	NS
Pygidial shape (RW1)		6	0.4889	0.0081	16.81	<0.0001***
Pygidial shape (RW2)		6	0.0033	0.0006	1.676	NS

TABLE 3.2 – - Statistical results of ANOVAs testing the differences among ontogenetic phases on the width and length of 39 cephala and 137 cranidia, and the first two significant axes of the relative warp analysis of 17 cephala and 42 pygidia.

the transversal and sagittal directions orthogonal as they were before the deformation. The X-axis is defined as the transversal direction and the Y-axis as the sagittal one (Fig. 3.11). Firstly, a rotation adjusts the transversal direction of the specimens with the X-axis. Then a displacement gradient matrix makes the sagittal direction perpendicular to the transversal one. For further details see Crônier et al. (2005).

Superimposition methods eliminate size variations of the landmarks configurations by overlaying them from the same scale unit according to some optimisation criteria. Generalized Procrustes Analysis (GPA or Generalized Least Squares, GLS) superimposes landmark configurations using least-squares method for translation and rotation procedure. Firstly, configurations are rescaled to a same unit size and the centroid (squared root of the mean squared distance between the centroid and each landmarks ; Bookstein, 1991) of each specimen is translated to the same origin in order to superpose them. Finally, configurations are rotated to minimize the squared differences between corresponding landmarks (Rohlf & Slice, 1990). The GLS superimposition was computed by the *tpsSuper* software v. 1.14 (Rohlf, 2004).

Relative Warp Analyse (RWA ; Rohlf, 1993) was performed to visualise the shape variation of ontogenetic phases for the cranidia (Fig. 3.12) and for the pygidia (Fig. 3.13). This principal component analysis of the partial warp scores describes localised departures from the average configuration (Bookstein, 1991; Rohlf, 1993). The RWA defines

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

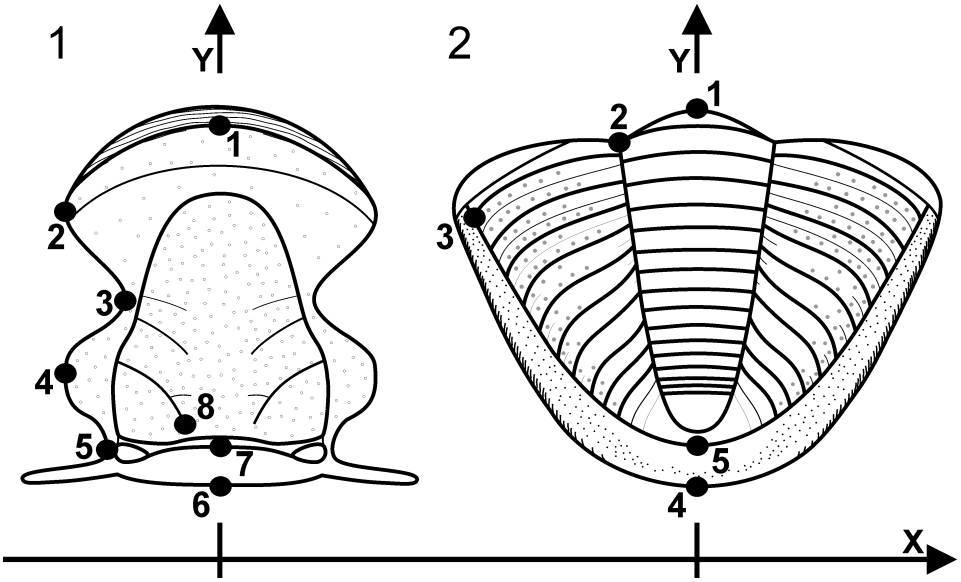


FIGURE 3.11 – Landmarks selected for morphometric analyses of the ontogeny of three *Dechenella* species. Landmarks are captured on dorsal view and defined as follows : (1), Cranidium. 1, anteriormost point of cephalon on sagittal axis ; 2, lateral extreme point of anterior section of facial suture (β) ; 3, flexure point between anterior section of facial suture and anterior margin of palpebral lobe (γ) ; 4, lateral extreme point of palpebral lobe (δ) ; 5, flexure point between posterior margin of palpebral lobe and posterior section of facial suture (η) ; 6, posterior midpoint of occipital ring ; 7, posterior midpoint of glabella ; 8, proximal tip of S1 ; (2), Pygidium. 1, rachis anterior midpoint ; 2, anterior extremity of axial furrow ; 3, intersection of border furrow with first pleural furrow ; 4, posterior midpoint of posterior border ; 5, rachis posterior midpoint.

new principal independent axes (Relative Warp, RW) according to a decreasing of the variance in the explanation of the shape variability. Significant RWs characterize a morphospace into which it is possible to locate each ontogenetic phase according to its coordinates on these RWs. ANOVAs applied on the matrix of scores on the RWs indicated a significant morphological differentiation among ontogenetic phases according to RW1 (Table 3.2). RWA is computed by the *tpsRelw* program (Rohlf, 2007).

The interpretation of morphological differences for cephala and pygidia is indicated by the vectors attached to each landmark, showing the direction of maximum variance. Vectors were calculated using the sliding baseline registration superimposition method. These procedures were firstly performed between consensus of each species in order to characterise quantitatively their shape ; secondly, between consensus of two successive ontogenetic phase (phases *1-2*, phases *2-3*, phases *3-4*) to provide a visualisation of the shape changes and amplitudes of each species (Figs. 3.14 - 3.15).

The partial Procrustes distance (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004; Webster,

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

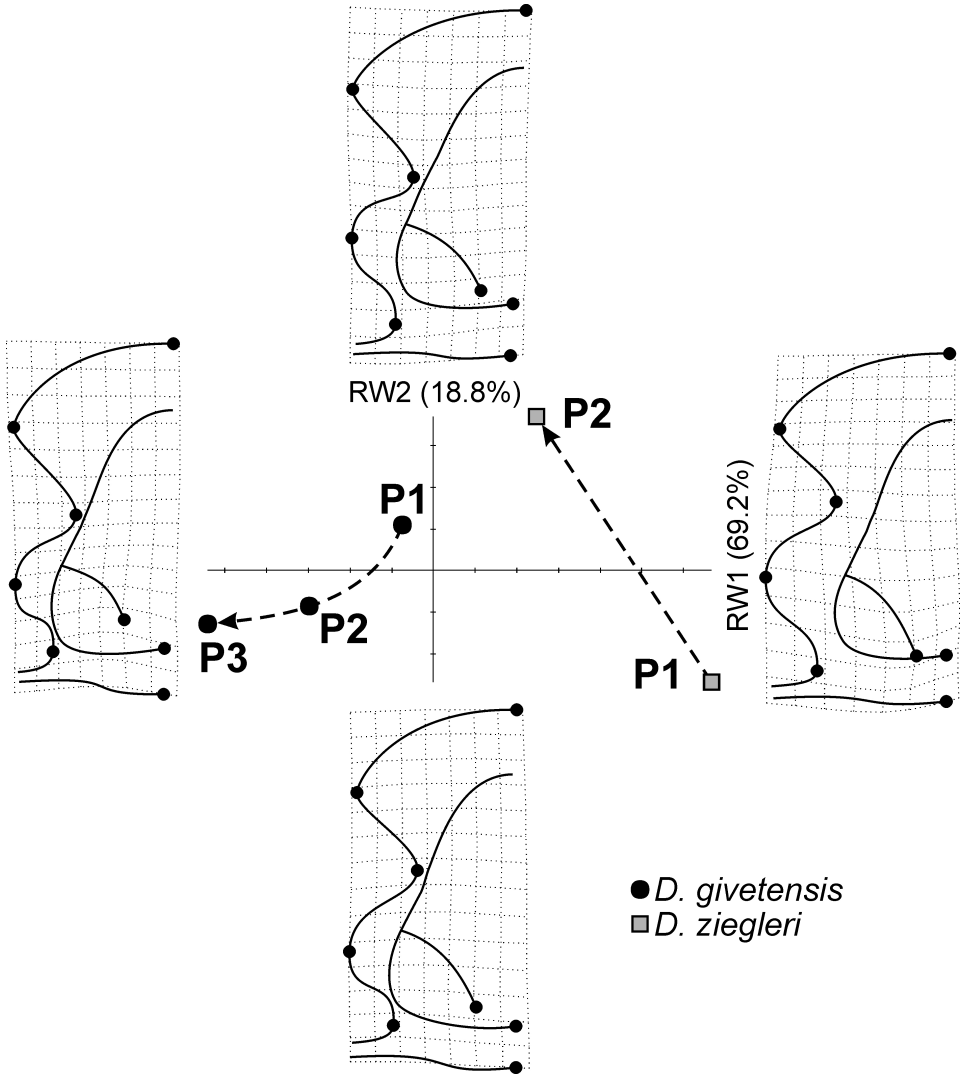


FIGURE 3.12 – Location of the mean ontogenetic phases, labelled from *P1* to *P3*, of *Dechenella givetensis* Bignon & Crônier, 2011 (circle) and *D. ziegleri* Struve, 1992 (square) in the morphospace defined by the first two relative warp RW1 and RW2 representing respectively 69.2% and 18.8% of the total variance. Thin-plate spline deformation grids depicting patterns of shape changes on each extremity axes.

2007; Delabroye & Crônier, 2008) was plotted versus the log centroid size (Fig. 3.16) in order to visualise the amount of shape differences during the ontogenetic development. The shape reference corresponds to the consensus of the first ontogenetic phase of *Dechenella givetensis* for the cranidia and pygidia. The partial Procrustes distance was computed by Regress6N software in the Integrated Morphometrics Programs (IMP) package, compiled by H.D. Sheets and freely available electronically at http ://www.canisius.edu/sheets/morphsoft.html.

The angles between ontogenetic vectors were calculated in order to compare the

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

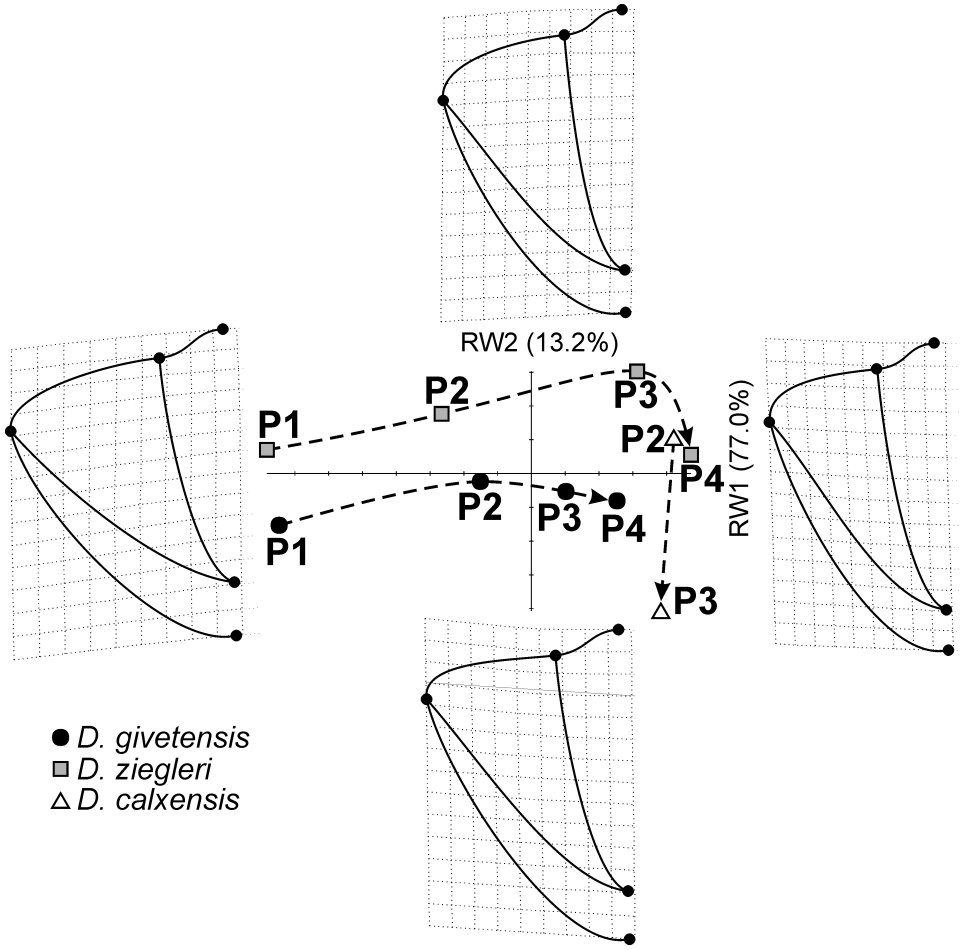


FIGURE 3.13 – Location of the mean ontogenetic phases, labelled from *P1* to *P4*, of *Dechenella givetensis* Bignon & Crônier, 2011 (circle), *D. ziegleri* Struve, 1992 (square) and *D. calxensis* Bignon & Crônier, 2011 (triangle) in the morphospace defined by the first two relative warp RW1 and RW2 representing respectively 77.0% and 13.2% of the total variance. Thin-plate spline deformation grids depicting patterns of shape changes on each extremity axes.

cranidial and the pygidial growth patterns of the different species. Ontogenetic vectors summarise the magnitude and the orientation of shape modifications during ontogeny. These ontogenetic vectors are composed of the regression coefficients obtained by the regression of each component of shape change (landmark vectors) computed by the TPS analysis on log centroid size. If the angle of growth vector variation within each compared species excesses the angle of the variation between these species, so the ontogenetic patterns would be similar. Conversely, a most important value of the between species variation angle corresponds to two different ontogenetic patterns (Webster et al., 2001; Zelditch et al., 2003a; Hunda & Hughes, 2007). Within-species variance was calculated by 400 bootstrap sets for each species at 95% confidence limits. The angle of the variation between ontogenies of the two species is significant if it exceeds the bootstrapped within-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

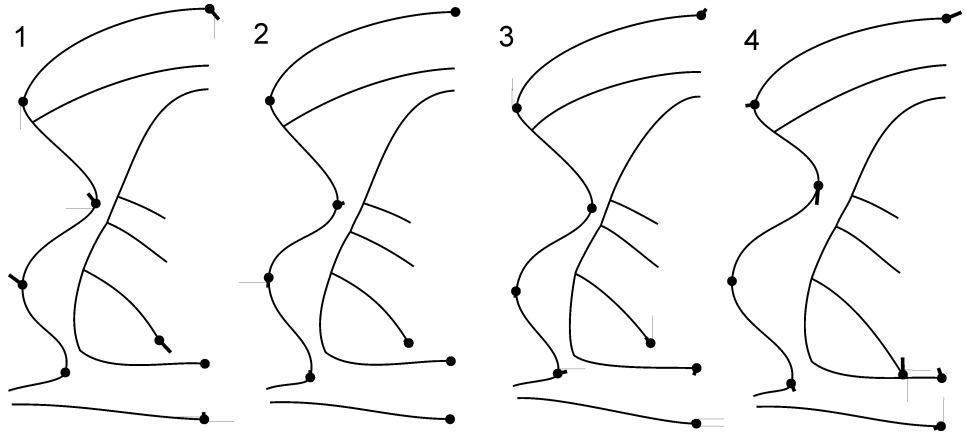


FIGURE 3.14 – Vectors attached to each landmark indicating the direction of maximum variance between : a) mean specimen of *Dechenella givetensis* Bignon & Crônier, 2011 and *D. ziegleri* Struve, 1992 ; b) Phases *1* and *2* (*P1-P2*) of *D. givetensis* ; c) Phases *2* and *3* (*P2-P3*) of *D. givetensis* ; and d) Phases *1* and *2* (*P1-P2*) of *D. ziegleri*.

group variance at 95% confidence (see Webster et al., 2001 for further explanation on the procedure). The growth pattern was compared with VecCompar6c in the IMP package of Sheets (see above).

3. Results

Cranidia. The cranidia of *Dechenella givetensis* and *D. ziegleri* are well differentiated in morphological space corresponding to the first two relative warps representing 78% of the total variance (Fig. 3.12). Vectors of the mean specimen of each species were compared (Fig. 3.14a). *Dechenella ziegleri* has a wider (tr.) and longer (sag.) palpebral lobe, a more advanced posterior proximal tip of S1 and a thinner (sag.) occipital ring and cranidia than *D. givetensis*.

The cranidial ontogenetic trajectories of *D. givetensis* and *D. ziegleri* in the morphological space seem opposite according to the second relative warps (Fig. 3.12). The ontogenetic modifications of *D. ziegleri* between phases *1-2* are more important than those of *D. givetensis* (Fig. 3.12). The main shape changes that took place during the ontogeny of *D. givetensis* are : 1) a proximal displacement of γ ; 2) a palpebral lobe migrating posteriorly ; 3) a forward (interphase *1-2*) and then a proximal displacement (phases *2-3*) of η ; 4) a narrowing of occipital ring (sag.) ; 5) a forward displacement of proximal tip of S1 ; and 6) an extension (sag.) of the cranidia (Figs 3.14b- 3.14c). The main shape changes that took place during the ontogeny of *D. ziegleri* are : 1) a widening of the anterior border (tr.) ; 2) a posterior displacement of γ ; 3) a posterior displacement of η ; 4) a widening (sag.) of occipital ring and 5) a forward displacement

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

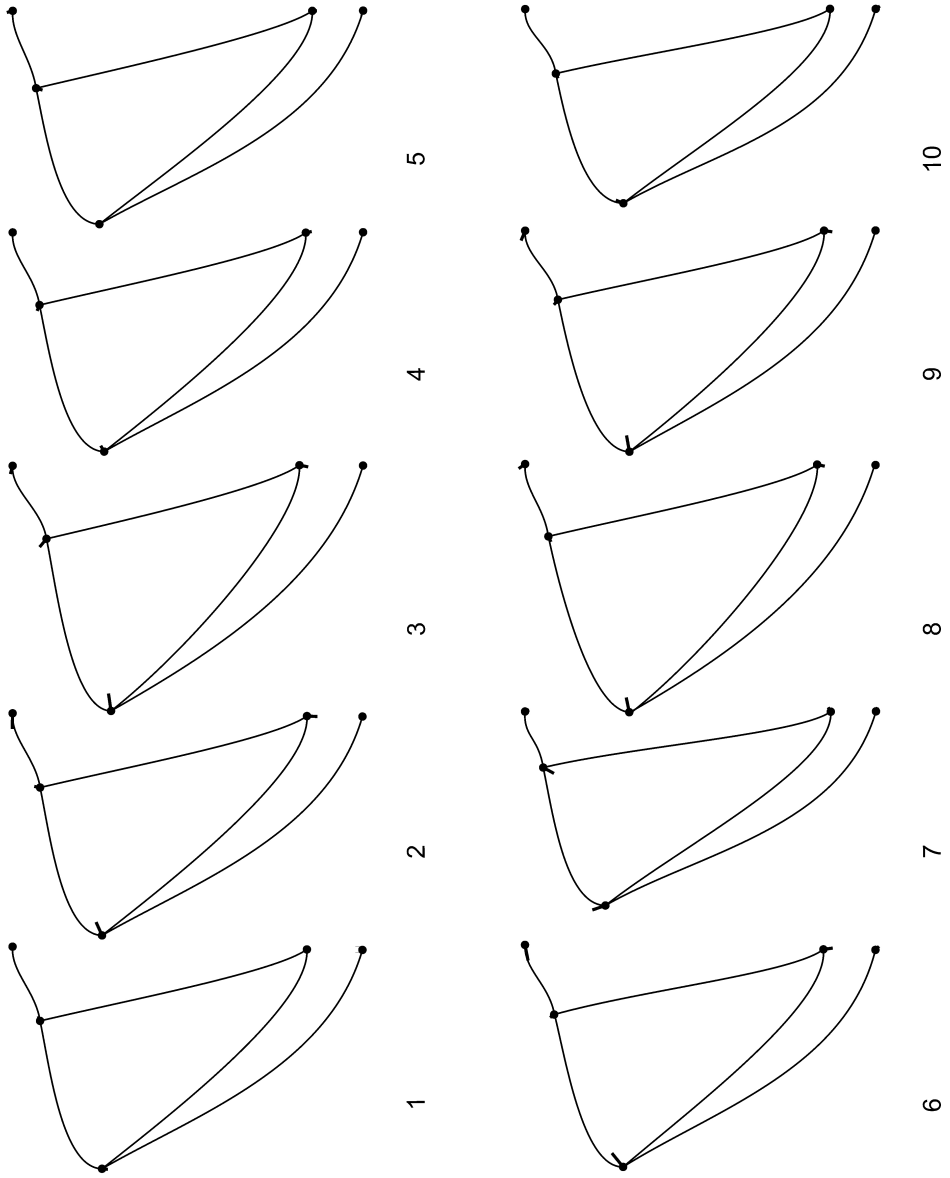


FIGURE 3.15 – Vectors attached to each landmark indicating the direction of maximum variance between : a) mean specimen of *Dechenella givetensis* Bignon & Crônier, 2011 and *Dechenella ziegleri* Struve, 1992 ; b) mean specimen of *D. givetensis* and *Dechenella calxensis* Bignon & Crônier, 2011 ; c) Phases *1* and *2* (*P1-P2*) of *D. givetensis* ; d) Phases *2* and *3* (*P2-P3*) of *D. givetensis* ; e) Phases *3* and *4* (*P3-P4*) of *D. givetensis* ; f) mean specimen of *D. ziegleri* and *D. calxensis* ; g) Phases *2* and *3* (*P2-P3*) of *D. calxensis* ; h) Phases *1* and *2* (*P1-P2*) of *D. ziegleri* ; i) Phases *2* and *3* (*P2-P3*) of *D. ziegleri* ; and j) Phases *3* and *4* (*P3-P4*) of *D. ziegleri*.

of proximal tip of S1 (Fig. 3.14d).

The bivariate diagram of the procruste distance *versus* log centroid size shows a growth model best fitted by a linear correlation for *D. givetensis* ($y = 0.13x - 0.0633$;

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

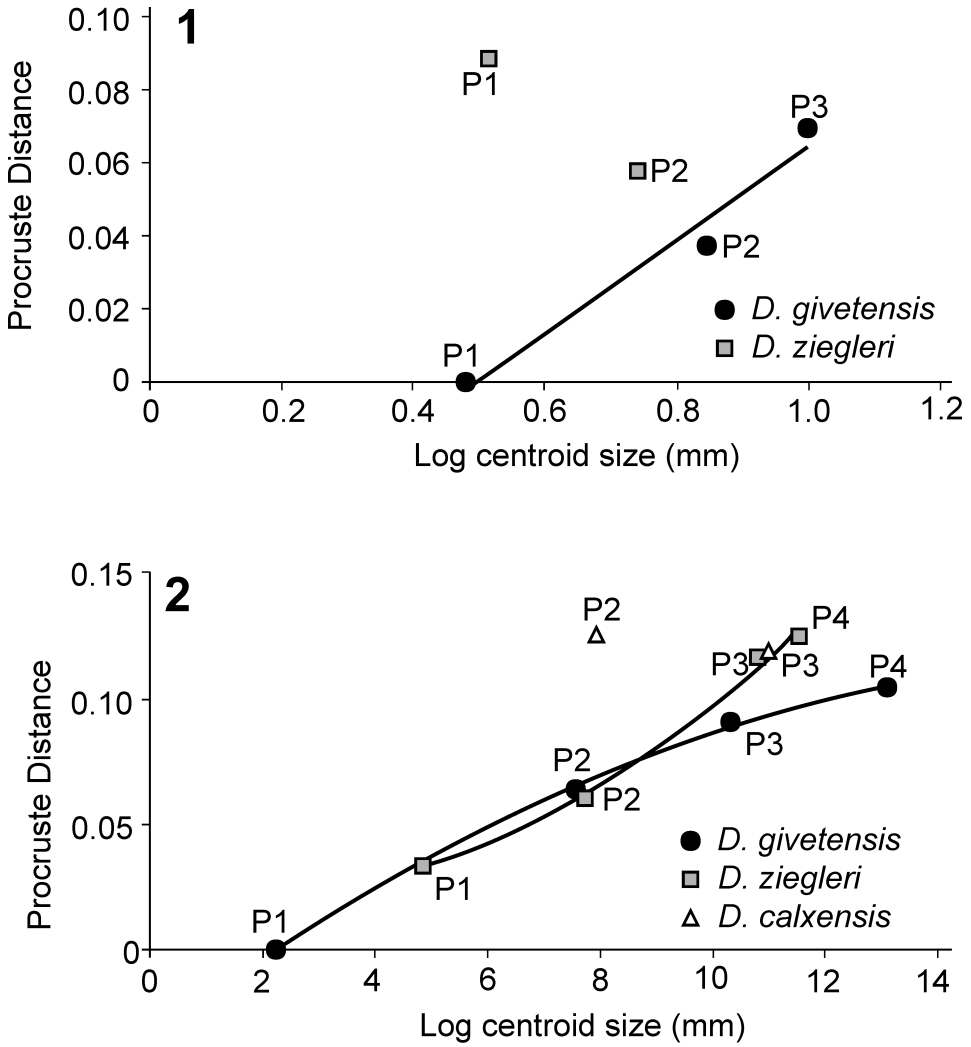


FIGURE 3.16 – Relationship between size and shape of (a) cranidia and (b) pygidia during the ontogeny of *Dechenella givetensis* Bignon & Crônier, 2011 (circle), *D. ziegleri* Struve, 1992 (square) and *D. calxensis* Bignon & Crônier, 2011 (triangle). Shape is estimated by the procruste distance and the size by the centroid size. A regression lines has been fitted for each species having more than two described ontogenetic phases. Ontogenetic phase are labelled from *P1* to *P3* (cranidia) or *P4* (pygidia).

$r = 0.980$; $P < 0.05^*$; Fig. 3.16a). This correlation showed no decoupling of the resource allocation to favour size increase or shape changes of *D. givetensis*. This pattern has been already reported in Ordovician trilobites (Kim et al., 2002).

Moreover the comparison of the intra- and interspecific angles variation of the ontogenetic vectors confirms the differences in the cranidial ontogenetic trajectories of *D. givetensis* and *D. ziegleri* (Fig. 3.17a). Only the ontogenetic phases *1* and *2* were tested because there was no specimen of *D. ziegleri* available for the third phase.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

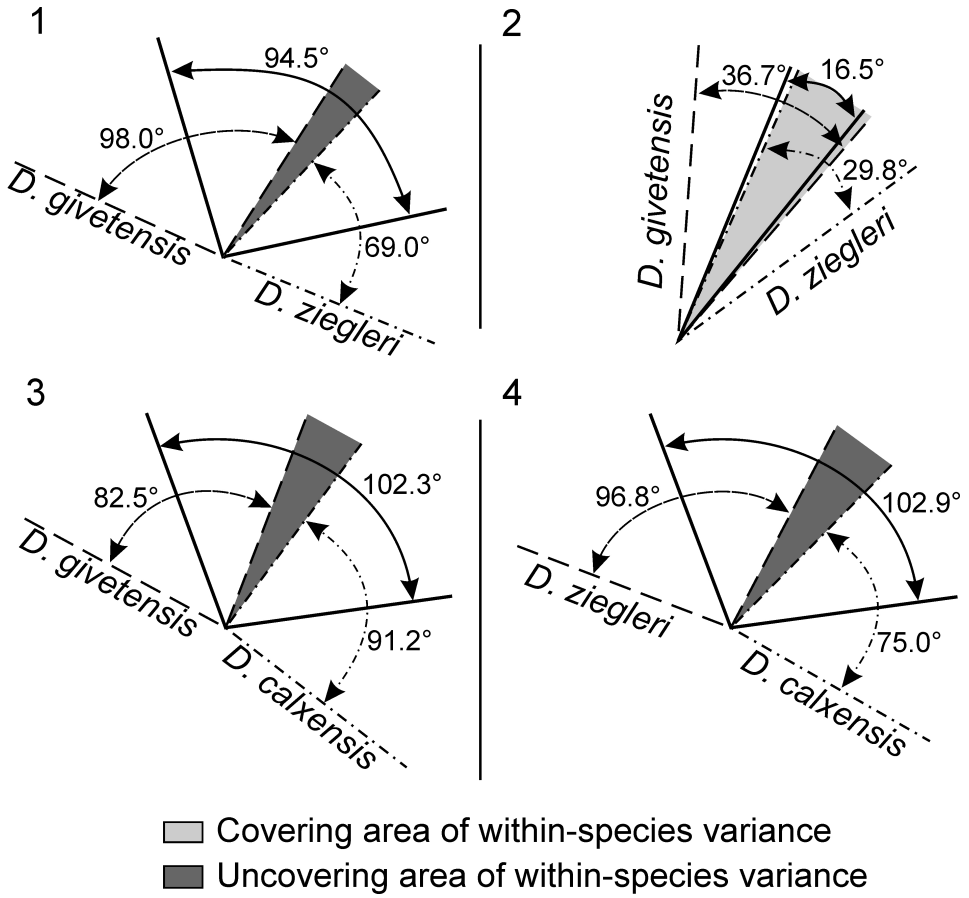


FIGURE 3.17 – Within and between-species comparison of pattern of shape changes during development. Comparison based on vectors calculated using Bookstein registration. Within angles calculated from 400 bootstraps given at 95% confidence limits. Between-species considered statissticaaly significant if the angle between ontogenies exceeds within-speices angles at 95% limits. Between-species angle exceed within species angles of ontogenetic trajectories for : (a) cranidia of *Dechenella givetensis* Bignon & Crônier, 2011 and *Dechenella ziegleri* Struve, 1992 ; (c) pygidia of *D. givetensis* and *Dechenella calxensis* Bignon & Crônier, 2011 ; and (d) pygidia of *D. ziegleri* and *D. calxensis*. Between-species angle does not exceed within species angles of ontogenetic trajectories for : (b) pygidia of *D. givetensis* and *D. ziegleri*.

Pygidia. The pygidia of *Dechenella givetensis* and *D. ziegleri* are rather similarly distributed in the morphospace corresponding to the first two relative warps representing 90.2% of the total variance (Fig. 3.13). According to the vectors attached to the landmarks of the mean specimen of each species, *D. givetensis* differs from *D. ziegleri* only from a very slightly thinner (tr.) pleural field (Fig. 3.15a).

The pygidial ontogenetic trajectories of *D. givetensis* and *D. ziegleri* are roughly parallel and mainly ordered on the first relative warp (Fig. 3.13). The main ontogenetic modifications for these two species are : 1) a decrease of the pleural field larger (tr.) ; 2)

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

an elongation of the rachis (sag.) ; 3) a thinner posterior border (sag.) and 4) a widening (tr.) of the rachis (Figs. 3.15c-e, 3.15h-j). Moreover, most of shape changes occur before the second ontogenetic phase for *D. givetensis* (Fig. 3.15c) ; the vectors were strongly reduced after this phase (Figs. 3.15d-e). The amplitude of the vectors for *D. ziegleri* is rather constant between the ontogenetic phases *1-3* (Figs. 3.15h-i).

The bivariate diagram of procruste distance *versus* log centroid size shows a growth model best fitted by a polynomial correlations for *D. givetensis* ($y = -0.0119x^2 + 0.0849x - 0.035$; $r = 0.999$; $P < 0.001^{***}$; Fig. 3.16b) ; and for *D. ziegleri* ($y = 0.0288x^2 - 0.0199x + 0.0256$; $r = 0.998$; $P < 0.001^{***}$). The polynomial correlation for *D. givetensis* agrees with a progressive decrease of the shape changes from the ontogenetic phase *2* until it has reached a plateau between the ontogenetic phases *3* and *4*. The main shape changes occur in the first phase of the development where the growth rate is rather important. On the contrary, the polynomial correlation for *D. ziegleri* pygidia suggests no slowing down of the shape changes, at least in the studied interval.

Moreover the comparison of the intra- and interspecific angle variation of the ontogenetic vectors between *D. givetensis* and *D. ziegleri* confirms that the most important angle is intraspecific. So the pygidial ontogenetic changes are more variable within each species than between the two species. Consequently the pygidial ontogenetic trajectories of these species could not be considered different (Fig. 3.17b).

The ontogenetic phases of *Dechenella calxensis* have a marginal position in the morphological space compared to the two other species (Fig. 3.13). This marginal position corresponds to : 1) a smaller pleural field length (tr.) ; 2) a thinner rachis (tr.) ; 3) a longer (sag.) rachis ; and 4) a thinner posterior bordure (Fig. 3.15b and 3.15f). Nevertheless, *D. calxensis* has a more curved (more elevated) pygidium in posterior view, which results to a smaller (tr.) rachis and pleural field in dorsal view.

Additionally the pygidial trajectory of *D. calxensis* is different to *D. givetensis* and *D. ziegleri* (Fig. 3.13). Indeed, the ontogenetic trajectory shows only variations on the second relative warp. The shape changes between the ontogenetic phases *2-3* correspond to : 1) a more transversal anterior border of the pleural field ; 2) a widening (tr.) of the rachis ; 3) a decrease of the rachis length (sag.) and 4) an elongation (sag.) of the posterior border (Fig. 3.14g).

Comparison between the intra- and interspecific angle variations of the ontogenetic

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

vectors confirmed the differences between the pygidial ontogenetic trajectories of *D. calxensis* and *D. givetensis* (Fig. 3.17c), and *D. calxensis* and *D. ziegleri* (Fig. 3.17d) for pygidia, on the other hand. Only the ontogenetic phases *2-3* were tested because there was no *D. calxensis* specimen available for the first and fourth phases.

4. Discussion

Morphometric and statistic analyses on cranidia of *Dechenella givetensis* and *Dechenella ziegleri* demonstrate a clear difference in the ontogenetic trajectories corresponding to an allometric repatterning (*sensu* Webster & Zelditch, 2005). Indeed the allometric patterning being no conserved, these differences could not be treated as a heterochronic event. The observed differences in growth patterns correspond to a length reduction (sag.) of the facial suture posterior section and of the fixigenal field (tr.) between γ and the glabella for *D. givetensis* whereas these differences correspond to an increase of the occipital ring width (sag.) and anterior border (tr.) length and a posteriorly move of γ and η for *D. ziegleri*.

The quantitative analysis show less important shape changes of the cranidial for *D. givetensis* and *D. ziegleri*. Lerosey-Aubril & Feist (2006) have demonstrated that several Proetoidea taxa seem to change their feeding habits during the meraspid-holaspid period (even within holaspid period) passing from predatory/scavenger to particle feeder and inversely. These changes imply important modifications of the cephalon such as appearance/disappearance plectrum, contact or not between glabella and anterior border furrow. *Dechenella givetensis* and *D. ziegleri* show no such modifications during their cranidial ontogenetic development and could have retained the same diet during developmental periods considered on this study. However it can not possible to exclude another feeding habit for youngest specimens not included in this analysis.

There is no significant difference between the ontogenetic vectors of *D. givetensis* and *D. ziegleri* for pygidia, corresponding to a rate modification. This absence of difference implies that these species share the same pattern of shape changes during the development (Fig. 3.17b). *Dechenella givetensis* has a progressive decrease of shape changes after the second ontogenetic phase while *D. ziegleri* has not a such decrease of ontogenetic modifications (Fig. 3.16b). Consequently, a rate modification (Webster & Zelditch, 2005) is the best fitting mode of ontogenetic modifications to consider this pattern. A rate modification is often coupled with an allometric repatterning (Hughes & Chapman, 1995; Zelditch et al., 2000, 2003b) but not in our case. Compared to *D. givetensis*, the longer ontogenetic development in *D. ziegleri* leads the specimens from ontegenetic phase *4* to

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

have a longer (sag.) pygidial axis, a thinner posterior border (sag.) and pleural field (tr.).

An additional noteworthy feature was the presence of a postero-medial notch on the pygidial border in the earliest ontogenetic stages of *D. givetensis* (Bignon & Crônier, 2011). This notch disappears rapidly and progressively before the beginning of the second ontogenetic phase. The same feature has been already reported in other *Dechenella* such as *D. neotesca* Ormiston, 1967, *D.* cf. *planimarginata* Ormiston, 1967 and other Devonian Proetidae as *Cyrtosymbole* (Feist & Lerosey-Aubril, 2005) and *Drevermannia* (Lerosey-Aubril, 2006). This notch is absent in equivalent ontogenetic stages of *Dechenella calxensis* and *D. ziegleri*. The presence/absence of the notch in the earlier stage represents a case of static mode of ontogenetic modifications corresponding to a heterotypy (*sensu* Webster & Zelditch, 2005. However, absence of the postero-medial notch in *D. ziegleri* and *D. calxensis* may result from an increase of notch loss rate. If this assumption is true, it can be predicted that younger specimens would have possessed such a notch. Therefore, only the discovery of such younger specimens of *D. ziegleri* and *D. calxensis* could change our interpretation from a heterotypy to a rate modification.

The pygidial ontogenetic modifications are probably associated to hydrodynamic forces and/or predation. Indeed, locomotion in water implies for benthic organisms a compromise between (1) a specific effort to maintain contact with the substratum, dislodgement strongly reducing survival, and (2) a high mobility leading to lower predation susceptibility (Martinez, 2001; Lau & Martinez, 2003). Large pygidial pleurae and posterior border increase probably the hydrodynamic pressures on the pygidium. Thus, important contact with the ground would increase trilobite mobility and their capacity to grip the substrate. Lau & Martinez (2003) have demonstrated with modern crab that smaller specimens have a more restricted mobility on rugose substrate than larger individual. It was probably the case with trilobites. The more important weight of older specimens implies an easier contact with the ground. Thereby a morphology favouring hydrodynamic control is not as fundamental as for juveniles. A change in the resource allocation during ontogeny has probably supported an increase of the axis width (tr.) on pleural width (tr.) ratio for a stronger pygidium in order to provide a better resistance of the rachis against predator jaw pressure. This assumption is supported by pygidial ontogenetic modifications of *D. givetensis* and *D. ziegleri* described in this study such as : 1) a gradually reduction of pleural width (tr.) ; 2) a rachis widening (tr.) ; and 3) a posterior border narrowing (sag.).

No global pattern could explain the ontogenetic evolution of *D. givetensis* and *D.*

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

ziegleri. This study constitutes an additional illustration of mosaic evolution. Indeed, an allometric repatterning is recognised for cranidia whereas a rate modification in the latest stage and a heterotypy/rate modification in earlier stage are recognised for pygidia. A pattern of local heterochronies (Fink, 1982; McKinney, 1984; Edgecombe & Chatterton, 1987) could be coherent with an allometric repatterning mode of ontogenetic modifications. Nevertheless we can not reject the assumption that the rate modification has a global effect on organism. Indeed the allometric repatterning identified for cephala could disturb the signal of the rate modification if such pattern exists, thus preventing its recognition.

5. Conclusion

Our analysis characterizes, *via* geometric morphometry, the cranidial and pygidial morphology of three *Dechenella* species and provides the first quantitative developmental description for this genus. Our analysis exhibits a complex pattern of modes of evolutionary modifications of ontogeny. Significant differences in the development of cranidia for *Dechenella givetensis* and *D. ziegleri* correspond to an allometric repatterning. Only slight differences in the development of pygidia have been reported for these two species and correspond to a rate modification. The development of pygidia of *Dechenella calxensis* is distinct of the two other species where an allometric repatterning has been identified. Finally a heterotypy or a rate modification has been identified for the posterior-medial notch of pygidia.

These different ontogenic patterns showed that the disparity was the result of a complex superimposition of several evolutionary modifications. The developmental reorganisations seem to be mostly located on a morphological structure in order to fit to a particular environmental stress, as for example, the mode of nutrition for cranidia or the hydrodynamic conditions for pygidia.

Our analysis performed on *Dechenella* suggests the importance of ontogenetic modifications in the evolution processes. Ontogenetic series and their changes appear to have a potential for the analysis of patterns of evolution and provide a broader perspective on evolution.

3.3 Conclusion

L'analyse des déformations développementales effectuée sur les espèces de *Dechenella* montre que d'importants changements évolutifs au sein de l'ontogenèse sont en partie responsables de cette biodiversité. En effet, les différences du développement des

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

pygidiums de *D. givetensis* et de *D. ziegleri* ont pour origine une hétérochronie liée aux changements des taux de modifications ontogénétiques. Néanmoins, ce mode n'a pas pu être identifié au niveau de leur céphalon puisqu'un remodelage allométrique s'y est exprimé, obscurcissant ainsi l'expression potentielle de cette hétérochronie. L'étude de *D. calxensis* permet également d'identifier l'expression d'un remodelage allométrique au niveau du pygidium de cette espèce par rapport à *D. givetensis* et *D. ziegleri*.

Ces résultats démontrent que malgré la récente réévaluation des hétérochronies du développement, elles restent néanmoins un processus important dans la production de la biodiversité. Ces modes de changements évolutifs de l'ontogenèse ne sont pas les seuls à être à l'origine de la biodiversité. Cette dernière résulte également de l'accumulation de remodelages allométriques et de modifications statiques, qui s'expriment plus ou moins localement sur les organismes.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Chapitre 4

Systématique et phylogénie de la sous-famille des Asteropyginae

Connaître l'histoire évolutive des organismes est fondamental pour un grand nombre de thématiques de recherche en paléontologie. Ceci concerne principalement les thématiques ayant attrait aux processus évolutifs comme par exemple l'étude du développement des individus ou de l'apparition de nouvelles structures morphologiques. Toutefois, d'autres domaines d'étude traitant par exemple de la dérive des continents ou des variations environnementales et pouvant paraître plus éloignés au premier ordre, sont également concernés. En effet, l'histoire de la Terre et celle de la Vie sont étroitement imbriquées, le milieu de vie imposant un grand nombre de contraintes aux organismes et menant ainsi à une sélection des formes qui lui sont le mieux adaptées. Dès lors, comprendre l'évolution des organismes fournit un grand nombre de renseignements sur l'histoire de notre Terre.

Nous pouvons reconstituer l'histoire évolutive des espèces par le biais d'analyses phylogénétiques, qui permettent d'établir des liens de parentés entre les organismes, en se basant sur la morphologie de ces derniers. Les Asteropyginae sont un groupe de trilobites qui se prête particulièrement bien à ce type d'analyse. En effet, ses membres présentent un grand nombre de caractères observables et analysables, notamment au niveau du pygidium.

Ce chapitre est consacré à deux articles traitant, respectivement, de la systématique des Asteropyginae de l'Ardenne au Dévonien supérieur (section 2) et de la phylogénie de l'ensemble de ce groupe (section 3). Pour cela, nous présentons, tout d'abord, la sous-famille des Asteropyginae. Puis, dans un deuxième temps, nous rappelons les principes des études phylogénétiques.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

4.1 Généralités sur les Asteropyginae

La Sous-Famille des Asteropyginae Delo, 1935 (Fig. 4.1) comprend environ 250 espèces regroupées au sein de 45 genres. Ce groupe se développe à partir du Lochkovien et persiste jusqu'au Frasnien (Feist, 1991). Les Asteropyginae présentent une vaste répartition géographique. On les rencontre en Europe (Allemagne, Angleterre, Belgique, Espagne, France, Pologne, Portugal, République Tchèque, Roumanie), en Afrique du Nord (Algérie, Lybie, Maroc, Mauritanie), au Moyen-Orient (Afghanistan, Emirats Arabes Unis, Iran, Turquie), au Myanmar, en Amérique du Nord (Michigan, New-York, Ontario) et en Amérique du Sud (Vénézuela) (*e.g.* Haas, 1970; Gandl, 1972; Eldredge & Ormiston, 1979; Morzadec, 1983, 1992, 2001; Smeenk, 1983; Lieberman & Kloc, 1997).

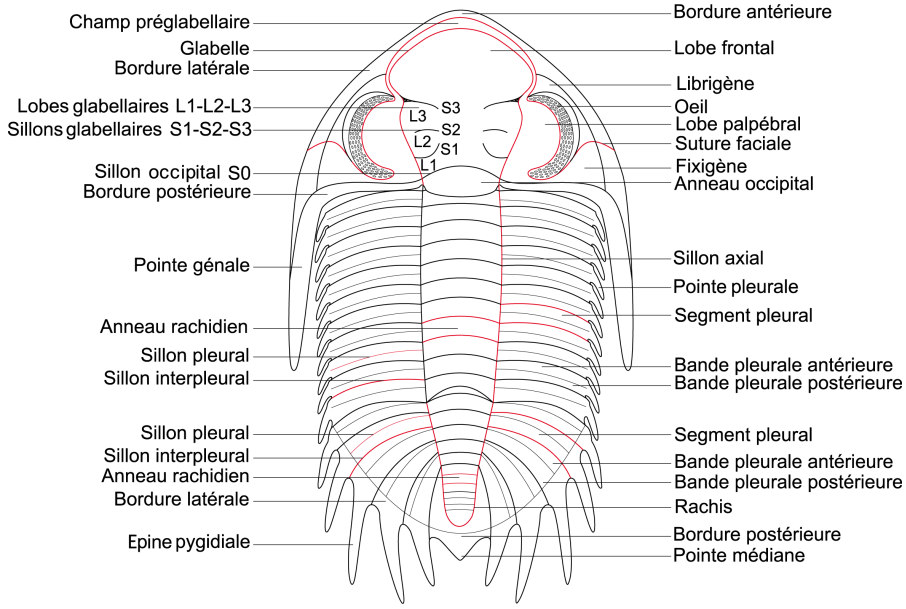


FIGURE 4.1 – Illustration et terminologie de l'exosquelette d'un Asteropyginae illustré par le genre *Bradocryphaeus* Haas & Mensink, 1970.

Les Asteropyginae sont caractéristiques des milieux peu profonds et proximaux. Ils sont généralement associés à des faciès détritiques terrigènes (grès fin, grès calcareux, argilites, marnes, calcaires argileux) et sont rarement présents dans les milieux récifaux, pélagiques et à grès grossiers (Morzadec, 1992). Les Asteropyginae présentent des tendances évolutives en relation avec leur environnement. Par exemple, dans les grès fins ou les calcaires bioclastiques, les espèces sont généralement à glabelle globuleuse, à pointes génales et épines pygidiales courtes, de type *Bradocryphaeus* Haas & Mensink, 1970 et *Pseudocryphaeus* Pillet, 1954. Inversement, dans les environnements marno-calcaires vaseux à influence pélagique, les organismes possèdent des pointes génales et des épines

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

pygidiales longues à l'exemple des *Psychopyge* Termier & Termier, 1950 et des *Heliopyge* Haas & Mensink, 1970 (Gandl, 1972; Morzadec, 1988b, 1992).

4.1.1 Relations phylogénétiques

Les Asteropyginae ont tout d'abord été placés au sein de la Famille des Dalmanitidae (Delo, 1935; Haas & Mensink, 1970; Arbizu, 1977; Morzadec, 1983). Toutefois, 60 ans plus tard, Edgecombe (1993) et Ramsköld & Edgecombe (1993) les classèrent au sein de la famille des Acastidae en s'appuyant sur les caractères suivants : sillons occipitaux S1 transverses, ou centralement inclinés vers l'avant et sans bifurcation, lobes occipitaux L1 beaucoup plus étroits (exsag.) que L2 et S2 transverses.

La plupart des études considèrent les Asteropyginae comme étant un groupe monophylétique, dérivant du groupe paraphylétique des Acastavinae (Struve, 1958; Gandl, 1972; Morzadec, 1983; Edgecombe, 1993; Lieberman & Kloc, 1997). Edgecombe (1993) et Ramsköld & Edgecombe (1993) ont suggéré que les genres *Acastava* Richter & Richter, 1954 ou *Pelitlina* Haas, 1968 pouvaient constituer le groupe frère des Asteropyginae. Le genre *Acastella* Reed, 1925 a également été suggéré (Timm, 1981; Smeenk, 1983; Tomczykowa, 1991). Enfin, pour Gandl (1972), les Asteropyginae constituent un groupe polyphylétique avec une branche descendant des *Acastella* et une seconde ayant pour origine un autre groupe d'Acastavinae.

4.1.2 Evolution de la biodiversité

Les premiers Asteropyginae apparaissent au cours du Lochkovien inférieur dans un contexte essentiellement gréseux (Tsien, 1988). Peu de genres les représentent. Il s'agit principalement des genres *Treveropyge* Struve, 1958, *Paracryphaeus* Gandl, 1972 et *Protacanthina* Gandl, 1972. Au Lochkovien supérieur, la lithologie varie avec le développement de vastes plates-formes carbonatées (Morzadec, 1992). Malgré ce changement, la biodiversité des Asteropyginae évolue peu. Ils restent rares tant en nombre d'espèces qu'en d'individus (Fig 4.2).

Au cours du Praguien, des oscillations bathymétriques de grandes ampleurs entraînent des remaniements au sein des faunes de trilobites (Chlupac & Kukal, 1986). C'est à cette période que les Asteropyginae commencent réellement à se diversifier et qu'ils deviennent beaucoup plus abondants. En effet, la transgression de l'Emsien inférieur (House, 1985) conduit à la mise en place de nouveaux environnements et permet la première grande radiation des Asteropyginae. Une seconde transgression à l'Emsien su-

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

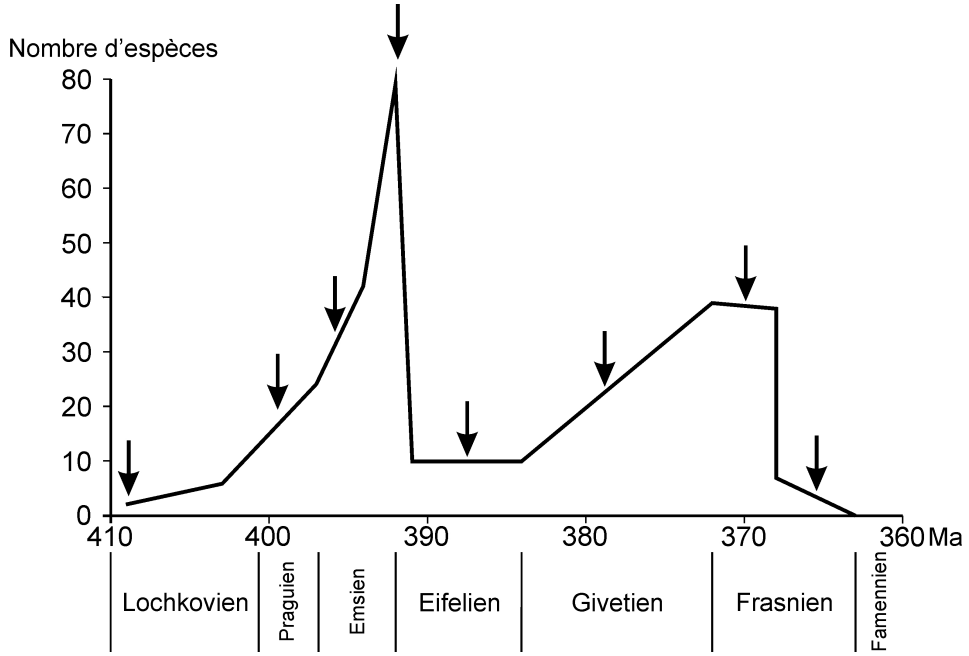


FIGURE 4.2 – Variations du nombre d'espèces d'Asteropyginae (modifié d'après Morzadec, 1992).

périeur conduit à l'explosion de la biodiversité avec près de 80 espèces recensées (Fig 4.2).

A la limite Emsien-Eifélien, une nouvelle transgression entraîne une homogénéisation des faciès (Morzadec, 1992). Cette remontée du niveau de la mer provoque une crise importante chez les Asteropyginae, pendant laquelle plus de 60 espèces disparaissent (Fig 4.2). Ainsi, plusieurs genres diversifiés et adaptés à des milieux différents s'éteignent. Toutefois, les genres *Greenops* Delo, 1935 et *Asteropyge* Hawle & Corda, 1847, vivant dans des milieux ouverts, parviennent à traverser cette crise (Morzadec, 1992). Au cours de l'Eifelien, la biodiversité des Asteropyginae reste stable (Fig 4.2). Néanmoins de nouvelles structures apparaissent au niveau du pygidium telles que des perforations dans les sillons interpleuraux et sur le rachis. Certaines espèces présentent également de très longues épines pygidiales et pointes génales. Ces formes ont pu être favorisées par la présence de milieux plutôt pélagiques (Morzadec, 1992).

Au Givétien, la transgression se poursuit conduisant à une diversification des milieux. Des environnements plus favorables permettent aux Asteropyginae de connaître une nouvelle radiation. Son ampleur est toutefois moins importante que celle du Praguien (Morzadec, 1992 ; Fig 4.2). Au Givétien, la distribution géographique de la sous-famille se développe. En effet, confinés au domaine nord-gondwanien et au massif ardenno-rhénan avant cette période, les Asteropyginae colonisent les Appalaches, l'Iran, l'Afghanistan

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

et le Myanmar. Néanmoins, ils disparaissent de l'Amérique du Nord à la fin du Givétien supérieur, ce qui est probablement relié à une phase transgressive (Morzadec, 1992).

Au Frasnien inférieur, la poursuite de la transgression entraîne l'homogénéisation des faciès pélagiques (House, 1985). De nouvelles espèces apparaissent au sein des Asteropyginae (Fig 4.2). Ils sont très abondants en espèces et en individus en Belgique, en Espagne et en Afghanistan. L'approfondissement des bassins au Frasnien moyen et supérieur entraîne le développement de milieux défavorables pour le groupe. Il semble être incapable de s'adapter à ces nouvelles conditions et disparait progressivement à la fin du Frasnien supérieur (Morzadec, 1992 ; Fig 4.2).

4.2 Les Asteropyginae du Dévonien supérieur du massif de l'Ardenne

Les Asteropyginae constituent un des éléments fondamentaux de la biodiversité des trilobites frasniens du Massif de l'Ardenne. En effet, nous avons montré dans le chapitre 2, que ces taxons forment une association inféodée aux milieux péri-récifaux. Ce groupe est représenté dans cette zone par deux genres, *Bradocryphaeus* Haas & Mensink, 1970 et *Heliopyge* Haas & Mensink, 1970. Cinq espèces de *Bradocryphaeus* (*B. maillieuxi*, *B. vanherlei*, *B. neptunus*, *B. nodosa* et *B. mosanus*), pouvant être très abondantes, ont été recensées dans le massif de l'Ardenne. *Heliopyge*, quant à lui, est représenté par *H. helios* avec une abondance beaucoup plus faible. La dernière révision de la systématique de ces organismes date de Richter & Richter (1926). Une mise à jour de la systématique de ces formes, intégrant de nouvelles espèces, est proposée dans cette thèse et fait l'objet de l'article suivant, publié dans *Geologica Belgica* en 2011.

4.2.1 Late Devonian (Frasnian) Asteropygine trilobites from the Frasnes area, southern border of Dinant Synclinorium, Belgium

by

Allart van Viersen and Arnaud Bignon

Abstract

The Frasnian representatives of Asteropyginae in the Frasnes area (south Belgium) have long been relatively well-documented when compared to other trilobites in the De-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

vonian of the Ardennes (Belgium, northern France). However, examination of the type material and new collecting by the authors indicate that a taxonomic review has become necessary. Two new species of *Bradocryphaeus* are recorded, *B. vanherlei* sp. nov. and *B. neptuni* sp. nov. ; one additional species, *B.* sp. 20, is known from the pygidium alone. New material is recorded of *Bradocryphaeus maillieuxi* (Richter & Richter), which has hitherto been scantily illustrated in the literature. The cephalon of *Heliopyge helios* (Richter & Richter) is redescribed on the basis of new specimens and its holotype pygidium refigured.

1. Introduction

Of the trilobite families that survived the mid-Givetian Taghanic Event only Scutelluidae, Acastidae, Aulacopleuridae and Proetidae have been recorded from Frasnian strata in the Ardennes. A member of Harpetidae which was recently discovered in the Frasnes area (AVV, pers. comm. with T. Holemans, Bertem) is the first tangible evidence for the presence of this family here in the Frasnian. During this period the Ardennes were situated on the southern margin of the Old Red Continent (Laurussia). A 5,000 km2 large carbonate platform developed here comprising lagoons to outboard ramp environments and biostromes (e.g. da Silva & Boulvain, 2004; Boulvain & Da Silva, 2008). In the Frasnes area on the southern border of the Dinant Synclinorium, Frasnian deposits are part of an external ramp featuring comparatively high accommodation and periods of sea-level rise (e.g. da Silva & Boulvain, 2004; Coen-Aubert & Boulvain, 2006). Carbonate mounds, some of which have been interpreted as atolls (e.g. Boulvain et al., 2004, 2005), developed recurrently when the sea-level was relatively stable but were subsequently drowned and buried through the deposition of shales. The different groups of trilobites that inhabited these environments each had their own preferences for facies : scutelluids are commonly associated with carbonate mounds (e.g. Maillieux, 1912, 1913, 1927; van Viersen & de Wilde, 2010) whereas acastids and proetids frequent the shales and limestones (e.g. Maillieux, 1927; Crônier & van Viersen, 2007). Aulacopleurids, despite being rare, are not confined to any particular environment (e.g. Maillieux, 1927; van Viersen & Prescher, 2007).

The present note focuses on the middle Frasnian members of Asteropyginae (Acastidae) in the Frasnes area. Most of these trilobites were already described in detail by Richter & Richter (1926) and they have long been among the best documented Devonian trilobites from the Ardennes. Examination of the type material in the collections of the Institut royal des Sciences naturelles de Belgique and additional sampling by the authors from three outcrops in the Frasnes area, however, suggest that a taxonomic

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

update is needed.

2. Geological context

The Frasnian on the southern border of the Dinant Synclinorium is comprised of (from bottom to top) the Nismes, Moulin Liénaux, Grands Breux, Neuville and Matagne formations. In the Frasnes area, the Moulin Liénaux Formation is subdivided into the Chalon, Arche and Ermitage members (Fig. 4.3).

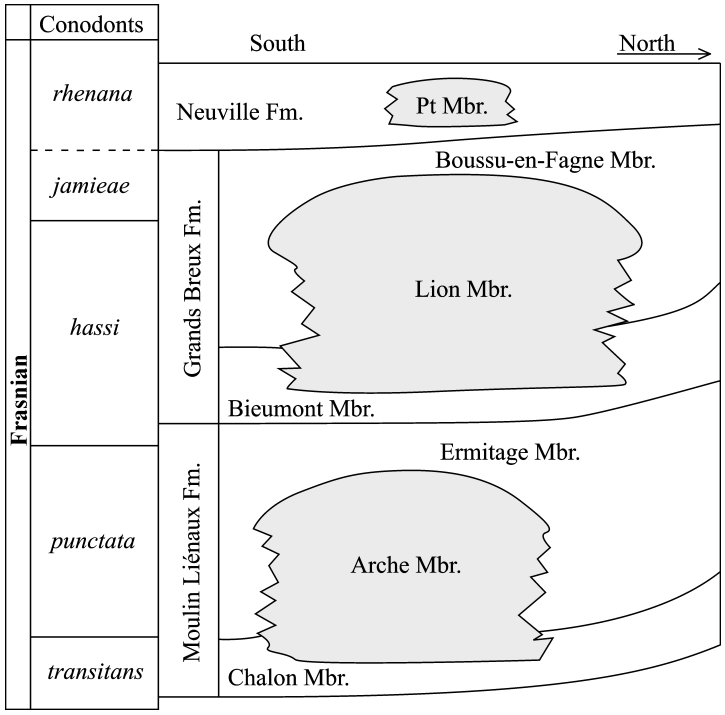


FIGURE 4.3 – Frasnian formations in Belgium, after Bultynck & Dejonghe (2001). Abbreviation : Pt Mbr. (Petit-Mont Member).

Our investigations concerned mainly the trilobites that occur in the greenish shales of the Ermitage Member (former Assise de Frasnes, F2e, zone à *Leiorhynchus formosus*) (2.1 and 2.2). According to Casier & Olempska (2008) the lower-middle Frasnian boundary was pinpointed by the SDS at the base of the *punctata* conodont Zone. This means that the age of the trilobites from the Ermitage Member is approximately early middle Frasnian (Fig. 4.3). Richter & Richter (1926) recorded three species of Asteropyginae from the Ermitage Member in the Frasnes area. These are *Heliopyge helios* (Richter & Richter, 1926), *Bradocryphaeus maillieuxi* (Richter & Richter, 1926) and specimens which they identified as the German species *Bradocryphaeus supradevonicus* (Frech, 1888) ; these last are reassigned here to *Bradocryphaeus vanherlei* sp. nov.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Another *Bradocryphaeus* species, *B. neptuni* sp. nov., comes from the overlying Grands Breux Formation (*hassi* conodont Zone) in Frasnes (2.3). The age of this unit is middle Frasnian according to Bultynck & Dejonghe (2001).

2.1 Loc018, Nismes

This locality is an embankment of the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation, adjacent to a rural promenade just east of the town of Nismes (Fig. 4.4). Coordinates are N50˚04.726', E4˚33.573', according to van Viersen & Prescher (2007). The outcrop has been exposed for at least a decade which led to extensive fissures in the rocks. Though they are abundant, trilobite specimens are usually tectonically distorted, partially exfoliated and broken into pieces. *Bradocryphaeus* is the commonest trilobite genus and is represented here by two species, *B. maillieuxi* and *B. vanherlei* sp. nov. *Heliopyge helios* and especially *Cyphaspis* sp. D of van Viersen & Prescher (2007) are rare and only known from loose sclerites.

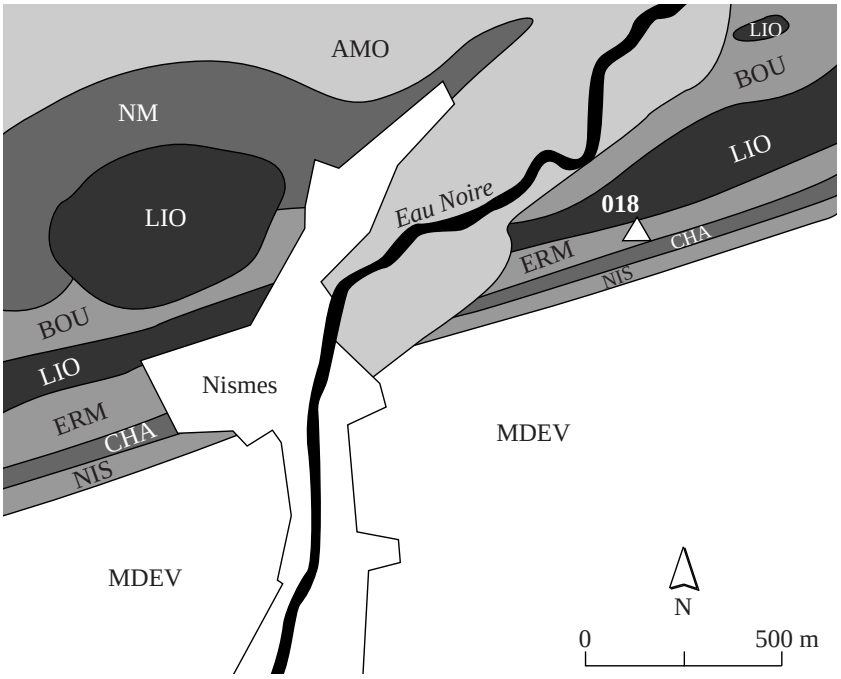


FIGURE 4.4 – Map indicating locality Loc018. Abbreviations : MDEV (Middle Devonian), NIS (Nismes Formation), CHA (Moulin Liénaux Formation ; Chalon Member), ERM (Moulin Liénaux Formation ; Ermitage Member), LIO (Grands Breux Formation ; Lion Member), BOU (Grands Breux Formation ; Boussu-en-Fagne), NM (Neuville and Matagne formations), AMO (modern deposits).

Loc018 lies on the edge of "les Abannets", a small nature reserve which is the type locality of *B. maillieuxi* and *H. helios* (see Richter & Richter, 1926). Most of Rich-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

ter & Richter's type material is kept in the Maillieux collection of the Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, and is labelled as coming from locality "Pl. Olloy 463". The holotype pygidium of *B. maillieuxi* is housed by the Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg in Frankfurt am Main (Basse & Weddige, 2004).

2.2 Loc020, Frasnes

Temporary trench in the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation by the side of the road, just south of Frasnes (Fig. 4.5). This site was accessible for a brief period in 2004 during the construction of a fence. Trilobites are moderately rare and mostly very poorly preserved. Only a single usable pygidium was recovered which is designated *Bradocryphaeus* sp. 20.

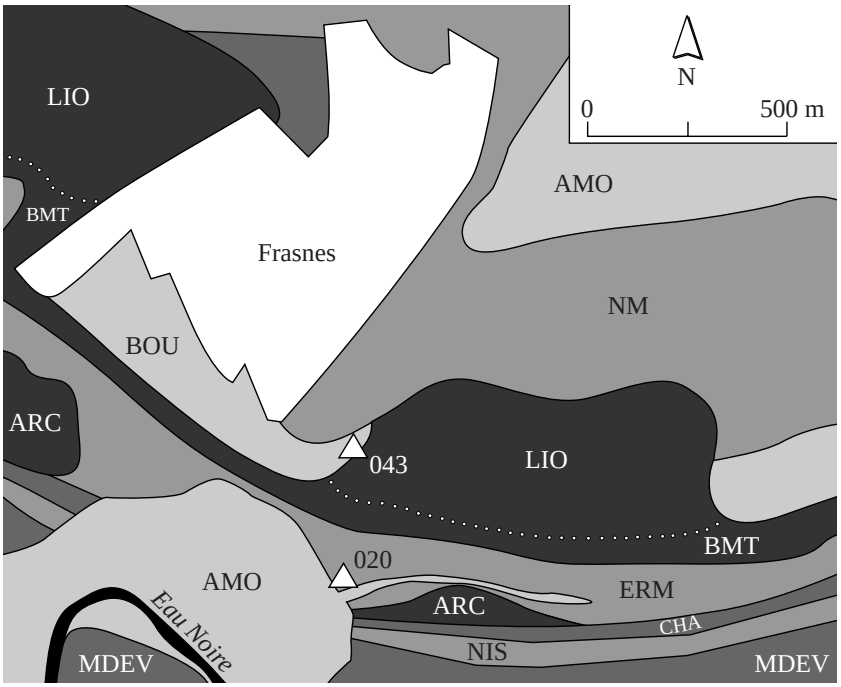


FIGURE 4.5 – Map indicating localities Loc020 and Loc043. Abbreviations (in addition to Fig. 4.4) : ARC (Moulin Liénaux Formation ; Arche Member), BMT (Grands Breux Formation ; Bieumont Member).

2.3 Loc043, Frasnes, "ancienne carrière du Lion"

Abandoned Lion quarry (Fig. 4.5) in which the Grands Breux Formation outcrops, encompassing argillaceous limestones (Bieumont Member), a 120 to 250 m thick bioherm (Lion Member), and shales (Boussu-en-Fagne Member). The quarry is well-known for its bioherm and was already mentioned in the older literature (e.g. Maillieux, 1913) and

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

more recently by Boulvain et al. (1999) and Coen-Aubert & Boulvain (2006), among others. The holotype specimen of *Bradocryphaeus neptuni* sp. nov. was found along the northernmost of three paths leading into the Lion quarry but not *in situ*. Its origin is probably the Boussu-en-Fagnes Member.

3. Systematic palaeontology

The specimens were whitened with ammonium chloride and magnesium oxide prior to photography unless stated otherwise. They are deposited in the Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (IRSNB), Natuurhistorisch Museum Maastricht (NHMM) and Université des Sciences et Techniques de Lille (USTL).

Family Acastidae Delo, 1935
Subfamily Asteropyginae Delo, 1935

Discussion. Members of this subfamily from the Ardenno-Rhenish Mountains were mainly benthic trilobites that preferred near-coastal environments with terrigenous detritic influx (Morzadec, 1992). This is demonstrated well in Belgium by the wide distribution of the group in Lower Devonian sandy and shaly clastic sequences (Crônier & van Viersen, 2007; van Viersen & Prescher, 2009). Asteropyginae is rare in the Middle Devonian except in the lower Eifelian terrigenous shales of the Jemelle Formation (Vieux Moulin Member) that outcrop just west of Vireux-Molhain, northern France (Crônier & van Viersen, 2008; Dumoulin & Blockmans, 2008). According to Morzadec (1992), the development of carbonate platforms in the Ardenno-Rhenish Mountains during the Lower Givetian was unfavourable to Asteropyginae. Noteworthy is a cephalon of *Gudralisium* sp. from Resteigne illustrated by Daumeries (2007, pp. 203, 204, unnumb. figs) which demonstrates the presence of Asteropyginae in the upper Hanonet or basal Trois-Fontaines Formation (AVV, pers. comm. with D. Lelubre (Obourg) who recovered this specimen from the Resteigne quarry) and thus, in the Lower Givetian in Belgium.

Palaeogeographic distribution of Asteropyginae greatly benefited from eustatic sea level rises that commenced in the Givetian. Genera such as *Bradocryphaeus* and *Heliopyge* spread in the Middle East and western Europe (e.g. Morzadec, 1992, 2002; Chlupac et al., 2000) including Belgium. The development of dark shales (Matagne Formation) in southern Belgium during the Upper Frasnian is the result of large-scale anoxia attributed to the Kellwasser Event (e.g. Coen-Aubert & Boulvain, 2006). In Belgium, no asteropygine is known from these or higher levels, suggesting that the group was unable to adapt to the changing environment here. However, the occurrence of *Bradocryphaeus*

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

feisti Morzadec, 1992 in outer shelf deposits directly below the Upper Kellwasser Level in the Montagne Noire (Feist, 1991) demonstrates the versatileness of some members of Asteropyginae and their ability to occupy new habitats.

Genus *Bradocryphaeus* Haas & Mensink, 1970

Synonyms. Quadratispina Gandl, 1972, by subjective synonymy (Arbizu, 1977).

Type species. Cryphaeus supradevonicus Frech, 1888 from the Frasnian of Germany.

Discussion. Lieberman & Kloc (1997) restricted *Bradocryphaeus* to *Neocalmonia (Bradocryphaeus) afghanica* Haas & Mensink, 1970 and the type species because at least some of the taxa assigned to it by earlier workers lack (1) the third pair of pygidial pleural lappets projecting furthest posteriorly, (2) a fifth pair of pygidial pleural lappets that merges with the terminal pygidial axis, (3) a narrow terminal pygidial lappet, and (4) a prominent constriction of the pygidial axis posterior to the fifth axial ring. It appears that Lieberman & Kloc (1997), who had based their analysis of *Bradocryphaeus* exclusively on *N. (B.) afghanica* (*ibid.*, p. 55), did not notice that the type species of *Bradocryphaeus* actually has the fourth pair of pygidial pleural lappets projecting furthest posteriorly. Features that were claimed by these authors to diagnose *Bradocryphaeus* are also found in species other than the two they assigned to it, including *B. maillieuxi*. Furthermore, the type species of *Neocalmonia, N. quadricosta* Pillet, 1969, has the third pair of pygidial pleural lappets projecting furthest posteriorly and so this feature is symptomatic of that genus rather than *Bradocryphaeus*. A comprehensive analysis of *Bradocryphaeus* and *Heliopyge* will be conducted in a forthcoming paper by one of us (AB). Present assignments of species to these and allied genera are maintained provisionally.

According to Lieberman & Kloc (1997), *Bradocryphaeus* is known in the Givetian and the Frasnian in Belgium. However, *B. supradevonicus* is exclusively Frasnian in age and considered herein to be restricted to the Eifel. *Neocalmonia (Bradocryphaeus) afghanica* is restricted to the Givetian in Afghanistan but was regarded by Morzadec (2002) as a member of *Heliopyge* (we agree with Haas & Mensink, 1970 and Lieberman & Kloc, 1997 who assigned this species to *Bradocryphaeus*). Basse (2003, pl. 27, figs. 459, 460) illustrated two pygidia from the "Givetian or Frasnian in the vicinity of Nismes" that he designated *Bradocryphaeus* cf. *hispanica* (Richter & Richter, 1926). These pygidia are principally different from the species that we record herein in bearing median nodes on

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

the axis. According to our knowledge, *Bradocryphaeus* has not been recorded from the Givetian in Belgium with certainty.

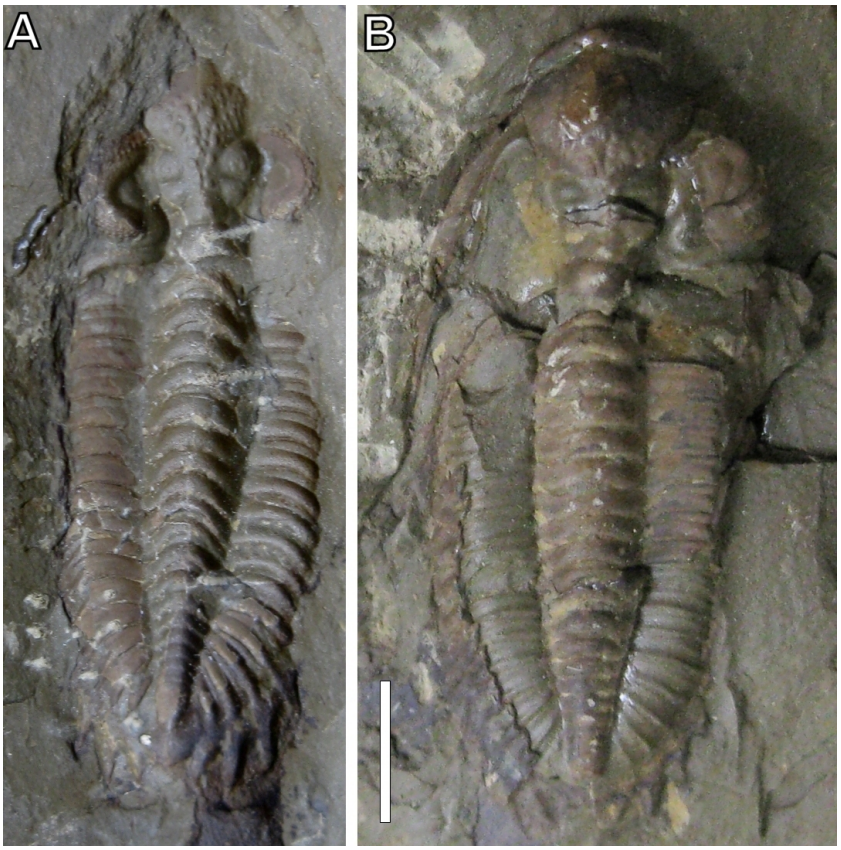


FIGURE 4.6 – IRSNB a12787, external mould of a complete specimen (A) and IRSNB a12788, partially exfoliated, complete exoskeleton (B) of *Bradocryphaeus maillieuxi* (Richter & Richter, 1926), from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Pl. Olloy 463, Nismes. These specimens irrevocably link typical features of the cephalon and the pygidium of *B. maillieuxi*, including the high parabolic cephalic outline, large tubercles on the glabella anterior to S0, six pairs of pygidial pleurae, and short pygidial pleural spines. Specimens were untreated for photography. Scale bar represents 5 mm.

Bradocryphaeus maillieuxi (Richter & Richter, 1926)
(Pl. 4.7, Figs. A-K ; Fig. 4.6)

* 1926 *Asteropyge (Asteropyge) maillieuxi* Richter & Richter, pp. 219-222, pl. 12, figs. 34-36.

v 1927 *Asteropyge (Asteropyge) maillieuxi* R. et E. Richter ; Maillieux, pp. 82, 83, pl. 4, fig. 5a.

1928 *Asteropyge (Asteropyge) maillieuxi* Rud. & E. Richter ; Richter & Richter, pp. 110,

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

111.
1970 *N. (B.) maillieuxi* (R. & E. Richter) ; Haas & Mensink, p. 16.
1970 *N. (B.) maillieuxi* (Rud. & E. Richter) ; Haas, p. 114.
1972 *N. (B.) maillieuxi* (Rud. & E. Richter) ; Gandl, p. 144.
1975 *N. (Br.) maillieuxi* (Rud. & E. Richter) ; Hahn & Hahn, p. 27.
1977 *Bradocryphaeus maillieuxi* (R. & E. Richter) ; Arbizu, p. 92.
1983 *Bradocryphaeus maillieuxi* (R. & E. Richter) ; Smeenk, p. 414, fig. 5.
2000 *Bradocryphaeus mailleuxi* (sic) ; Chlupac et al., p. 91, fig. 2.
2003 *B. maillieuxi* (Richter & Richter) ; Basse, p. 114.
2004 *Bradocryphaeus maillieuxi* (Richter & Richter) ; Basse & Weddige, p. 149.
2008 *Bradocryphaeus maillieuxi* ; Crônier & van Viersen, p. 481.
2007 *Bradocryphaeus maillieuxi* R & E Richter (sic) ; Daumeries, pp. 226, 227, unnumb. figs. [reproductions of the original drawings by the Richters and a photo of pygidium NHMM 2010015 (then priv. coll. AVV)]
2007 *Bradocryphaeus maillieuxi* (Richter & Richter) ; Van Viersen & Prescher, p. 158.

Material. NHMM 2010016, 2010017, USTL 0030, 0031, four cephala ; NHMM 2010014, 2010015, USTL 0025-0027, five pygidia ; from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Loc018, Nismes. IRSNB a12787, external mould of a complete specimen ; IRSNB a12788, partially exfoliated complete specimen ; from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Pl. Olloy 463, Nismes (type locality).

Discussion. The original description of this species by Richter & Richter (1926, pp. 219-222) is retained. Poor photographs of *Bradocryphaeus maillieuxi* were published by Maillieux (1927, pl. 4, fig. 5a) and Smeenk (1983, p. 414, fig. 5) figured a pygidium. We hope that the additional illustrations, especially of the cephalon, will be helpful. Furthermore, two topo- and stratotypical complete specimens are recorded to substantiate the association of the cephalon and the pygidium of this species for the first time.

For a comparison with co-occurring *Bradocryphaeus vanherlei* sp. nov. in Loc018, see below.

Bradocryphaeus vanherlei sp. nov.
(Pl. 4.8, Figs. A-M)

v e.p. 1926 *Asteropyge (Asteropyge) supradevonica* (Frech) ; Richter & Richter, pp. 215-218, pl. 12, figs. 30, 31.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

v 1927 *Asteropyge (Asteropyge) supradevonica* Frech (sic) ; Maillieux, p. 81, pl. 4, fig. 2.
e.p. 1975 *N. (Br.) supradevonica* (Frech) ; Hahn & Hahn, p. 27, pl. 1, fig. 8.
2007 *Bradocryphaeus supradevonicus* ; Crônier & van Viersen, p. 481.
2007 *Bradocryphaeus* cf. *supradevonicus* (Frech) ; Van Viersen & Prescher, p. 158.

Etymology. After Willy Vanherle, who has contributed much to the knowledge of the Frasnian fauna in Belgium and who kindly donated numerous trilobite specimens for the present and other studies.

Holotype. NHMM 2010023, pygidium (Pl. 4.8, Figs. J, M).

Paratypes. NHMM 2010018, 2010019, 2010025, three cephala ; NHMM 2010024, one external mould of a cephalon plus silicone cast ; NHMM 2010022, USTL 0008, 0009, three pygidia ; NHMM 2010020, 2010021, USTL 0028, three external moulds of pygidia plus silicone casts ; all from type locality and horizon.

Type locality and horizon. Loc018, Nismes ; Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation.

Diagnosis. Cephalon is entirely covered with closely spaced, very fine granules. Cephalic border is narrow (sag., exsag.) anterior to the glabella and somewhat widened (tr.) lateral to the eye. Subocular ridge is rudimentary yet accentuated by dense granulation. Fifth pair of pygidial pleural spines is about twice as long as associated pygidial pleural ribs.

Description. Cephalon is broadly rounded subtriagnular ; slightly pointed medially but without an anterior ledge. Glabella is moderately weakly vaulted (sag., tr.). Glabella anterior to S0 is as long (sag.) as wide (tr.) ; widest (tr.) adjacent to anterior extreme of librigena. Axial furrows moderately deep, diverging throughout but curved around lateral glabellar lobes. S0 is narrow (sag., exsag.) ; S1 short and slightly curved ; S2 straight (tr.) and abaxially indiscernible ; S3 backward curved adaxially. Occipital ring is about as wide (sag.) as glabella across L2 (tr.), ascending high above the rest of the glabella ; L1 is rudimentary ; L2 and L3 are weakly inflated and remain lower than central part of glabella. Expressively angular frontal glabellar lobe smoothly dropping in height towards anterior border but is well-demarcated anteriorly and laterally by distinct grooves. Eye is not particularly high, comprising maximally five (possibly six) lenses per dorsoventral file. Maximum width (tr.) of palpebral lobe is about 1.5 times that of L3. Librigenal

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

field is weakly vaulted abaxial to the eye. Lateral border is dorsally flattened. Lateral border furrow is shallow. Genal field is wide (tr.) in front of the eye. Posterior border runs subtransversally. Genal spines are moderately long (more or less equalling sagittal length of cephalon) and thin.

Pygidium is smoothly rounded to slightly subtriangular ; on average 1.5 times wider (tr.) than long (sag.). Posterior proportionally tapering, slightly convexly rounded (tr.) axis comprised of ten axial rings, the first five of which are medially anteriorly curved ; the remaining rings are straightened (tr.) and demarcated by shallow, groove-like furrows. Five pairs of weakly curved pleurae which are devoid of sculpture and with rib segmentation of the *supradevonicus*-type. First pleura is about 2 times longer than fifth. Proximal tip of fifth pleura reaches fifth axial ring. Posterior pleural bands are three times larger (exsag.) than anterior bands, extended onto pygidial border and continue as pleural spines. First pleural spine is short ; backwardly curved. Second pleural spine is moderately long ; almost straight. Third pleural spine is similar to second but slightly longer. Fourth pleural spine is somewhat thicker than third and clearly longer ; running subexsagitally. Fifth pleural spine pair is straight ; converges posteriorly ; and is about as long as first pair. Terminal lappet is short, triangular. Border and spines are covered with densely-spaced, small granules.

Discussion. In redescribing *Bradocryphaeus supradevonicus*, Richter & Richter (1926) did not distinguish between specimens from Nismes and topotypical ones from Oos in the Eifel. This classification has been widely adopted in the literature since. Kowalski (1990, fig. 42) illustrated a complete specimen and Basse (2003, pl. 27, figs. 444-455) cephala and pygidia of *B. supradevonicus* from Oos which, in our view, are distinctly different from the specimens from Nismes. These last are therefore reassigned to *Bradocryphaeus vanherlei* sp. nov. Both species share a number of characters such as the fourth pleural spine being about as long as the pygidial axis (sag.) excluding the articulating half ring ; the posterior band of the fifth pygidial pleura touching the fifth axial ring ; and the posterior pygidial pleural bands of both taxa being similarly shaped. *Bradocryphaeus supradevonicus* is principally different from *B. vanherlei* sp. nov. in having a cephalon with a high parabolic outline ; tubercles on the glabella anterior to S0 ; a broad (tr.) subocular groove that is abaxially demarcated by a prominent subocular ridge ; a broader (sag., exsag.) cranidial border anterior to the glabella which is narrower (tr.) lateral to the eye ; longer, distally inward curved genal spines ; the fifth pair of pygidial pleural spines is shorter than the associated pleural ribs. The same characters may be used to contrast *B. maillieuxi* with *B. vanherlei* sp. nov. in addition to the development in *B.*

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

maillieuxi of a sixth pair of pygidial pleurae ; short, keel-shaped pygidial pleural spines with broader bases ; posterior bands of fifth pygidial pleural pair touching the axis posterior to the fifth ring. Given that (1) two types of cephala and pygidia (representing two species) are known from the Ermitage Member directly east of Nismes and (2) the cephalon and pygidium of one of these species, *B. maillieuxi*, are correctly associated (Fig. 4.6) it is conservative to assume that our cephala and pygidia of *B. vanherlei* sp. nov. are correctly assigned to this second species.

Bradocryphaeus mosanus (Richter & Richter, 1926) was originally described from the middle Frasnian in Givet (France) and Boussu-en-Fagne (Belgium). According to Richter & Richter (1926), their species is different from *B. supradevonicus* (*sensu* Richter & Richter, 1926) as follows : less posteriorly directed pygidial pleurae, always with a well-developed sixth pair ; pygidial pleural spines originate close to one another, taper quickly and sword-like, and are clearly keel-like shaped ; the terminal pygidial spine is wider, not at all keel-like, and prolonged into a long, sharp tip ; granules are already discernible at 4× magnification ; on the cephalon, the keel around the eye lies deeper, closer to the lateral border, and the visual surface is higher. Examination of the type material in the IRSNB has led us to the conclusion that this comparison is weakly defined since only the two pygidia from Givet (holotype IRSNB a7789) and Boussu-en-Fagne (paratype IRSNB a7790) that were figured by the Richters (*ibid.*, pl. 12, figs. 32, 33) show all of the pygidial characters that were described by these authors. There are also cephala in the IRSNB which according to their labels belong to *B. mosanus*, but these are all poorly preserved so that they cannot be compared with *B. vanherlei* sp. nov. other than that they appear to have a well-developed subocular ridge.

The Université de Liège houses numerous sclerites from the Frasnian in the Hotton area which are labelled "*Cryphaeus valleeanus* Dewalque", a *nomen nudum* following Asselbergs (1912, pp. 39, 40) and Richter & Richter (1926, p. 213), and opposed to Daumeries (2007, p. 223) who placed it in synonymy of *Bradocryphaeus hispanica*. This material includes large pygidia with six pairs of pleurae and that bear a resemblance to the holotype of *B. mosanus*. A redescription of *B. mosanus* will be required on the basis of new specimens from the type locality in order to conduct a comprehensive comparison with the material from Boussu-en-Fagne, Nismes and Hotton.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Bradocryphaeus neptuni sp. nov.
(Pl. 4.9, Figs. G, H ; Pl. 4.10, Figs. C-J)

Etymology. After Neptune (Neptunus), Roman god of water and the sea, and the eponymous "Grottes de Neptune" which are adjacent to the Lion quarry.

Holotype. USTL 0001, cephalon (Pl. 4.10, Figs. C, D, E, G).

Paratypes. USTL 0023, paratype pygidium on the same rock slab as the holotype. NHMM 2010029, 2010030, two topotypical pygidia collected by R. Walter from the Boussu-en-Fagne Member of the Grands Breux Formation in 1962.

Type locality and horizon. Loc043, Frasnes ; probably Boussu-en-Fagne Member of the Grands Breux Formation.

Diagnosis. Cephalon is strongly vaulted (tr.), rounded subtriangular in outline. Glabella anterior to S0 is covered with moderately closely spaced, moderately large tubercles. Visual surface comprising maximally 7 lenses per dorsoventral file. Fixigenae bear small pits ; librigenae are devoid of sculpture. Subocular ridge is very well-developed. Pygidium with short (tr.), narrow (exsag.) fenestrae adaxially.

Description. Cephalon has a rudimentary anterior ledge in front of the glabella. Glabella anterior to S0 is slightly wider (tr.) than long (sag.) ; widest (tr.) adjacent to anterior extreme of librigena ; dorsally flattened centrally (sag., tr.). Axial furrows moderately deep, exsagittally running lateral to L1, from there diverging until halfway along L3 (exsag.) and converging again towards S3. S0 is narrow (sag., exsag.) ; S1 crescent-shaped ; S2 weakly curved and abaxially indiscernible ; S3 almost straight. Occipital ring is about as wide (sag.) as glabella across L2 (tr.), ascending high above the rest of the glabella ; L1 is rudimentary ; L2 and L3 are dorsally flattened, forming a subhorizontal plane together with central part of glabella. Angular frontal glabellar lobe dropping in height proportionally towards anterior border but is well-demarcated abaxially by steep edges. Facial suture smoothly diverging between α and β ; then slightly converging on γ. Postocular suture is smoothly sinusoidal. Eye is high, parabolic in outline. Maximum width (tr.) of palpebral lobe is equal to that of L3. Subocular ridge and groove are particularly well-developed. Librigenal field is very steep abaxial to the eye. Lateral border is dorsally flattened ; slightly sloped ; of steady width (tr.) near the eye and slightly narrower in front of the frontal glabellar lobe. Lateral border furrow is shallow but well-defined by a slope change between genal field and lateral border. Genal field is wide (tr.)

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

in front of the eye. Posterior border runs subtransversally ; slightly broadening (exsag.) abaxially. Genal spines are only known from specimens in private collections and similar to that of *Bradocryphaeus vanherlei* sp. nov.

Pygidium : see discussion.

Discussion. Bradocryphaeus neptuni sp. nov. is a rare species yet specimens other than the ones recorded herein were found in the Lion quarry. Unfortunately, all of these including a complete specimen in the collection of J. van den Wijngaard (AVV, pers. comm.), remain in private hands. However, the new species does not come particularly close to any of the previously recorded species of this genus in the Ardennes. Only its pygidium is generally similar to that of *B. vanherlei* sp. nov. yet easily distinguished through its more widely rounded outline, the presence of fenestrae, and proximally robuster pleural spines.

Bradocryphaeus sp. 20
(Pl. 4.9, Figs. A, C, D)

Material. NHMM 2010028, internal and external moulds of a pygidium ; from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Loc020, Frasnes.

Discussion. The pygidium of *B.* sp. 20 bears a close resemblance to that of *Bradocryphaeus maillieuxi* but is different in having thinner pleural spines and five in stead of six pairs of pleurae. Additional specimens will be needed to assess the identity of this species.

Genus *Heliopyge* Haas & Mensink, 1970

Synonyms. Alcaldops Arbizu, 1977, by subjective synonymy (Morzadec, 1983).

Type species. Asteropyge (Comura) helios Richter & Richter, 1926 from the Frasnian of Belgium.

Discussion. Lieberman & Kloc's (1997) diagnosis of *Heliopyge* is not followed here for reasons already discussed by van Viersen & Prescher (2007). According to Morzadec (2002), *Heliopyge* is characterised by a pygidium with fenestrae and five pairs of pleural spines. As stated above, *Bradocryphaeus neptuni* sp. nov. also shows these characters which indicates that their combination is not restricted to species of *Heliopyge*.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Heliopyge helios (Richter & Richter, 1926)
(Pl. 4.9, Figs. B, E-G ; Pl. 4.10, Figs. A, K)

v* 1926 *Asteropyge (Comura) helios* Richter & Richter, pp. 223-225, pl. 12, figs. 37-39.
v 1927 *Asteropyge (Comura) helios* R. et E. Richter ; Maillieux, p. 83, pl. 4, fig. 6.
1928 *Asteropyge (Comura) helios* Rud. & E. Richter ; Richter & Richter, pp. 110, 113.
1961 *C. (C.) helios* R. et E. Richter (sic) ; Pillet, p. 110.
1970 *Neocalmonia (Heliopyge) helios* (R. & E. Richter) ; Haas & Mensink, p. 21.
1970 *N. (H.) helios* (Rud. & E. Richter) ; Haas, pp. 107, 115, 116.
1972 *Neocalmonia (Heliopyge) helios* (Rud. & E. Richter) ; Gandl, p. 141.
1975 *N. (H.) helios* (Rud. & E. Richter) ; Hahn & Hahn, p. 27, pl. 1, fig. 9.
1983 *H. helios* ; Morzadec, p. 150.
2000 *Heliopyge helios* ; Chlupac et al., p. 91, fig. 2.
2007 *Heliopyge helios* ; Crônier & van Viersen, p. 481.
e.p. 2007 *Heliopyge helios* R & E Richter (sic) ; Daumeries, pp. 232, 233, unnumb. figs. [reproductions of the original drawings by the Richters and a photo of a pygidium of *Bradocryphaeus*]
2007 *H. helios* ; Van Viersen & Prescher, p. 158.
v 2009 *Heliopyge helios* ; Bonino & Kier, pl. 156, fig. c [photo of a pygidium from Loc018 (priv. coll. of AVV)].

Material. IRSNB a7808, holotype external (Pl. 4.10, Fig. A) and internal moulds of a pygidium (we provide here the first photographic material of the holotype) ; IRSNB a7807, paratype internal mould of a (juvenile ?) complete specimen ; IRSNB a12786, internal and external moulds of a cephalon ; from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Pl. Olloy 463, Nismes (type locality). USTL 0002, one cephalon ; NHMM 2010026, 2010027, two partial cephala ; from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Loc018, Nismes.

Description. Cephalon is rounded subtriangular in outline, bearing a short, flattened anterior ledge in front of the glabella. Glabella anterior to S0 is slightly longer (sag.) than wide (tr.) ; centrally (sag., tr.) flattened ; widest (tr.) lateral to anteriormost point of genal field. Axial furrows deep, exsagittal near S1, smoothly outward curved around S2 and S3. S0 is narrow (sag., exsag.) and deep ; S1 crescent-shaped ; S2 straight, abaxially indiscernible ; S3 straightened to slightly sinusoidal ; occipital ring is about half as long (sag.) as anterior glabellar lobe, ascending high above the rest of the glabella ; L1 rudimentary ; L2 and L3 dorsally flattened ; angular anterior glabellar lobe descending proportionally anteriorly but well-demarcated abaxially by steep edges. Facial suture

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

smoothly diverging between α and β; then slightly converging on γ. Postocular suture is smoothly sinusoidal. Eye is incompletely known, its outline is parabolic (tr.). Palpebral lobe is as wide (tr.) as half the glabella (tr.) along L3. Subocular groove and ridge are weakly developed. Genal field is vertical under the eye. Lateral border is dorsally flattened; of a constant width (tr.) near the eye; slightly broadening only anteriorly and posteriorly; extended as a strip onto the genal spine but rapidly tapering backwards at the cost of the similarly extended posterior border. Lateral border furrow is shallow but well-defined because of a slope change between genal fields and lateral border. Genal field is narrow (tr.) in front of the eye. Posterior border is subtransverse; slightly broadening (exsag.) abaxially. Posterior border furrow is deep, subtransverse. Genal spine is developed as a long flange (2.5 times longer than the cephalon), proximally outward directed and distally faintly inward curved. Tubercles are scattered centrally on the glabella, on the anterior glabellar lobe, L2, L3, and smaller ones on occipital ring and L1. Coarse, large granules are present on the inner part of the genal spine and very fine granules are present on the lateral border.

Pygidium with a triangular outline, about 1.5 times wider (tr.) than long (sag.). Axis is narrow (tr.), representing maximally a quarter of the pygidial width (tr.), well-differentiated from postaxial field, comprising 12 rings plus a terminal piece (11+1 in smaller specimens). Anterior six inter-ring furrows are broad (sag., exsag.) and slightly anteriorly curved; remaining inter-ring furrows are barrow (sag. exsag.) and straight (tr.). Axial furrows are less convergent posteriorly from sixth ring. Pleural field is composed of six pleurae; the first is twice as long as the fifth. Anterior and posterior pleural bands are curved and sloped in lateral view; anterior pleural bands are lower and twice as thin (exsag.) as posterior pleural bands. Pleural furrows rather faint and thin, interpleural furrows indistinguishable due to the exceedingly well-developed fenestrae which extend across the entire pleural field (tr.). There are five pairs of pleural spines that originate mostly from the posterior pleural bands and, to some extent, from the anterior pleural bands. The first spine is about 1.5 times longer than the associated pleura. The fourth pleural spine is longest; more than four times longer then the associated pleura. The fifth pleural spine is twice as thin as the fourth. Terminal lappet is elongated teardrop-shaped; thinner than fifth pleural spine. All spines are covered with fine granules.

Discussion. Richter & Richter (1926) based their illustrations and description of the cephalon and thorax of *Heliopyge helios* on one of the paratypes, a small, internal mould of what is probably a juvenile specimen (see Pl. 4.10, Fig. K). We record here

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

the cephalic remains of three large holaspides and provide an emended description of the cephalon (the description of the pygidium by Richter & Richter is sustained except that note is made of the particularly well-developed fenestrae which were not mentioned by the Richters at all). Among the most important differences with the cephalon as the Richters depicted it are the exceedingly broad (tr.) palpebral lobes with sharply curved facial suture near δ ; the presence of an anterior ledge in front of the glabella and long genal spines ; the absence of a median node on the occipital ring. The eyes are mostly broken off in our specimens, suggesting that they are high in H. helios as indicated in the drawing by the Richters from 1926.

Heliopyge helios is highly endemic. Eighty years after its original description it has only been found directly east of Nismes and is still the sole *Heliopyge* species known from Belgium. The genus has not been recorded in the Eifel. None of the *Heliopyge* species from Spain, France (Massif armoricain) and Iran appear to be particularly close to *H. helios* except for Morzadec's (1983) *Heliopyge aff. helios* from the Lower Frasnian in the Massif armoricain. Both species share the comparatively long pygidial pleural spines the fourth pair of which projects furthest posteriorly, and the well-developed fenestrae (*ibid.*, p. 150). According to Morzadec, the French taxon is different in having ten axial rings that each bear a median tubercle whereas the Belgian taxon has twelve axial rings without median tubercles.

4. Acknowledgements

The manuscript was much improved by the valuable comments of the reviewers, P. Morzadec and M. Basse. E. Steurbaut, A. Folie and A. Dreze allowed us to examine type specimens in the collections of the IRSNB. E. Poty allowed us to study specimens in the collections of the Université de Liège. W. Vanherle (Koersel) donated trilobite specimens for study, two of which were originally collected by R. Walter (Anderlecht). H. Prescher (Kerpen) prepared one of the trilobite specimens and provided access to topotypical specimens of *B. supradevonicus* for comparison. B. Mistiaen (FLST) and W. Vanherle participated in helpful discussions on the Lion quarry. We sincerely thank all these persons for their help. This study was supported by the Synthesys Project (http ://www.synthesys.info) which is funded by the European Community Research Infrastructure Action under the FP6 "Structuring the European Research Area Programme" and which has enabled AB to visit the IRSNB for examining its collections.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

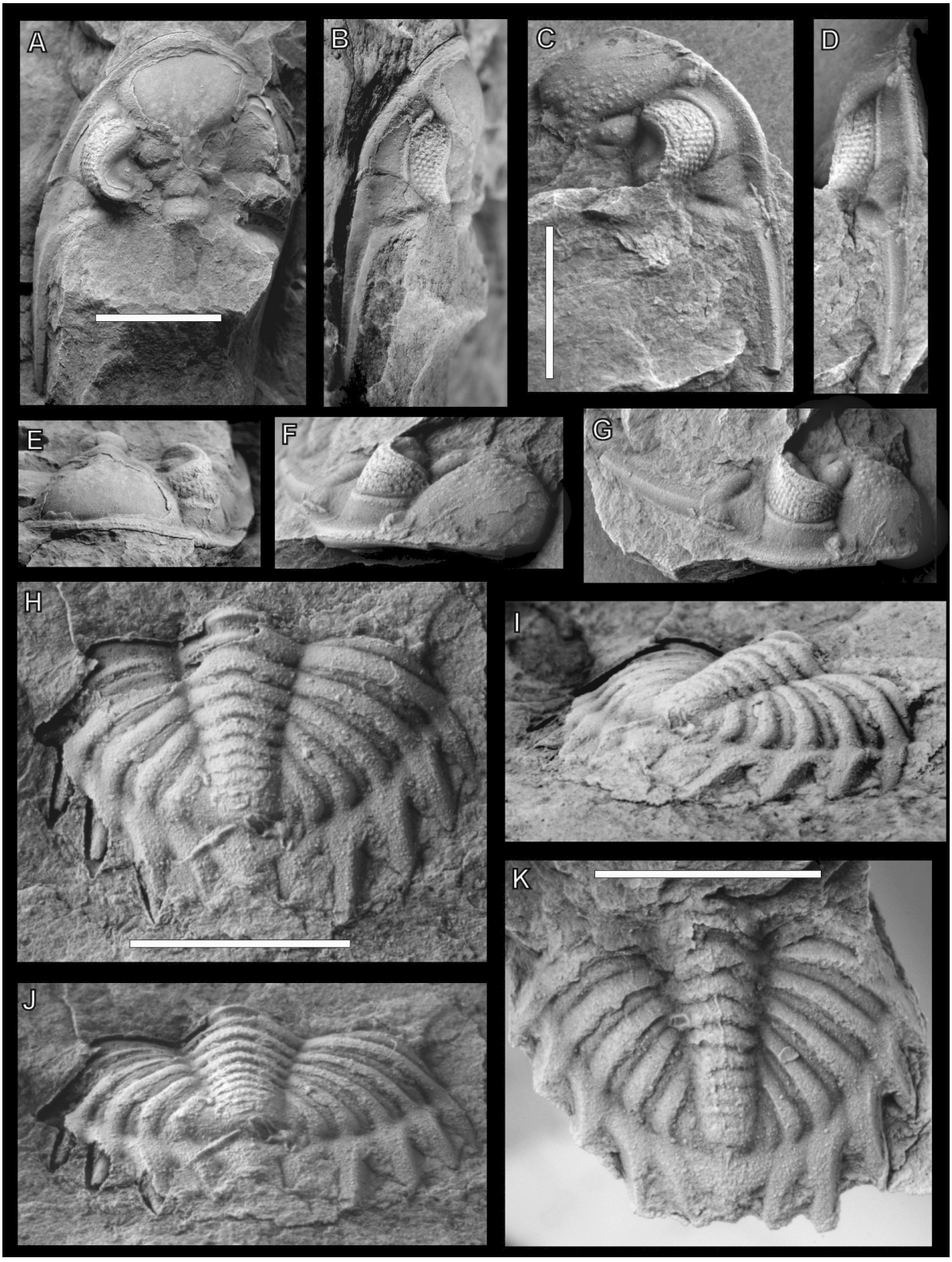


FIGURE 4.7 – *Bradocryphaeus maillieuxi* (Richter & Richter, 1926) from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Loc018, Nismes. A, B, E. cephalon, NHMM 2010017, in dorsal (A), lateral (B) and anterior (E) views. C, D, F, G. cephalon, NHMM 2010016, in dorsal (C), lateral (D), anterior (F) and oblique anterolateral (G) views. H-J. pygidium, NHMM 2010014, in dorsal (H), posterolateral (I) and posterior (J) views. K. pygidium, NHMM 2010015, in dorsal view.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

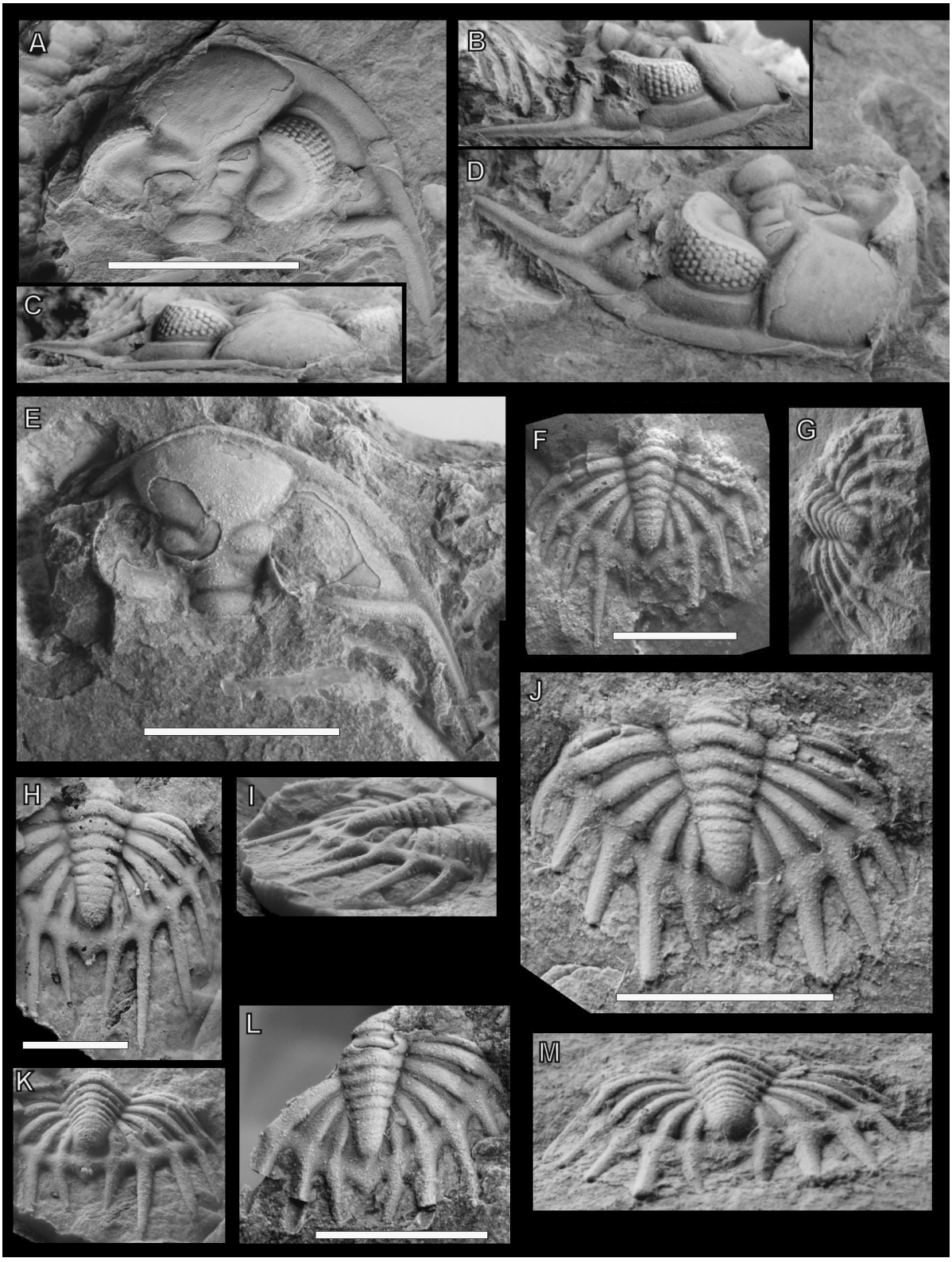


FIGURE 4.8 – *Bradocryphaeus vanherlei* sp. nov. from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Loc018, Nismes. A-D. paratype cephalon, NHMM 2010018, in dorsal (A), lateral (B), anterior (C) and oblique anteriorolateral (D) views. E. paratype cephalon, NHMM 2010019, in dorsal view. F, G. paratype silicone cast of external mould of a pygidium, NHMM 2010020, in dorsal (F) and posterior (G) views. H, I, K. paratype silicone cast of external mould of a pygidium, NHMM 2010021, in dorsal (H), posterolateral (I) and posterior (K) views. J, M. holotype pygidium, NHMM 2010023, in dorsal (J) and posterior (M) views. L. paratype pygidium, NHMM 2010022, in dorsal view.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

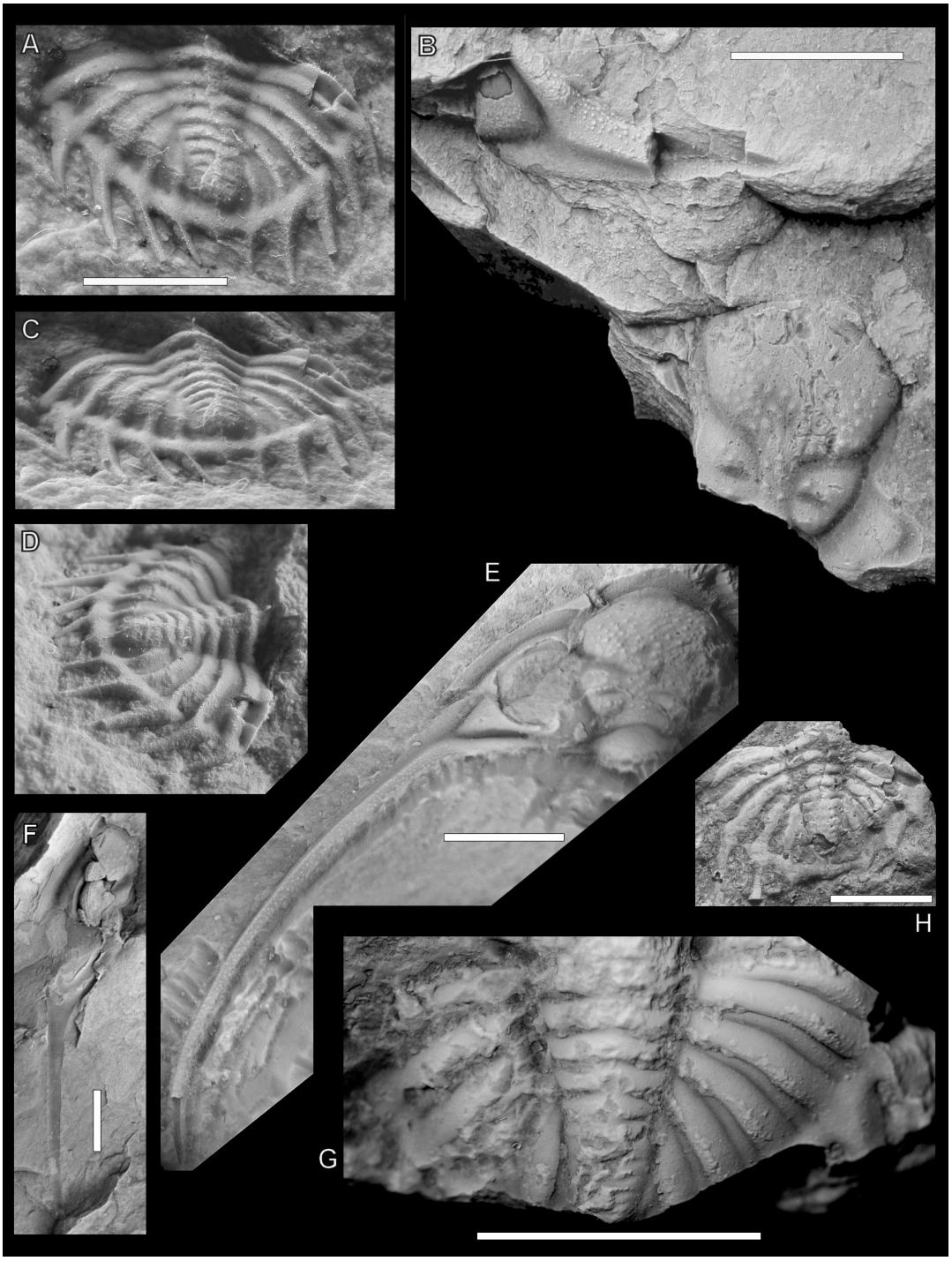


FIGURE 4.9 – *Bradocryphaeus* sp. 20 from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Loc020, Frasnes. A, C, D. silicone cast of external mould of a pygidium, NHMM 2010028, in dorsal (A), posterior (C), and oblique lateral (D) views. *Heliopyge helios* (Richter & Richter, 1926) from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Loc018, Nismes. B. disarticulated cephalon, NHMM 2010026, in dorsal view. E, cephalon, USTL 0002, in dorsal view. *Heliopyge helios* (Richter & Richter, 1926) from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Pl. Olloy 463, Nismes (type locality). F. cephalon, IRSNB a12786, oblique lateral view. *Bradocryphaeus neptuni* sp. nov. from the Boussu-en-Fagne ? Member of the Grands Breux Formation in Loc043, Frasnes. G. paratype pygidium, USTL 0023, in dorsal view. *Bradocryphaeus neptuni* sp. nov. from the Boussu-en-Fagne Member of the Grands Breux Formation in Loc043, Frasnes. H. paratype pygidium, NHMM 2010030, in dorsal view. Specimen was left untreated prior to photography.

© 2012 Tous droits réservés
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

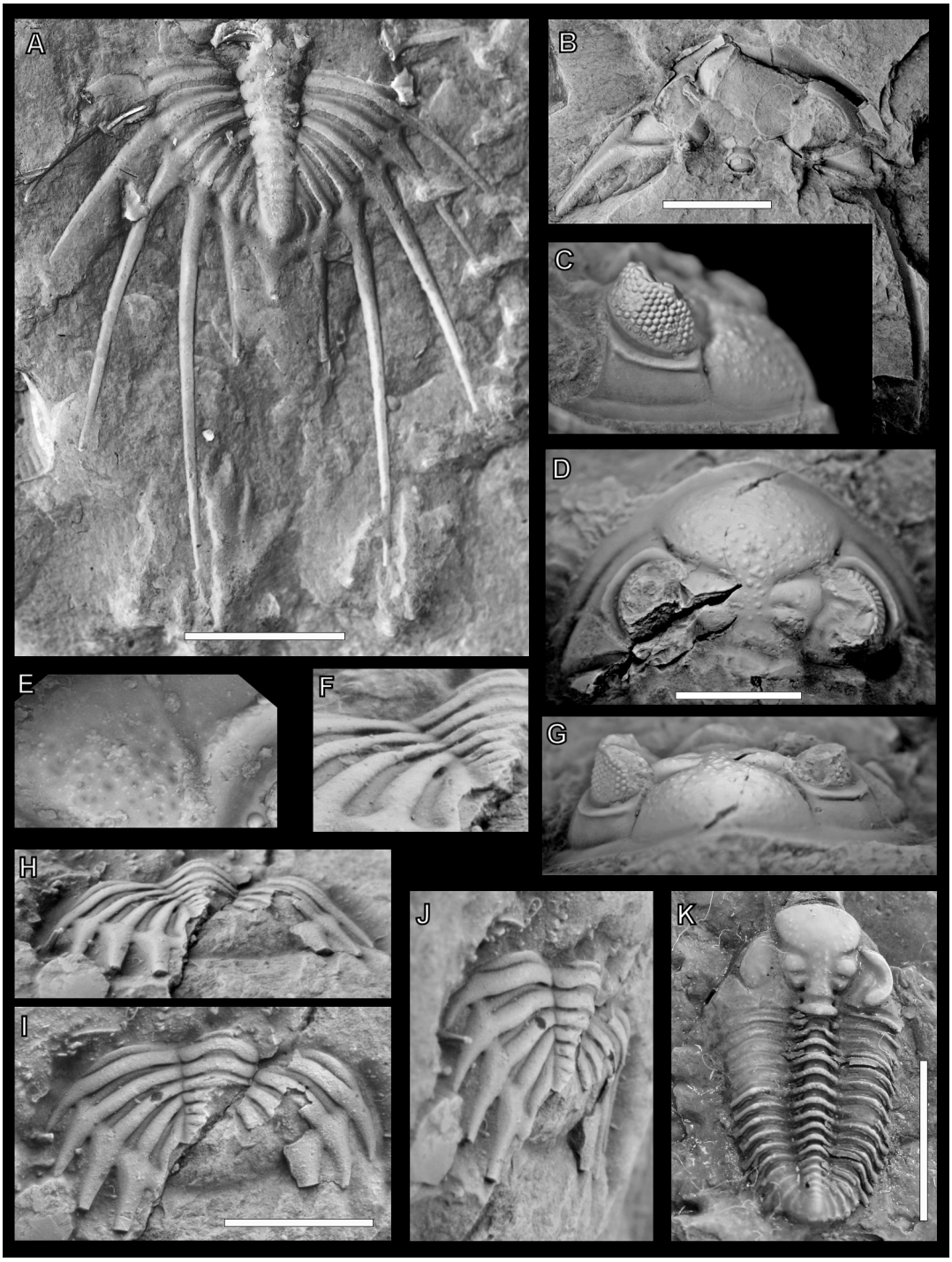


FIGURE 4.10 – *Heliopyge helios* (Richter & Richter, 1926) from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Pl. Olloy 463, Nismes (type locality). A. holotype external mould of a pygidium, IRSNB a7808, in dorsal view (= basis for reconstruction of pygidium by Richter & Richter, 1926, pl. 12, fig. 38). K. paratype internal mould of a (juvenile ?) complete specimen, IRSNB a7807, in dorsal view (= basis for reconstruction of cephalon by Richter & Richter, 1926, pl. 12, fig. 37). *Heliopyge helios* (Richter & Richter, 1926) from the Ermitage Member of the Moulin Liénaux Formation in Loc018, Nismes. B. incomplete cephalon, NHMM 2010027, in dorsal view. *Bradocryphaeus neptuni* sp. nov. from the Boussu-en-Fagne ? Member of the Grands Breux Formation in Loc043, Frasnes. C, D, E, G. holotype cephalon, USTL 0001, in lateral (C), dorsal (D), and anterior (G) views, and close-up of left fixigena (E). *Bradocryphaeus neptuni* sp. nov. from the Boussu-en-Fagne Member of the Grands Breux Formation in Loc043, Frasnes. F, H-J. paratype pygidium, NHMM 2010029, close-up of left pleural field (F), and in posterior (H), dorsal (I), and oblique lateral (J) views. All scale bars represent 5 mm.

© 2012 Tous droits réservés. http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

4.3 Analyse cladistique de la sous-famille des Asteropyginae

L'étude de la systématique réalisée dans la section précédente met en évidence que la mise à jour de la phylogénie des Asteropyginae est nécessaire. La dernière analyse de ce groupe a été effectuée en 1997 par Lieberman & Kloc et de nouvelles formes ont été décrites depuis.

Une phylogénie de ce groupe à partir d'une analyse cladistique présente l'intérêt 1) de proposer une systématique robuste, 2) d'étudier l'évolution des différents états de caractères afin de comprendre leur mise en place au cours de l'histoire du groupe et 3) de fournir un scénario évolutif à partir duquel se baseront de futures analyses sur les processus macroevolutifs, les changements morphologiques et ontogénétiques, les fluctuations de la biodiversité, les reconstructions paléobiogéographiques ?

4.3.1 Les arbres phylogénétiques

En quoi consiste une analyse phylogénétique ? Il s'agit de retrouver les relations de parentés entre différentes espèces ou groupes d'espèces. En d'autres termes, cela revient à déterminer entre trois groupes d'espèces A, B et C (Fig. 4.11), ceux dont le dernier ancêtre commun n'est pas l'ancêtre du troisième.

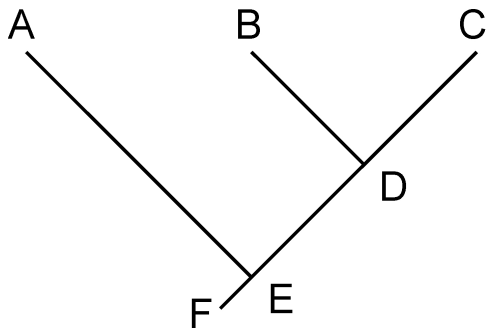


FIGURE 4.11 – exemple d'arbre phylogénétique enraciné de trois taxons A, B et C, B et C étant plus proche l'un de l'autre que de A. D : dernier ancêtre commun de B et C ; E : dernier ancêtre commun de A, B et C ; F : racine de l'arbre.

On représente ces relations de parentés à l'aide d'arbres dits phylogénétiques. Ce type de représentation fait parti des graphes connexes, non cycliques (un seul chemin permet d'aller à un des sommets de l'arbre) et enracinés (les liens sont orientés définissant une base et des sommets ; Darlu & Tassy, 1993). Le sommet de chaque branche corres-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

pond à un groupe d'espèces et le croisement de deux branches (un noeud), à l'ancêtre hypothétique de ces organismes (Fig. 4.11).

4.3.2 Taxons et caractères

Un taxon est un regroupement d'organismes reconnu en tant qu'unité possédant un certain nombre de caractères en commun (Darlu & Tassy, 1993). Un caractère est un attribut pouvant être observé chez un organisme. Ces caractères constituent l'unité fondamentale à la base des analyses phylogénétiques. Un caractère présent sous plusieurs formes, suivant les taxons est, dès lors, subdivisé en " état de caractère ". Par exemple, le nombre d'épines pygidiales est un caractère et la présence de 5 épines est un des états possibles pour ce caractère. Ainsi, chaque taxon étudié aura son phénotype codé en caractère et état de caractère.

4.3.3 Le concept de ressemblance

Les analyses phylogénétiques sont basées sur un concept simple, celui de la similitude. Ainsi, plus les organismes se ressemblent, plus ils ont des liens de parentés étroits. Néanmoins, différentes définitions peuvent correspondre au concept de ressemblance, impliquant dès lors, l'utilisation de méthodes phylogénétiques différentes.

Les analyses phylogénétiques de type cladistique (Hennig, 1950, 1966; Wiley, 1981; Nelson & Platnick, 1981; Schoch, 1986; Matile et al., 1987; d'Udekem Gevers, 1990) se basent sur le partage de caractères qui sont uniquement hérités d'un ancêtre commun (caractères homologues) et non liés à des phénomènes de convergences (apparition indépendante de caractères similaires) ou de reversions (apparition d'un caractère ayant l'apparence de la morphologie ancestrale) que l'on nomme caractères homoplasiques (Lankester, 1870; Simpson, 1961). De plus, seul le partage d'un état de caractère dérivé (synapomorphie) peut révéler une relation étroite de parenté. Il convient dès lors d'identifier un état ancestral (plésiomorphe) et dérivé (apomorphe) pour chaque caractère.

4.3.4 Identification du sens des transformations évolutives des caractères

Il existe plusieurs critères pour identifier l'état ancestral d'un caractère. La méthode la plus couramment utilisée est la comparaison avec un ou plusieurs taxons externes (extragroupe) au groupe analysé (Hennig, 1966; Wiley, 1976). Ainsi, un état de caractère

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

présent dans le groupe d'étude et observé à l'extérieur de ce groupe indique un état ancestral (plésiomorphe) du caractère. Si l'état n'est pas présent dans le groupe externe, alors il est dérivé (apomorphe).

4.3.5 Le principe de parcimonie

L'application de l'analyse cladistique nécessite de proposer une hypothèse de transformation du caractère. Pour cela, il convient de compter le nombre de transformations évolutives (ou pas) permettant de retranscrire l'état de caractère de chaque taxon analysé en fonction de leur relation phylogénétique. Prenons, un exemple très simple (Fig. 4.12a-b), un taxon A est porteur d'un état de caractère plésiomorphe 0 et deux autres taxons, B et C, d'un état de caractère apomorphe nommé 1. Dès lors, il existe deux possibilités quant à l'histoire évolutive de ce caractère. Soit, le dernier ancêtre commun des taxons B et C était porteur de l'état de caractère 1, ce qui nécessite un seul pas évolutif. Soit cet ancêtre était à l'état 0, ce qui impose une transformation disjointe du caractère entre ces deux taxons et donc deux pas évolutifs. Chaque pas évolutif étant une hypothèse, il convient logiquement de limiter au maximum leur nombre. La première hypothèse (correspondant à une homologie) sera donc préférée à la seconde (correspondant à une homoplasie) que l'on dénomme hypothèse *ad hoc*. C'est le principe de parcimonie qui permet de lever les possibilités quant à la distribution des états de caractères (Darlu & Tassy, 1993).

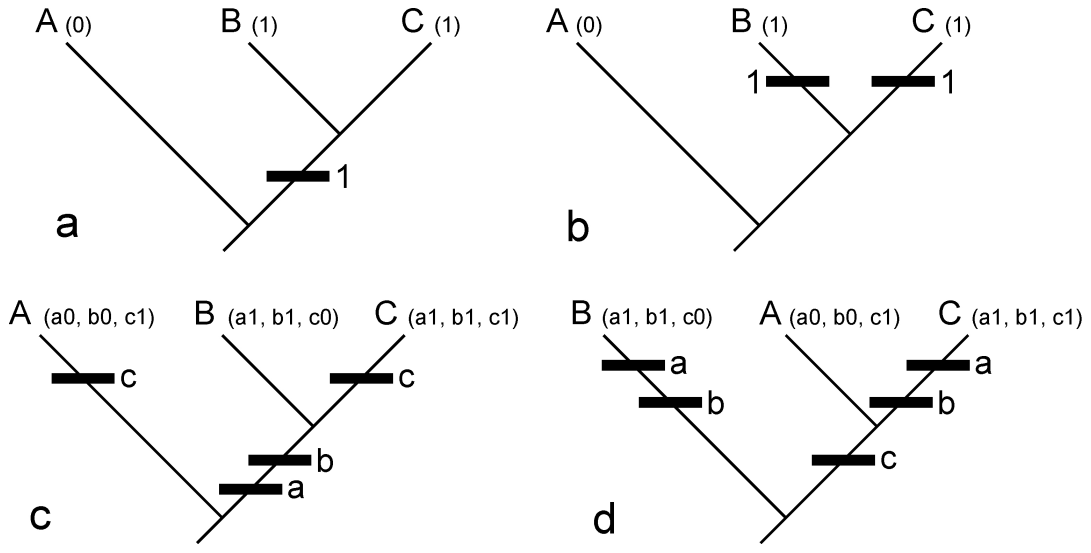


FIGURE 4.12 – exemples des transformations des caractères et de la mise en application de la parcimonie. A, B et C : taxons ; a, b et c ; 0 : état plésiomorphe ; 1 état apomorphe.

Ainsi chaque caractère est porteur d'une topologie des relations phylogénétiques des

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

taxons étudiés. Il est très courant que les différentes topologies soient en conflits, qu'il n'y ait pas de congruence. Dès lors, il est nécessaire d'élever des hypothèses *ad hoc* pour résoudre ces conflits. Comment déterminer les caractères porteurs de l'information phylogénétique de ceux porteurs d'une homoplasie ? Le principe de parcimonie (minimisation des hypothèses) est une nouvelle fois appliqué. Prenons un autre exemple illustré dans la Figure 4.12c-d : trois taxons (A, B, C) avec chacun trois caractères où l'état 0 est plésiomorphe et l'état 1 est apomorphe : A (a0, b0, c1), B (a1, b1, c0), C (a1, b1, c1). Dans le cas présent, les caractères a et b indiquent que les taxons B et C sont plus proches parents que A. En revanche, le caractère c rapproche les espèces A et C. Si l'on place les transformations de caractères sur la topologie considérant B et C comme proches parents (Fig. 4.12c) alors 4 pas évolutifs sont nécessaires pour retranscrire le phénotype des taxons au sommet des branches. Dans le cas d'une topologie où A et C sont proches parents, 5 pas évolutifs sont maintenant nécessaires (Fig. 4.12d). Le principe de parcimonie étant toujours avare en hypothèses, il faut donc naturellement choisir la topologie regroupant B et C par rapport à A. Ainsi les caractères b et c sont homologiques et le caractère a est homoplasique.

4.3.6 The systematics and phylogeny of the Devonian subfamily Asteropyginae (Trilobita : Phacopida)

by

Arnaud Bignon and Catherine Crônier

prepared for *Journal of Systematic Palaeontology*

Abstract

Traditionally, the evolutionary scenarios of Asteropyginae were organised on two major clades involving four pygidial patterns. The first cladistic analysis performed on the subfamily keeps the organization into two clades. However, the phylogenetic relationships between genera are unexpected compared to the traditional evolutionary scenarios. Moreover, the previous systematic based on the pygidial segmentation was made obsolete. In this study, we performed a new phylogenetic analysis from well-known taxa and recent discoveries. 52 species assigned to 32 genera have been analysed from a dataset of 69 characters. 3 more species are used as outgroup. The 10 most parsimonious trees have a length of 422 steps and a retention index of 0.744. Our analysis confirms the monophyly of Asteropyginae without the genus *Protacanthina*. The phylogenetic pattern is unconventional because a largely pectinate topology is resolved, rather than two large clades corresponding to formerly-delineated pygidial morphs. Nevertheless, most relationships

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

between genera suggested in the traditional evolutionary scenarios of the subfamily have been recovered. The main difference comes from the origin of the group. While, *Treveropyge* is usually considered as the origin of the remaining Asteropyginae, presently, it is *Destombesina* a genus associated to *Pseudocryphaeus*. From the new phylogenetic pattern, the pygidial models are redefined and we describe five new cephalic morphologies. A taxonomical definition is proposed in relation to the new morphological models. The diagnosis of genera is redefined in order to more accurately delimit clades. This work implies the modified generic assignments for some species and the erection of four new genera : *Minicryphaeus* n.g., *Gandlops* n.g., *Morzadecops* n.g. and *Pennarbedops* n.g.

1. Introduction

Asteropyginae constitutes one of the most famous groups of Devonian trilobites. Indeed, some members of this subfamily present extraordinary morphology such as very long genal or pygidial spines, numerous vertical spines throughout the body or long blade and trident shaped precephalic projection (Chatterton et al., 2006). This subfamily persisted from the Lochkovian to the Frasnian (Feist, 1991) and comprised more than 250 species (Lieberman & Kloc, 1997). A first peak of biodiversity was reached during the Emsian followed by a drastic fall due to an important sea level rise at the transition Emsian-Eifelian. A second peak, less important, is recorded in the middle Frasnian. Nevertheless, the Kellwasser event strongly affected the subfamily which disappeared before the Famennian (Morzadec, 1992). Asteropyginae occurred all over the world, mainly in North Africa, Europe and North America and, in a smaller proportion, in Asia and South America (Lieberman & Kloc, 1997). Consequently, Asteropyginae could bring impressive information on various research topics such as macroevolutionary patterns and processes, ontogenetic modifications, biodiversity fluctuations, palaeoenvironmental and palaeobiogeographic reconstructions.

Phylogeny is the fundamental element to perform reliable studies in these domains. Traditionally, asteropygine phylogenetic evolution showed two separate clades (Haas, 1970; Gandl, 1972; Arbizu, 1977; Smeenk, 1983; Morzadec, 1983, Fig. 4.13). One of this clade corresponds to the conservative pygidial type discriminated into *boothi* and *prorotundifrons* patterns and the other, to the progressive pygidial type discriminated into *cometa* and *supradevonicus* patterns (Struve, 1959, Figs. 4.13A-E). If some genera were usually grouped in the same clade, most of them were placed alternately in the two clades. Moreover, phylogenetic relationships between genera within a single clade are not well understood.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

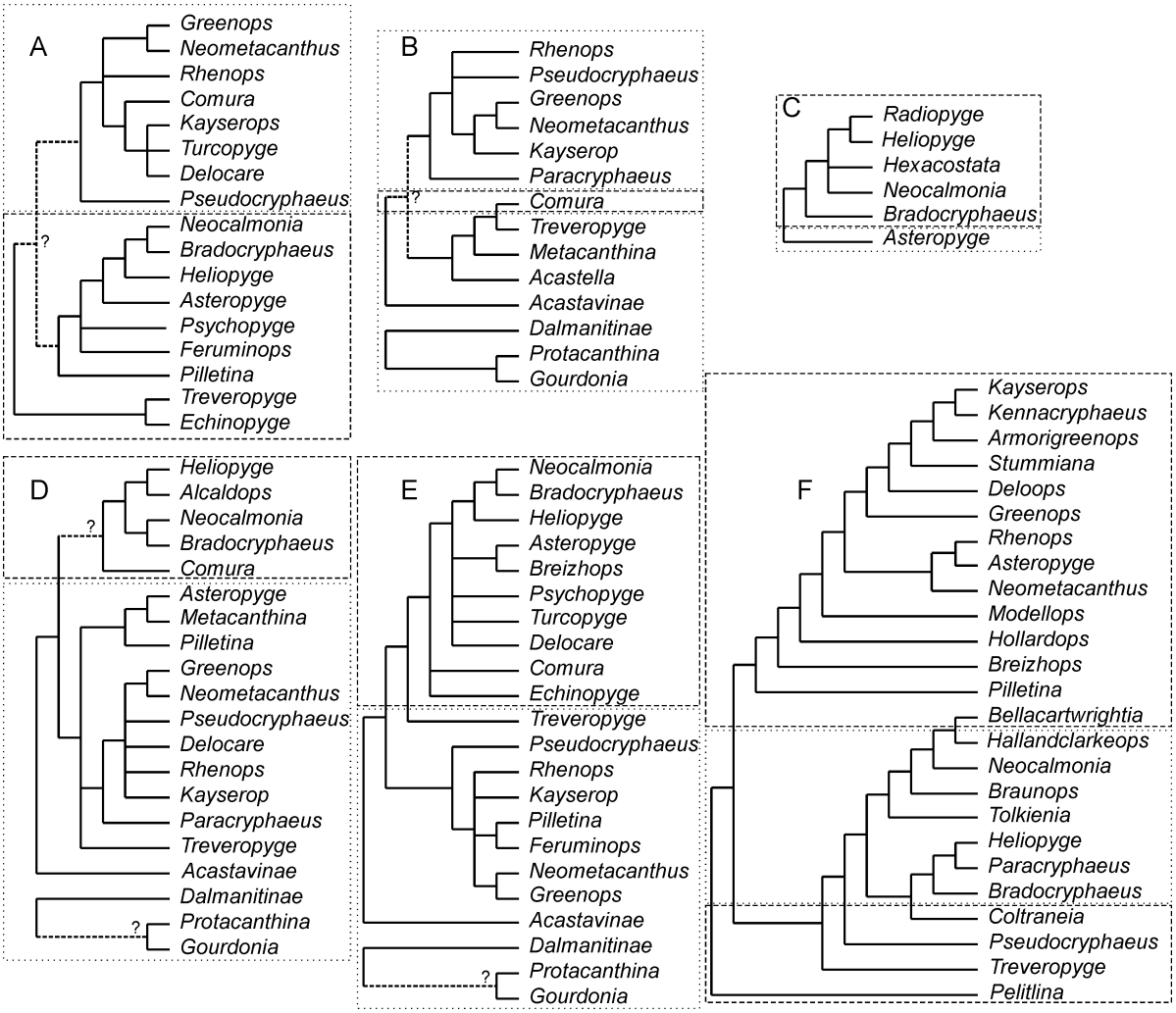


FIGURE 4.13 – Former scenarios of Asteropyginae evolution. A. Haas, 1970 ; B. Gandl, 1972 ; C. Farsan, 1981 ; D. Smeenk, 1983 ; E. Morzadec, 1983 ; F. Lieberman & Kloc, 1997. Dotted squares correspond to the conservative pygidal type and dashed squares to the progressive pygidial type

Lieberman & Kloc (1997) performed the first cladistic analysis on Asteropyginae (Fig. 4.13F). Their study showed also a phyletic evolution into two different clades. However, the pygidial patterns defined by Struve (1959) were deeply dismissed. Instead of clarifying the systematics of the subfamily, this work make obsolete the former pygidial patterns without proposing a new reference.

Here, we present a new study of asteropygine evolution. We performed a cladistic analysis on 52 species assigned to 32 genera. Our sample represents all morphologies that exist in this subfamily and considers taxa recently described which have never been tested in a phylogenetical analysis.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

The main purpose of our study is an attempt to clarify the systematic of the asteropygine subfamily in order (1) to make easier the identification of the genera ; (2) to determine the phylogenetic relationships among genera ; (3) to redefine the pygidial patterns proposed by Struve (1959) ; and (4) to establish cephalic patterns based on diagnostic cephalic features. This improvement of the systematic and the phylogenetic relationships is fundamental for subsequent studies on evolution, ontogeny and biodiversity for Asteropyginae.

2. Methods

Ingroup selection. Asteropyginae are represented with 52 species (on 250 described) allocated to 32 genera (Appendix 2). Most of these taxa were coded from personal observations and some from the literature. Several observed species are not included in the analysis due to their incompleteness.

Characters choice. 69 characters (Appendix 1) for the data matrix have been selected. Of the 69 selected characters, 40 are from the cephalon and 29 from the pygidium. The hypostome and the thorax are known in only few species and thus have been excluded from this study. All characters were assumed to be of equal-weight and multistate characters were treated as unordered in order to minimize assumptions of evolutionary process in the cladistic analysis (Lee, 1999). We take care to precisely describe the pygidial segmentation without overweight it with an exaggerated number of characters.

Outgroup selection. As summarized by Chatterton & Gibb (2010), the phylogenetic relationships within Acastidae are subject of debate for a long time. Indeed the subfamilies Acastavinae, Acastinae, Odontochilinae and Asteropyginae changed several times to family assignation (Struve, 1959; Eldredge, 1971, 1979; Edgecombe, 1993; Ramsköld & Edgecombe, 1993; Lieberman & Kloc, 1997; Morzadec, 1995, 1997, 2001; Jell & Adrain, 2003; Basse, 2003). It is interesting to note that successively, Asteropygidae have been considered as an independent family (Chatterton et al., 2006) and then as a subfamily of the Ascastidae (Chatterton & Gibb, 2010).

Asteropyginae are commonly accepted as derived from the paraphyletic subfamily of Acastavinae. Nevertheless, the last common ancestor of Asteropyginae is not a consensus subject. Some authors suggested the genera *Acastava* Richter & Richter, 1954 or *Pelitlina* Haas, 1968 as sister group of Asteropyginae (Ramsköld & Edgecombe, 1993; Lieberman & Kloc, 1997) whereas others proposed *Acastella* Reed, 1925 as last common ancestor to the subfamily (Gandl, 1972; Timm, 1981; Smeenk, 1983; Tomczykowa, 1991).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

We decided to not favour either of these assumptions. Therefore, we include *Acastella tiro* Richter & Richter, 1954 and *Pelitlina goltzi* Haas, 1968 in our cladistic analysis. Moreover, a third species, *Mimocryphaeus altecostatus* Gandl, 1972 is included in the outgroup in order to have a more complete overview of the Acastavinae morphology.

Analytical protocols. We subjected our matrix (Appendix 2) to a parsimony analysis and used a heuristic search (tree bisection and reconnection, TBR) with 1,000 random addition sequence replicates) using the software Paup* 4.0b10 (Swofford, 2000) in order to obtain the most parsimonious trees. Nodes robustness was assessed with Jackknife using fast addition sequence and a TBR branch swapping, with 1000 replicates and 20% character deletion. Synapomorphies are optimised under delayed transformation assumption (Deltran) in order to minimized less reliable synapomorphies on internal nodes in favoring autapomorphies.

3. Results

The parsimony analysis of our data matrix (Appendix 2) produced 6 most parsimonious trees (MPTs) of 421 steps (consistency index (CI) of 0.25 ; retention index (RI) of 0.75). Conflicts between these 6 MPTs are represented in the strict consensus tree (Fig. 4.14). The values given on the nodes were retrieved through the Jackknife analysis (Fig. 4.14).

The cladistic analysis shows Asteropyginae monophyletic if the genus *Protacanthina* Gandl, 1972 is excluded from the group. Actually this genus is the sister group of all the Asteropyginae and the Acastavinae genus, *Pelitlina*, a species used as outgroup. Accordingly to these results, *Protacanthina* is excluded as a member of Asteropyginae. See the Systematic Palaeontology section about *Protacanthina* for further information.

Main tendancies in morphological evolution of the subfamily

Most previous authors (Haas, 1970; Gandl, 1972; Smeenk, 1983; Morzadec, 1983; Lieberman & Kloc, 1997) proposed two clades corresponding roughly to the conservative and progressive types of Struve (1959) to explain the evolution of Asteropyginae. The present cladistic analysis suggests a more gradual evolution within a largely pectinate cladogram (Fig. 4.14).

Treveropyge Struve, 1958 and allied genera are traditionally advanced as near the origin of the subfamily (Haas, 1970) or as the basis of conservative or progressive

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

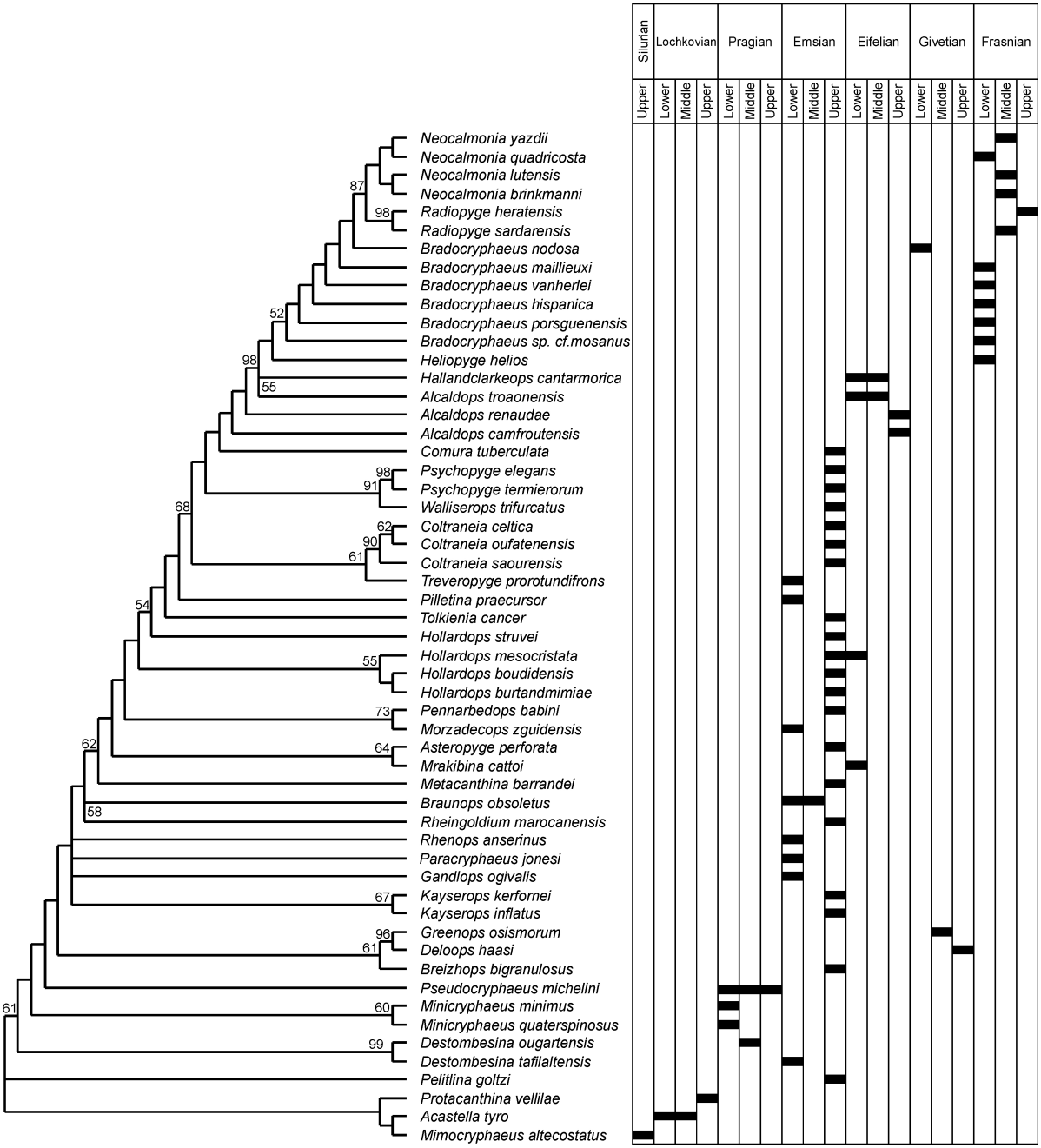


FIGURE 4.14 – Strict consensus tree of 6 most parsimonious trees (421 steps, CI = 0.25, RI = 0.75) retrieved from a parsimony analysis of the matrix (see appendix 2). Values on the nodes were retrieved through Jackknife analysis (20% character deletion, 1000 repetitions), node values lower to 50% are not reported. The biostratigraphic distribution of each analysed species is reported on the right.

clade (Smeenk, 1983; Morzadec, 1983; Lieberman & Kloc, 1997, Fig. 4.13). This new phylogenetic analysis proposed the genus *Destombesina* Morzadec, 1997 (node 5) as the sister group (node 4) of all other Asteropyginae (Fig. 4.15).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

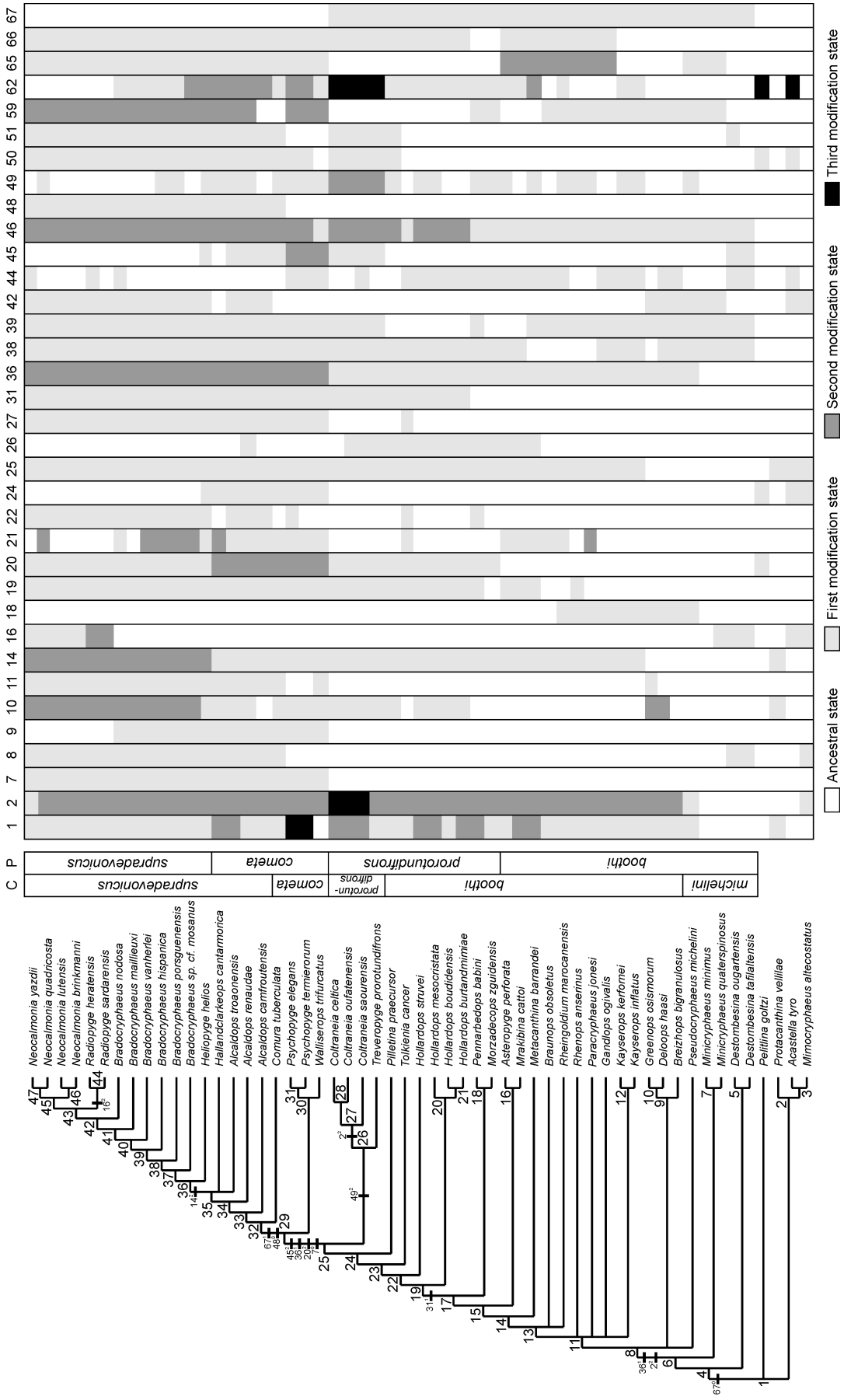


FIGURE 4.15 – Strict consensus of the 6 most parsimonious trees. Values on the nodes are to identify them. Exclusive synapomorphies are represented on branches. C : cephalon morphological patterns ; P : pydidium morphological pattern. The evolution of the main characters used in the phylogeny are reported on the right.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

The first representatives of the subfamily bear few segments on the pygidia (character 1-state 0 ; Fig. 4.15 and Appendix 3), an axial constriction between the third and the fourth ring (2-0) and have only 4 (16-1), straight (26-0) and triangle shaped (25-1) pygidial spines as large as the pleural segment (24-1) and flat (27-0). The pleural furrows are moderately incised (10-1), interpleural furrows are deep (11-1), posterior and anterior pleural bands with an equal width (7-1), flat (14-2), the posterior bands are more elevated (8-0) than the anterior bands and there is only a slight distal enlargement (tr.) of the pleurae (9-0). The short pygidial spines (21-0) emerge mainly from the posterior pleural bands (20-0) and the triangle shaped terminal spine (18-0) is equal or longer than the other spines (19-1). The frontal lobe is diamond shaped (31-0) ; the axial furrows are straight between S1-S3 (36-0) ; glabellar furrows S1 are converging anteriorly (38-1) and curved (39-0) ; S2 are converging anteriorly (40-1) with distal tip in contact with axial furrows (42-0) and proximal tip more distal than S1 and S3 (45-0) ; L3 is more inflated than L2 and L1 (46-0) ; L2 is thin (44-0). The eyes are small (50-1 ; 51-1), with few lenses (49-0) and the posterior border is curved face to the middle part of palpebral lobe (59-2). The small genal spines (62-1) have a vertical section (67-0), the proximal portion is large (66-0) and the lateral border is not developped in the genal spines (65-0).

Minicryphaeus n.g (node 7) has posterior and anterior pleurals bands of the same height (8-1). Its posterior border is curved face to the most proximal portion of palpebral lobe (59-2). S2 distal tip does not contact axial furrows (42-1) and their proximal tip is aligned with S1 and S3 (45-1).

From *Pseudocryphaeus* Pillet, 1954 (node 8) there is an increase of the axial rings mumber on the pygidium (1-1). The terminal pygidial spine is housed shaped (18-1) and the axial furrows are curved between S2 and S3 (36-1).

Asteropyginae, from *Breizhops* Morzadec, 1983 *Deloops* Lieberman & Kloc, 1997 and *Greenops* Delo, 1935 (nodes 10 and 11) have the pygidial axis stricture between the fifth and sixth axial rings (2-2).

Most derived genera from node 12 (*Kayserops* Delo, 1935) show rounded pygidial pleural bands (14-0), pointed pygidial spines (25-0) and a contact between the distal tip of S2 and the axial furrows (42-0). From *Gandlops* n.g. (node 11), S2 furrows are parallel (40-0), the proximal egde of the genal spine is as wide as the distal one (66-0) and the lateral border is strongly developed on the genal spines (65-2).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

From the node 15, the glabellar furrows S1 become parallel (38-0).

Metacanthina Pillet, 1954 (node 14) presents the terminal pygidial spine which does not project further posterioly than the fifth pygidial spine pair (19-0), the pygidial spines that are curved (26-1) and the posterior border of the cephalon that is curved face to the midde of the eye (59-1).

From the clade *Mrakibina* Morzadec, 2001 and *Asteropyge* Hawle & Corda, 1847 (node 16), the glabellar furrows S1 are straight (39-1) and converge anteriorly again (38-1). The genal spines become as long as the cephalon (62-2).

New innovations appear with the clade *Morzadecops* n.g. and *Pennarbedops* n.g. (node 18) : the origin of the pygidial spines come from the anterior and the posterior border (20-1) and the lateral border is undeveloped on the genal spine (65-0).

Several features are developped in the genus *Hollardops* Morzadec, 1997 (node 20) such as a strong enlargement of the pleural furrows (10-2), L3 and L2 than more elevated L1 (46-1) and more rounded frontal lobe (31-1).

The main innovations on *Pilletina* Haas, 1970 (node 24) concern the cephalon : L2 become longer (44-1), the anterior border of the eye is face to S3 distal tip (50-0) and the posterior border is in contact with the posterior border furrow (51-0).

From the clade *Treveropyge* and *Coltraneia* Lieberman & Kloc, 1997 (node 26), S1 glabellar furrows become curved again (39-1) and S2 proximal tip is more distal than S1- S3 (45-0).

The next significant step in the Asteropyginae evolution corresponds to the genera *Walliserops* Morzadec, 2001 and *Psychopyge* Termier & Termier, 1950 (node 29) where pygidia and cephala are affected by important changes. The pygidial posterior pleural band become twice larger than the anterior pleural band of the posterior segment (7-0), the pygidial pleural segments are twice larger distally (9-1) and the pygidial spines come from the posterior pleural bands (20-2). There is an important increase of pygidial spine length (21-2) ; these pygidial spines are rounded (27-1) and as large as the posterior pleural bands (24-0). The glabellar furrows are curved between S1 and S3 (36-2) and the number of lenses in a dorso-ventral file of the eye increase (49-1). The lateral border is developped in the genal spines (65-1) which have a square section (67-1).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

The main changes occurring in *Comura* Richter & Richter, 1926 (node 32) are an elevation of the posterior pleural bands in comparison to the anterior bands of the posterior segment (8-0), faintly incised pygidial pleural furrows (11-0) and a suboccular platform (48-0).

From the genus *Alcaldops* Arbizu, 1977 (node 33), the modifications are : a different length of the pygidial spines (22-1) which become again straight (26-0), the loss of the contact between S2 distal tip and axial furrows (42-1) and the length increase of pygidial spines (62-3).

Heliopyge Haas & Mensink, 1970 (node 36) present a modification of the pygidial pleural bands which become bent (14-1) and of the pygidial spines which take their origin from the entire segment (20-1).

Bradocryphaeus Haas & Mensink, 1970 (node 37) has faintly incised interpleural furrows (10-0), reduced length of pygidial spines (21-1) and increase in their width (24-1) and S2 glabellar furrow proximal tip aligned with S1 and S3 (45-1).

The clade comprising *Neocalmonia* Pillet, 1969 and *Radiopyge* Farsan, 1981 (node 43) has a slight distal increase of pygidial segment (9-0) and the genal spine become that again shorter than the cephalon (62-1). The pygidial spine number is 6 for *Radiopyge* (16-2 ; node 44) and 4 for *Neocalmonia* (16-1 ; node 45).

Morphological Patterns

Pygidia. In order to characterise the morphological diversity within Asteropyginae, Struve (1959) proposed four pygidial patterns regrouped in the both conservative (*prorotundifrons* and *boothi* patterns) and progressive types (*supradevonicus* and *cometa* patterns). These patterns were based on the pleural bands and the furrow organisation and their relation with pygidial spines. These patterns were, for a long time, fundamental in the description of the subfamily in spite of some subsequent redefinitions (Haas, 1970; Gandl, 1972; Pillet, 1972). New models were also added, *michelini* (Gandl, 1972), *alcaldei* (Arbizu, 1977), *medusa* (Basse, 2003), to complete the morphological variability of the group. The phylogenetic classification of Lieberman & Kloc (1997) did not support the definition of these models. Therefore, their utilisation was still not relevant.

In the present work, our phylogenetic analysis shows only the four patterns (only the *supradevonicus* pattern is monophyletic) defined by Struve (1959). As for previous

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

pygidial models (Struve, 1959; Haas, 1970; Gandl, 1972; Pillet, 1972; Basse, 2003), they are based on the pleural bands and furrow organisation and on the root of the pygidial spine pairs.

Boothi pattern : Anterior pleural bands equal (exsag.) to posterior pleural bands in width (exsag.). Anterior pleural bands as elevated as posterior pleural bands. Anterior and posterior pleural bands rounded or flat. Pleural furrows moderately incised and thin. Interpleural furrows clearly incised and thin. Pygidial spines shorter or longer than pleural field width (tr.). Origin of pygidial spines mainly from posterior bands (Fig. 4.16A).

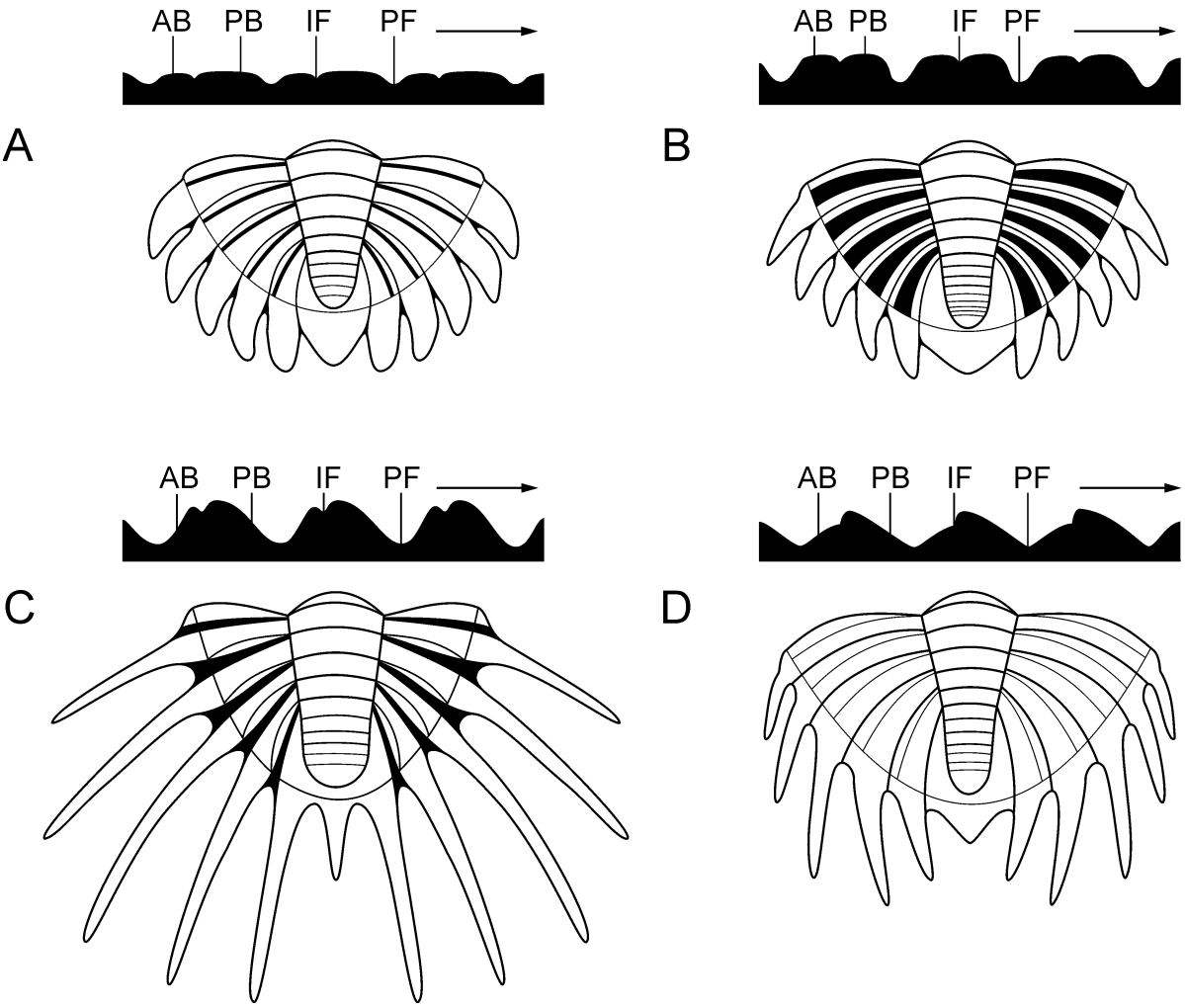


FIGURE 4.16 – Patterns of the pygidial organisation within Asteropyginae. A : *boothi* pattern ; B : *prorotundifrons* pattern ; C : *cometa* pattern ; D : *supradevonicus* pattern ; Upper part : lateral view of pleural segments ; Lower part : dorsal view of the pygidia ; PF : Pleural Furrow ; IF : Interpleural Furrow ; AB : Anterior Band ; PB : Posterior band. Modified after Haas, 1970.

Genera included : *Asteropyge, Mrakibina, Paracryphaeus, Kayserops, Braunops, Rhein-*

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

goldium, Gandlops, Deloops, Breizhops, Pseudocryphaeus, Minicryphaeus, Metacanthina, Rhenops, Destombesina and *Greenops*.

Prorotundifrons pattern : Anterior pleural bands equal (exsag.) to posterior pleural bands width (exsag.). Anterior pleural bands as elevated as posterior pleural bands. Anterior and posterior pleural bands rounded. Pleural furrows deep and large. Interpleural furrows clearly incised. Pygidial spines shorter than pleural field width (tr.). Origin of pygidial spines from anterior and posterior bands (Fig. 4.16B).

Genera included : *Coltraneia, Hollardops, Tolkienia, Pennarbedops, Morzadecops, Pilletina* and *Treveropyge*.

Cometa pattern : Axial rings medially tuberculated or spined. Anterior pleural bands thinner (exsag.) than posterior pleural bands. Anterior pleural bands depressed below or on same level as posterior pleural bands. Anterior and posterior pleural bands rounded. Distal part of posterior bands with tubercle or spine. Pleural furrows deep and very large. Interpleural furrows very faint and thin, sometimes presence of fenestrae. Pygidial spines equal to or longer than pleural field width (tr.). Origin of pygidial spines only from posterior bands (Fig. 4.16C).

Genera included : *Comura, Psychopyge, Walliserops, Hallandclarkeops* and *Alcaldops*.

Supradevonicus pattern : Anterior pleural bands thinner (exsag.) than posterior pleural bands (exsag.). Anterior pleural bands depressed below posterior pleural bands. Anterior and posterior pleural bands bent and sloped. Posterior pleural bands bent and sloped. Pleural furrows thin and rather faint, discernible with break in slope between anterior and posterior pleural bands. Interpleural furrows faint and very thin, easily discernible with step-like arrangement between posterior and anterior pleural bands, sometimes presence of fenestrae. Pygidial spines mostly thinner than or equal to pleural field width (tr.). Origin of pygidial spines mainly from posterior bands (Fig. 4.16D).

Genera included : *Bradocryphaeus, Neocalmonia, Radiopyge* and *Heliopyge*.

The *Michelini* pattern (Gandl, 1972) is not supported by the phylogeny of this work. Indeed, this model groups genera as *Pseudocryphaeus*, *Paracryphaeus* Gandl, 1972 *Metacanthina* Pillet, 1972 and *Protacanthina* which are not particularly closely related (see

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

the Systematic Palaeontology section for details on phylogenetic position of these genera not included in the cladistic analysis). The erection of such model would imply a polyphyletic origin, so it should not be conserved.

Arbizu (1977) proposed, based on the genus *Alcaldops*, the *alcaldei* pygidial pattern. This model was defined as follow : large pleural furrows, posterior above and larger than anterior pleural bands ; interpleural furrows close to pleural furrows in width and appearing as fenestrae. This definition distinguishes clearly *Alcaldops* pygidia from *supradevonicus* pattern. However, we recognised no significant difference with the *cometa* pattern. In fact, large interpleural furrow are not sufficient to justify this differentiation because this feature is also present in the *cometa* pattern as for example *Comura* ? *tuberculata* Morzadec, 1969. We considered *alcaldei* pattern as a equivalent of *cometa*.

Basse (2003) created *medusa* and redefined *supradevonicus* pattern in order to differentiate the genera *Alcadops*, *Heliopyge* Haas & Mensink, 1970 and *Bradocryphaeus* from *Jaylopygiella* Basse, 2003. Confusion of Basse (2003) is probably from integration of *Alcaldops* and some species previously attributed to *Heliopyge* and now belonging to *Alcaldops*, (see Systematic Palaeontology section) in the same pattern as *Bradocryphaeus*, *Radiopyge* and *Neocalmonia*. These taxa have different pygidial patterns (*cometa* and *supradevonicus* respectively). Moreover, the pygidial pattern of *Jaylopygiella* would not be considered as equivalent to *Alcaldops*. Basse (2003) created the model *medusa* to solve this problem. Unfortunately he was mistaken to distinguish *Jaylopygiella* from other *supradevonicus* pattern taxa. Consequently, we consider that *medusa* model (Basse, 2003) is equivalent to the *supradevonicus* one of Haas (1970) whereas *supradevonicus* of Basse (2003) corresponds to the *supradevonicus* model redefined by Pillet (1972).

Cephala. Gandl (1972) attempted to define six cephalic patterns for Asteropyginae. These patterns were not adopted by the systematists who focused attention on the pygidial organisation. Indeed, this cephalic organisation does not correspond to the phylogenetic relationships and its application was consequently complicated. As for the pygidia, we propose in the present work five models in order to better characterise systematic of the subfamily. Four models use the same name as the pygidial one in order to visualise easier the relation between pygidia and cephala. However, pygidial and cephalic patterns do not regroup necessarily exactly the same taxa. These models are based on the glabellar organisation, the palpebral lobe size and the genal spine structure.

Michelini pattern : Frontal lobe diamond shaped. Axial furrows straight between

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

S1 and S3, forming anteriorly an angle of 20-40°. S2 anteriorly converging. Axial furrows aligned anteriorly and posteriorly to S3. L3 above L1 and L2. Subocular platform absent. Anteriormost portion of the palpebral lobe posterior to intersection of S3 and axial furrows ; posteriormost portion not in contact with posterior border furrows. Genal spine with vertical section ; distal part larger (tr.) than proximal part ; lateral border undeveloped on genal spine (Fig. 4.17A).

Genera included : *Minicryphaeus, Pseudocryphaeus* and *Destombesina*.

Boothi pattern : Frontal lobe diamond shaped or rounded. Axial furrows curved between S2 and S3, forming anteriorly an angle of 40-50°. S2 transversal or anteriorly converging. Axial furrows anteriorly to S3 aligned or more divergent than posteriorly to S3. L3 large (exsag.) comparing to L2. L3 above L1 and L2. Subocular platform absent. Anteriormost portion of the palpebral lobe posterior to intersection between S3 and axial furrows, posteriormost portion does not contact posterior border furrows. Genal spine with vertical section (Fig. 4.17B).

Genera included : *Breizhops, Gandlops, Rheingoldium, Morzadecops, Paracryphaeus, Pennarbedops, Deloops, Hollardops, Tolkienia, Rhenops, Pilletina, Kayserops, Asteropyge, Mrakibina, Braunops, Greenops* and *Metacanthina*.

Prorotundifrons pattern : Frontal lobe rounded or diamond shaped. Axial furrows curved between S2 and S3, forming anteriorly an angle of 30-40°. S1 curved. S2 transversal and distal tip in contact with axial furrows. L3 width (exsag.) closed to L2. L2 and L3 above L1. Subocular platform absent. Anteriormost portion of the palpebral lobe in front of intersection between S3 and axial furrows ; posteriormost portion in contact with posterior border furrows. Genal spine as short projection (Fig. 4.17C).

Genera included : *Coltraneia* and *Treveropyge*.

Cometa pattern : Presence of a precephalic projection. Frontal lobe rounded. Axial furrows curved between S1 and S3, forming anteriorly an angle of 20-40°. S2 Straight, transversal and distal tip in contact with axial furrows. Metafixigenal spines could be present. L3 large (exsag.) comparing to L2. L2 and L3 above L1. Subocular platform most often absent. Anteriormost portion of the palpebral lobe often in front of intersection between S3 and axial furrows ; posteriormost portion not in contact with posterior border furrows. L0 with a long medial spine. Genal spine with square section, distal part as

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

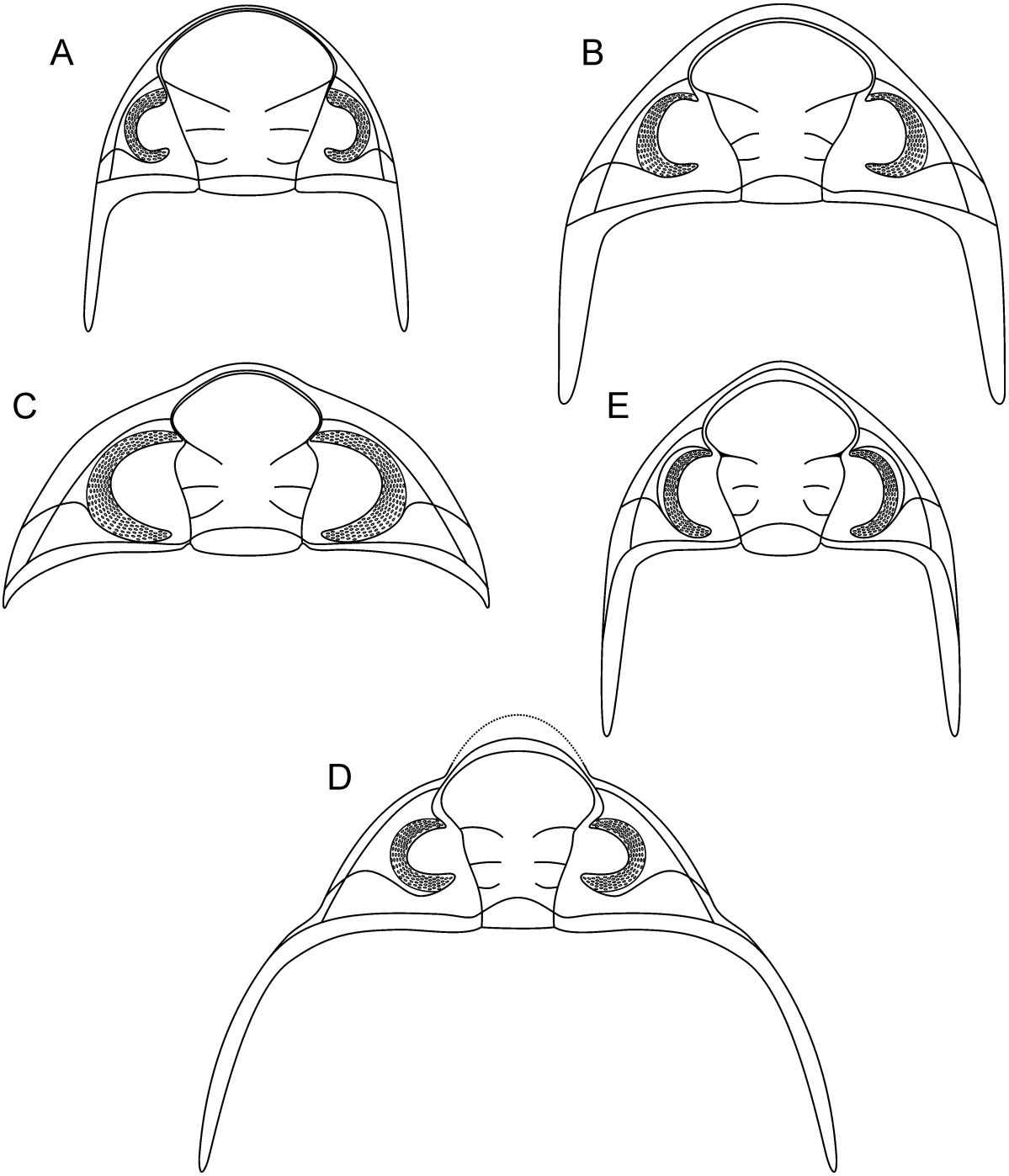


FIGURE 4.17 – Patterns of the cranidial organisation within Asteropyginae. A : *michelini* pattern ; B : *boothi* pattern ; C : *prorotundifrons* pattern ; D : *cometa* pattern ; E : *supradevonicus* pattern.

large (tr.) as proximal part ; lateral border slightly developed on genal spine (Fig. 4.17D).

Genera included : *Comura, Psychopyge* and *Walliserops*.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Supradevonicus pattern : Variable presence of a precephalic projection. Frontal lobe rounded. Axial furrows curved between S1 and S3, forming anteriorly an angle of 30-50°. S2 anteriorly curved, mostly transversal and distal tip not in contact with axial furrows. L3 width (exsag.) closed to L2. L2 and L3 above L1. Subocular platform present. Anteriormost portion of the palpebral lobe in front of intersection between S3 and axial furrows ; posteriormost portion in contact with posterior border furrows. Genal spine with square section ; distal part as large (tr.) as proximal part ; lateral border slightly developed on genal spine (Fig. 4.17E).

Genera included : *Bradocyphaeus, Neocalmonia, Radiopyge, Hallandclarkeops, Heliopyge* and *Alcaldops*.

4. Systematic Paleontology

Superfamily Acastacea Delo, 1935
Family Acastidae Delo, 1935
Subfamily Acastavinae Delo, 1935
Protacanthina Gandl, 1972

Type species. Protacanthina velillae Gandl, 1972.

Assigned species. Protacanthina gandli Morzadec, 1990 ; *Protacanthina robusticostata* Gandl, 1972 ; *Protacanthina sagittaeformis* Morzadec, 1976a.

Diagnosis. See Gandl, 1972.

Locality and age. Protacanthina robusticostata is the oldest species, occuring in the upper Lochkovian of Algeria, France and Spain. *Protacanthina* persists in the lower Pragian of France (Armorican Massif) and two specimens were identified in the middle Pragian of Spain by Smeenk (1983).

Discussion. Several authors are in agreement to place *Protacanthina* as the ancestor of *Gourdonia* Pillet, 1954 (Gandl, 1972; Morzadec, 1976a, 1983, 1990, 1994; Smeenk, 1983). These genera share a *michelini* cephalic pattern, small palpebral lobes, numerous pygidial axial rings, a number of pygidial spines and pleurae superior to 5 (5-7), a very long terminal spine and very short pygidial spines. Nevertheless, several characters are in contradiction with this assumption. Indeed, *Gourdonia* seems closer to *Destombesina* in having axial furrows slightly curved forming an obtuse angle ; the longer genal, pygidial and terminal spines ; pygidial spines originated from the posterior and sligthly the

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

anterior bands. However, *Destombesina* differs from *Gourdonia* in having a small number of pygidial spines (4), pleural segments (4-5) and axial rings (6-7), and a slightly smaller terminal spine. The number of pygidial segments and axial rings seems not to be fixed in the first representants of Asteropyginae (character 6 and 16). Consequently, *Destombesina* and *Gourdonia* seem to be closer than with *Protacanthina*.

For a long time, authors have assigned with doubt *Protacanthina* within Asteropyginae (Smeenk, 1983; Morzadec, 1983). In our cladistic analysis, *P. vellilae* was resolved within the outgroup members. *Protacanthina* seems to be closer to Acastavinae than other Asteropyginae. Indeed as is likewise the case in Acastavinae, this genus has a *michelini* cephalic pattern, small palpebral lobes, terminal pygidial spine much longer than the other spines which are strongly reduced and originate in the pleural posterior bands. Consequently, we do not consider *Protacanthina* to be a member of the Asteropyginae.

Subfamily Asteropyginae Delo, 1935

Destombesina Morzadec, 1997

Type species. Destombesina ougartensis Morzadec, 1997.

Assigned species. Destombesina tafilaltensis Morzadec, 2001.

Diagnosis. Michelini-type cephalon ; 4 lenses per dorsoventral file on visual surface ; genal spines weak, shorter than cephalon (sag.) with a narrow proximal portion ; lateral border rather large undeveloped on genal spine ; *boothi*-pattern pygidium with anterior pleural bands lower and smaller than posterior bands ; rachis with 6-7 axial rings, constricted between the 3rd and 4th rings ; 4-5 pleural segments ; 4 pairs of pygidial spines poorly developed ; terminal pygidial spine larger than axis, triangle shaped, twice longer more than other pygidial spines.

Locality and age. The two known species occur in the upper Emsian ; *Destombesina ougartensis* comes from Algeria and *D. tafilaltensis* from Morocco.

Discussion. Destombesina is closer to the Acastavinae than are other studied Asteropyginae. *Destombesina* resembles Acastavinae in having a *michelini* organisation of the cephalon, small palpebral lobes with few lenses per dorsoventral file, a slightly pointed anterior border, a wide lateral border, a weak genal spine, small pygidial spines and a very long terminal pygidial spine compared to other pygidial spines. However, *Destombesina* differs from *Protacanthina* in having a clear *boothi* pygidial structure with pygidial

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

spines that originate mostly from the posterior bands and slightly from the anterior bands. This feature allows their attribution to the Asteropyginae.

Nevertheless, we can not reject the assumption that the presence of a very short or absent pygidial spines and the presence of a very long terminal pygidial spine in *Destombesina* could be diagnostic to discriminate Acastavinae from Asteropyginae. Indeed, such features are present in some Acastavinae such as *Acastella* Reed, 1925, *Mimocryphaeus* Gandl, 1972 and *Chimaerastella* Gandl, 1972. Accordingly to this eventuality, the assignation of *Destombesina* within Asteropyginae is not assured.

Minicryphaeus n. g.

Type species. Pseudocryphaeus minimus Morzadec, 2001.

Assigned species. Minicryphaeus quaterspinosus Morzadec, 2001 ; *M. sarirus* (Morzadec, 2001).

Derivatio nominis. After the name of the type species.

Diagnosis. Michelini-pattern cephalon ; L1 rather thin ; 5-8 lenses per dorsoventral file on visual surface ; genal spine shorter than cephalon (sag.) with narrow proximal portion ; thin anterior border, lateral border very large poorly developed on genal spine ; *boothi*-pattern pygidium ; axis with 7-10 rings ; 5 pleural segments ; 4 or 5 pairs of pygidial spines shorter than pleural width (tr.) ; terminal pygidial spine slightly larger than axis, coarse triangular shaped, twice as long as other pygidial spines.

Locality and age. The three species are restricted to Pragian of the Anti-Atlas (Morocco).

Discussion. Minicryphaeus has some morphological characters highly variable. For example, *Minicryphaeus minimus* has a strong prefrontal spine which is totally absent in *M. quatersinosus* and *M. sarirus*. *Minicryphaeus quaterspinosus* has only 4 pairs of pygidial spines against 5 in the two other species. Presently, we consider this evolutionary ontogenetic change as a heterometry (*sensu* Webster & Zelditch, 2005) where the number of pygidial spine changes from 5 to 4. Nevertheless, if a slow down in the rate of ontogenetic changes within *M. quaterspinosus* could be demonstrated, such pattern would correspond to neoteny suggested as Morzadec (2001).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Minicryphaeus presents affinities with *Pseudocryphaeus* in having a *michelini* pattern, an angle formed by axial furrows, S2 distal tip not in contact with axial furrows, large lateral border, small eyes, a *boothi* pygidial pattern with small pygidial spines and a longer terminal one. However, several differences sustain the erection of this new genus, such as more robust and slightly longer genal spines, a larger S1, posterior and anterior border, a more rounded anterior border, pygidial spine squeezed up against their neighbours and a longer and triangular terminal pygidial spine.

Pseudocryphaeus Pillet, 1954

Type species. Phacops michelini Rouault, 1851.

Assigned species. Pseudocryphaeus occidentalis Haas, 1970 ; *P. vernensis* Morzadec, 1971.

Diagnosis. Michelini-pattern cephalon ; L1 thin ; S2 and S3 large, S2 without or with a light contact with axial furrows ; 10 lenses per a dorsoventral file on visual surface ; genal spine shorter than cephalon (sag.) ; thin anterior border ; lateral border very large poorly developed on genal spine. *boothi*-pattern pygidium ; axis with 10-11 rings ; 5 pleural segments ; 5 pairs of pygidial spine shorter than pleural width (tr.) ; terminal pygidial spine slightly larger than rachis, pentagonal, slightly longer than other pygidial spines.

Locality and age. Pseudocryphaeus michelini and *P. vernensis* are restricted to the Pragian of France (Armorican Massif). *Pseudocryphaeus occidentalis* occurred in the lower Emsian of Spain (Asturias).

Discussion. Morzadec (1971) described eleven species attributed to the genus *Pseudocryphaeus*. From the present redescription of the pygidial patterns, it appears that *Paracryphaeus jonesi* (Oehlert, 1877), *Paracryphaeus izensis* (Morzadec, 1971) and the three species determined herein as *Pseudocryphaeus* have a *boothi*-pattern pygidium. The six others species share a *prorotundifrons* pygidial pattern and they should not be assigned to this genus. "*Pseudocryphaeus*" *astrictus* Gandl, 1972 and "*Pseudocryphaeus ?*" *demoulini* Smeenk, 1983 have a *prorotundifrons* pygidial pattern, a terminal pygidial spine too large and pygidial spines too small to considerate them as *Pseudocryphaeus*. "*Pseudocryphaeus*" *rothei* Haas, 1970 has a *prorotundifrons* pydigial pattern, a terminal pygidial spine too large and pygidial spine tips too pointed to maintain this species in *Paracryphaeus*. *Pseudocryphaeus occidentalis* was assigned to *Paracryphaeus* by Smeenk

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

(1983) because of its axcessively long terminal spine. We do not agree with this proposition after examination of specimens. Moreover this terminal spine is pentagonal whereas this spine is triangular in *Paracryphaeus*.

In the present study, *Pseudocryphaeus* is close to the clade formed by *Breizhops*, *Deloops* and *Greenops* (node 9 ; Fig. 4.15) according to the number of pygidial axial rings, the housed-shaped terminal spine and the axial furrows curved between S2 and S3. *Pseudocryphaeus* differs from this clade according to the more granulated pygidium axis, axial furrows that form a more acute angle (30-40˚), the larger pygidial border furrow and the sligtly more developped lateral border of cephalon on genal spines.

Breizhops Morzadec, 1983

Type species. Breizhops lanceolatus Morzadec, 1983.

Assigned species. Breizhops bigranulosus Morzadec, 1983 ; *B. chaconae* (Arbizu, 1977) ; *B. hercyniae* (Gandl, 1972).

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; L1 rather thin ; 4-7 lenses per dorsoventral file on visual surface ; genal spine mostly longer than cephalon (sag.) with a narrow proximal portion ; anterior border large, lateral border poorly developed on genal spine ; *boothi*-pattern pygidium, triangular shaped ; 9-10 axial rings ; 5 pleural segments ; 5 pairs of pygidial spines shorter than pleural width (tr.) ; posterior border very large ; terminal spine as wide as axis, sharp pentagonal, twice as long as other pygidial spines.

Locality and age. Breizhops occurs in the upper Emsian of France (Armorican Massif) and Spain (Cantabrian and Celtiberian Mountains).

Discussion. Morzadec (1983) reported *Breizhops hercyniae* (Gandl, 1972) in *Breizhops* whereas Lieberman & Kloc (1997) considered this species as a *Paracryphaeus*. We agree with Morzadec to place this species in *Breizhops* according to the large L1, the large anterior border forming an acute angle, the large posterior border and the long pentagonal terminal spine with the root slightly thinner than the body of the spine. Nevertheless, the genal spines are very short compared to the others species.

In our cladistic analysis, *Breizhops* has been positioned a posteriori as the sister group of *Greenops* and *Deloops* (node 10 ; Fig. 4.15). These genera share : a S2 distal tip which

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

does not contact the axial furrows, axial furrows forming a 40-50° angle, a low number of lenses per dorsoventral file in the visual surface, lateral border not or weakly developed on the genal spine, a house-shaped terminal spine and coarse triangle pygidial spines extremity. However, *Breizhops* differs from the other two genera in having the genal spines less strong and longer than *Deloops* and *Greenops* and its anterior border is more developed. The terminal spine of *Deloops* is wider than the pygidial axis and as long as the other pygidial spines. *Greenops* has also a short terminal spine but the pentagonal shape is not as well defined. Moreover, *Breizhops* has a strongly triangular pygidium.

Deloops Lieberman & Kloc, 1997

Type species. Greenops haasi Morzadec, 1983.

Assigned species. None.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; 7 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine shorter than cephalon (sag.) with a narrow proximal part, very thin lateral border undeveloped on genal spines ; *boothi*-pattern pygidium ; 11 axial rings ; 5 pleural segments, pleural and interpleural furrows thin ; 5 pairs of pygidial spines shorter than pleural width (tr.), with extremity as sharp triangle ; terminal spine wider than axis, sharp house shaped and as long as other pygidial spines.

Locality and age. Deloops haasi comes from the upper Givetian of France (Armorican Massif).

Discussion. As suggested by Lieberman & Kloc (1997) *Deloops* is the sister genus of *Greenops*. *Deloops* differs from *Greenops* in having a shorter genal spine, a slightly larger anterior border, shorter pygidial spines than the pleural width, a terminal pygidial spine sharply house-shaped larger than axis extremity and as long as other pygidial spines.

Greenops Delo, 1935

Type species. Cryphaeus boothi Green, 1837.

Assigned species. Greenops arkonensis Stumm, 1953a ; *G. barberi* Lieberman & Kloc, 1997 ; *G. chilmanae* Stumm, 1965 ; *G. grabaui* Lieberman & Kloc, 1997 ; *G. osismorum* Morzadec, 1983 ; *G. widderensis* Lieberman & Kloc, 1997.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Species doubtfully assigned. G. ? perijaensis (de Carvalho & Moody, 2000).

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; tubercle could be present on L0 ; 6-7 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine as long as cephalon (sag.) ; very thin anterior and lateral borders undeveloped on genal spine with a narrow proximal portion ; *boothi*-pattern pygidium ; 10-12 axial rings ; 5 pleural segments, pleural furrows rather large ; 5 pairs of pygidial spines as long as pleural width (tr.), with tip as sharp triangle ; terminal spine as wide as axis coarse pentagonal and slightly shorter than other pygidial spines.

Locality and age. Greenops occurs in the Givetian of North America and in the middle Givetian of France (Armorican Massif). *Greenops ? perijaensis* occurs in the Eifelian-Givetian of Venezuela (Perijá Moutains).

Discussion. Lieberman & Kloc (1997) proposed a new genus, *Stummiana*, for *Greenops arkonensis* and *G. osismorum*. Their genus is based on a distinct bulge between the axial furrows and palpebral lobes and on the anterior portion of the palpebral lobe opposite to the postero-medial impressions whereas in *Greenops*, the anterior portion is opposite to the middle of L3. Following the data matrix of their analysis, the distinction of these genera is also based on several other features : a different number of eye lenses, seven for *Stummiana*, six for *Greenops* ; a tubercle on L0 for *Stummiana* ; axial furrows parallel after and before S1 in *Stummiana* and more divergent anteriorly after S1 in *Greenops* ; a lateral margin of genal spine posteriorly curved in *Stummiana*, straight in *Greenops* ; and distal part of cephalic posterior border furrow flexed anteriorly in *Stummiana* and straight for *Greenops*. We do not agree that these features can support the erection of this genus. Nevertheless, *G. osismorum* does not bear the significant bulge between the eye and the glabella and the position of the anterior portion of the palpebral lobe is just posterior to the intersection of L3 and the axial furrows as in *Greenops*. Actually, the position of the postero-medial impressions is more anterior in *G. osismorum*. Nevertheless we do not consider this character diagnostic at the generic level. The number of lenses per dorsoventral file in the visual surface is sligthly fluctuating in Asteryginae genera. *Greenops boothi*, the type species of the genus, bears also a tubercle on L0 (Lieberman & Kloc, 1997, p. 87). The three last differences do not seem to be significant between *G. boothi* and *G. osismorum*, unfortunately cephala of *G. arkonensis* are too badly preserved to verify them on the species.

de Carvalho & Moody (2000) described a poorly preserved species from Venezuela, *G. ? perijaensis*, as a member of *Grenops*. We are not confident about this attribution

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

because this species seems to have a large anterior and lateral border of the cephalon, genal spines shorter than cephalon, pygidial spine shorter than pleurae and a terminal spine as long as the other spines. However, these features can not be surely determined due to lack of well preserved material. We keep this species in open nomenclature.

Kayserops Delo, 1935

Type species. Cryphaeus kochi Kayser, 1883.

Assigned species. Kayserops daleidensis Basse, 2003 ; *K. gahardensis* Morzadec, 1981 ; *K. heisdorfensis* Basse, 2003 ; *K. inflatus* Morzadec, 1983 ; *K. kerfornei* (Pichard, 1930) ; *K. pluton* Basse, 2003 ; *K. wetteldorfensis* Basse, 2003.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; L3 inflated ; medial spine on L0 ; 8-10 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine as long as cephalon (sag.), very thin lateral border undeveloped on the genal spine with narrow proximal part ; *boothi*-pattern pygidium ; 9-12 axial rings ; 5 pleural segments, pleural furrows rather wide ; 5 pairs of pygidial spines shorter than pleural width (tr.) ; terminal spine pentagonal, as wide as axis and as long as other pygidial spines.

Locality and age. Kayserops is occurs in the upper Emsian of Germany and France (Armorican Massif).

Discussion. Phylogenetical relationships are not well resolved by the present cladistic analysis. Indeed this genus is part of a polytomy with *Gandlops*, *Paracryphaeus* and *Rhenops* (node 11 ; Fig. 4.15). Making assumptions on the phylogeny of these genera seem to be haphazard. We prefer to enumerate the main differences between these genera to make easier their determination (Table 4.1). *Kayserops* differs from *Gandlops* in having L3 strongly inflated, longer genal and pygidial spines and a slightly shorter and pentagonal terminal pygidial spine. *Kayserops* compared to *Paracryphaeus* has L3 strongly inflated, a thin lateral border lightly developed on longer genal spines, shorter pygidial and terminal spines and thinner pleural furrows. Finally, *Kayserops* differs from *Rhenops*, in having L3 strongly inflated, a thin lateral border lightly developed on longer genal spines, and more pointed pygidial spine extremity.

Kayserops inflatus and *K. kerfornei* differ from the type species in having a L3 more strongly inflated. Nevertheless, these three species share the lateral border undeveloped

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

on the genal spine, the same number of pygidial rings (10) and the same pygidial spine organisation (*Boothi*-pattern).

As noticed by Morzadec (1983) and Lieberman & Kloc (1997), the morphology of *K. kerfornei* is marginal within the genus. Indeed the long prefrontal and occipital spines make its determination problematic. *Braunops obsoletus* (Gandl, 1972) possesses such structures but not as well developed. These two species can not be considered as congeneric because their genal spine differs : in the length and the width of the proximal border and in the development of the lateral border. Moreover, pygidial spines of *B. obsoletus* are longer than pleural width and the number of axial rings is greater compared to *K. kerfornei*.

Lieberman & Kloc (1997) considered *Greenops traversensis* Stumm, 1953a as an American representative of *Kayserops*. *Greenops traversensis* does not have the characteristic L3 strongly inflated of the genus *Kayserops*. Moreover, this species has large granules on the cephalon and axis, large pleural perforations, only 7 lenses maximum per dorsoventral file in the visual surface, shorter genal spines than cephala, longer pygidial spines than pleurae, and a terminal spine shorter than the other pygidial spines.

Gandlops n.g.

Type species. Kayserops brevispinosus Gandl, 1972.

Assigned species. Gandlops ogivalis (Morzadec, 1976b) ; *G. palenciae* (Smeenk, 1983) ; *G. tamnrherta* (Chatterton et al., 2006).

Derivatio nominis. After Josef Gandl, the discoverer of the type species.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; 6-10 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine shorter than cephalon (sag.), lateral border thin and developed on genal spine. *boothi*-pattern pygidium ; 8-11 axial rings without median tubercle ; 5 pleural segments ; pleural furrows rather wide ; 5 very small and thin pairs of pygidial spines spaced from each other ; triangular terminal spine as large as rachis and slightly longer than other pygidial spines.

Locality and age. Gandlops ogivalis occurs in the lower Emsian of France. *Gandlops brevispinosus* and *G. palenciae* from Spain occur in the upper Emsian as *G. tamnrherta*

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

	Kayserops	*Gandlops*	*Rheingoldium*	*Braunops*	*Paracryphaeus*	*Rhenops*
L3 inflated	Yes	No	No	No	No	No
Genal spine compared to cephalic length (sag.)	As long	Shorter	As long	As long-Shorter	Shorter	Shorter
Lateral border	Thin	Thin	Thin	Large	Large	Large
Lateral border developed on genal spines	Slightly	Slightly	Slightly	Strongly	Strongly	Strongly
Pleural furrows	Rather wide	Rather wide	Rather wide	Wide	Wide	Rather wide
Pygidial spines compared to pleural width (tr.)	Shorter	Very shorter	Slightly longer	Slightly longer	Equal	Shorter
Pygidial spines oriented	Mainly posteriorly	Mainly posteriorly	Aligned with pleural segments	Mainly posteriorly	Mainly posteriorly	Mainly posteriorly
Terminal spine length compared to other pygidial spines	Equal	Slightly longer	Shorter-Longer	Slightly longer	Slightly longer	Equal
Terminal spine shape	House	Triangle	Triangle	Triangle	House	House

TABLE 4.1 – Main features of *Kayserops*, *Gandlops*, *Rheingoldium*, *Braunops*, *Paracryphaeus* and *Rhenops*.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

from Morocco.

Discussion. The main features allowing the differentiation of *Gandlops* from *Paracryphaeus* and *Rhenops* are very short pygidial spines associated with a triangular terminal pygidial spine and a thin lateral border of the cephalon lightly developed on genal spines (Table 4.1).

Gandlops palenciae was assigned with uncertainty to the genus *Delocare* in the original description and by Basse (2003). Unlike the species assigned to *Delocare* that have pygidial spines longer than adjacent pleurae and the terminal spine shorter than other pygidial spines. *Ganldlops palenciae* has very thin terminal and pygidial spines like the type-species *G. brevispinosus*.

Gandlops ogivalis has a terminal spine longer than the rather short and thin pygidial spines. Nevertheless, these terminal and pygidial spines are slightly larger than in *G. brevispinosus* and *G. palenciae*. The thin lateral border not strongly developed on the short genal spine confirms the assignment of *G. ogivalis* to the genus *Gandlops*.

Chatterton and collaborators (2006) placed with difficulties *Gandlops tamnrherta* within *Kayserops*. Indeed, its short pairs of pygidial spine and its long and triangular terminal spine are not characteristic of this genus. Nevertheless, these features make them close to the genus *Gandlops*.

Kayserops pluton has a similar pygidium to *Gandlops* : the pygidial spines are very short and the terminal spine is very thin. Nevertheless, the terminal spine that is as long as other pygidial spines, the third occipital lobe that is inflated and the lateral border that is not developed on the genal spine, confirm the assigment to the genus *Kayserops*.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Paracryphaeus Gandl, 1972

Type species. Cryphaeus jonesi Oehlert, 1877.

Assigned species. Paracryphaeus izensis (Morzadec, 1971) ; *P. alcoleae* Gandl, 1972.

Species doubtfully assigned. Paracryphaeus ? praejonesi (Gandl, 1972).

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; 7 lenses per dorsoventral file in visual surface ; large cranidial furrows ; L1 thin (sag.) ; genal spine very short ; wide lateral border, strongly developed on genal spine ; *boothi*-pattern pygidium ; 11 axial rings ; 5 pleural segments, pleural furrows wide ; 5 pairs of pygidial spines length close to the pleural width (tr.) ; terminal spine pentagonal as wide as axis and longer than other pygidial spines.

Locality and age. Paracryphaeus alcoleae is from basal Pragian of Spain (Celtiberian mountains). *Paracryphaeus izensis* and *P. jonesi* occur in the Pragian of France (Armorican Massif).

Discussion. Paracryphaeus is separated from *Rhenops* by thinner L1, larger occipital furrows, shorter genal spines and a longer terminal spine than the other pygidial spines which are as long as pleurae and with their distal tips more pointed (Table 4.1).

The cephala of *P. izensis* is not presently kown. However as already noticed by Morzadec (1971), this species presents strong affinities with *P. jonesi*, excepted from its smaller size and pygidial spines.

The cephala of *P. alcolae* is unknown too. Nevertheless, the species is close to the type species *P. jonesi*. The main differences are the wider pygidium and the more developped axis constriction for *P. alcolae*.

Paracryphaeus ? praejonesi is doubtfully placed within this genus due to the triangular terminal spine smaller than pygidial axis. Its cephalon is still unknown. However, this species has the characteristic features of the genus such as large pleural furrows, pygidial spines as long as the pleural field, 11 axial rings and the terminal spine longer than the other pygidial spines. Its pairs of pygidial spines seem to be too small to assign this species to *Braunops*.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Rhenops Richter & Richter, 1943

Type species. Cryphaeus anserinus Richter, 1916.

Assigned species. Rhenops australocustos Basse et al., 2006 ; *R. daleidianus* Basse, 2003 ; *R. lethaeae* (Kayser, 1889) ; *R. odremani* de Carvalho & Moody, 2000.

Species doubtfully assigned. Rhenops ? index Richter & Richter, 1943 ; *R. ? redonesianus* Morzadec, 1981.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; S2 without or with poorly defined contact with axial furrows ; 9-10 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine shorter than cephalic length ; large lateral border, strongly developed on genal spine. *boothi*-pattern pygidium ; 12-13 axial rings ; 5 pleural segments with thin pleural furrows ; 5 pairs of pygidial spine shorter than pleural width (tr.) ; terminal spine pentagonal as wide as axis and as long as other pygidial spines or shorter.

Locality and age. Rhenops anserinus and *R. ? index* occur in the lower Emsian and *R. daleidianus* in the upper Emsian of Germany (Eifel). *Rhenops ? redonesianus* and *R. lethaeae* occur in the upper Emsian of France (Armorican Massif) and the second also in Spain (Aragon) and Germany (Eifel). *Rhenops australocustos* is from the lower Emsian of Luxemburg. *Rhenops odremani* has been found in the Eifelian-Givetian of Venezuela (Perijá Moutains).

Discussion. Rhenops ? redonesianus and *R. ? index* are doubtfully assigned to this genus because the first has a slightly shorter terminal spine and the second a sligthly longer one comparing the other pygidial spines. There is no other feature on the pygidium allowing the discrimination of these species from *Rhenops*. Moreover, the cephalon of *R. ? redonesianus* and that of *R. ? index* are presently badly described (Basse, 2003). Nevertheless, Morzadec (1981) stated that *R. ? redonesianus* has genal spines longer than the thorax which keeps the doubtful attribution of this species to *Rhenops*. Only, a more complete description of their cephalon could solve their assigment.

Rhenops odremani is one of the rare Asteropyginae of the Malvinokaffric realm (*sensu* Eldredge & Ormiston, 1979). The material is not well-preserved. Nevertheless, the main generic features are preserved, including : a large lateral border developed on a genal spine shorter than cephala, terminal spine seems pentagonal and close to the length of the other pygidial spines which are shorter than pleurae. De Carvalho &

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Moody (2000) reported that *R. odremani* lacks tubercles on the pygidial axis as in the type species *R. anserinus* and *R. daleidianus*.

For the morphological differentiation between *Rhenops*, *Kayserops*, *Gandlops* and *Paracryphaeus* see discussions of these genera and Table 4.1.

Rheingoldium Basse, 2003

Type species. Rheingoldium feldbergensis Basse, 2003.

Assigned species. Rheingoldium marocanensis (Morzadec, 2001).

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; 6-10 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine as long as cephalon (sag.), lateral border rather thin and developed on genal spine. *boothi*-pattern pygidium ; 11-13 axial rings ; 5 pleural segments, pleural furrows rather wide ; 5 pairs of pygidial spines slightly longer than pleural width (tr.) aligned with corresponding pleural segments ; triangular terminal spine as wide as axis.

Locality and age. The two species occur in the upper Emsian of Morocco (*Rheingoldium marocanensis*) and Germany (*R. feldbergensis*).

Discussion. The short terminal spine of *Rheingoldium feldbergensis* is strongly different to *R. marocanensis* which is as long as the other pygidial spines. Nevertheless, these two species share diagnostic characters of the genus such as the orientation of pygidial spines where each spine is rather straight and has a completely different orientation comparing to adjacent spines. Conversely, the closely related *Kayserops*, *Paracryphaeus*, *Rhenops*, *Braunops* and *Gandlops* have pygidial spines mostly posteriorly oriented Table 4.1.

In our cladistic analysis the phylogenetic position of *Rheingoldium* relative to *Braunops* is not solved. These genera share slightly longer pygidial spines than corresponding pleural segment, a median tubercle on axial rings, transversal S1 furrows and the anteriormost portion of the posterior branch of the facial suture opposite to L2. However, these results are not strongly reliable because some of these features are variable in the genus. Indeed, *R. fledbergensis* has S1 anteriorly converging and the anteriormost portion of the posterior branch of the facial suture is in front of L2.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Braunops Lieberman & Kloc, 1997

Type species. Kayserops obsoletus Gandl, 1972.

Assigned species. Braunops champagnensis (Morzadec, 1971) ; *B. djazaïrensis* (Morzadec, 1997) ; *B. longispinosa* (Haas, 1970).

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; 5-8 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine with a wide proximal part ; large lateral border, strongly developed on genal spine. *boothi*-pattern pygidium ; 10-13 axial rings with median tubercle ; 5 pleural segments with wide pleural furrows ; 5 pairs of pygidial spine slightly longer than pleural width (tr.) ; wide triangular terminal spine as wide as axis and as long as other pygidial spines or slightly longer.

Locality and age. Braunops champagnensis, occurs in the Pragian of France. *Braunops longispinosa* occurs in the lower Emsian of Germany and *B. djazaïrensis* in the upper Emsian of Algeria.

Discussion. Cephala of *Braunops djazaïrensis* and *B. longispinosus* are not well known. However, Basse (2003) described several badly preserved individual attributed to *Braunops ? sp.n.1.* These specimens have the diagnostic pygidial characters of *Braunops* : pairs of pygidial spines slightly longer than pleural field and terminal pygidial spine as long as other spines. If this attribution is correct, it confirms the presence of a spine on the occipital ring and a large lateral border along the cephalon which is well developed on the genal spine. However, it highlights intrageneric variations because the genal spine is more or less as long as the cephalon (sag.) and no prefrontal projection is present contrary to *B. obsoletus*.

Metacanthina Pillet, 1954

Type species. Cryphaeus barrandei (Tromelin & Lebesconte, 1876 emend. Oehlert, 1889).

Assigned species. None.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; wide occipital ring ; genal spine longer than cephalon (sag.), lateral border strongly developed on genal spine. *boothi*-pattern pygidium ; 15 axial rings ; 5 pleural segments with constant width ; 5 pairs of pygidial spines as long

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

as pleural width (tr.) ; triangular terminal spine shorter than other pygidial spines.

Locality and age. Metacanthina barrandei is only known is the lower Eifelian of France (Armoricain massif).

Discussion. Gandl (1972) assigned a lot of species to *Metacanthina*. These morphologically related species are too distant from the species type *M. barrandei* to consider them as members of this genus. They have too short genal spines, a *prorotundifrons* pygidial pattern, a length of pygidial pleurae posteriorly reduced, fewer pygidial axial rings and for most of them the terminal pygidial spine is as long or longer than the pygidial spines. These species seems probably be rather close but not within *Metacanthina*. This remark could be valid for most of species considered as *Metacanthina*. So presently, *M. barrandei* is the only representative of this genus.

Metacanthina barrandei shares with *Hallandclarkeops cantarmorica* (Morzadec & Arbizu, 1978) a constant width of pleurae (character 23-1). Neverthless, this particularity has no phylogenetic significance because these species are too distanly related (Fig. 4.14). Indeed, *Metacanthina* has *boothi* cephalic and pygidial patterns whereas *Hallandclarkeops* has a *supradevonicus* cephalic pattern and a *cometa* pygidal pattern.

Metacanthina differs from most ancestral Asteropyginae genera in having a greater number of pygidial axial rings (15), a large posterior terminal spine shorter than other pygidial spines, a constant width of pleurae, curved pygidial spines, a posterior border of the cephalon curved in front of the middle of palpebral lobe, and a very long genal spine.

Mrakibina Morzadec, 2001

Type species. Mrakibina cattoi Morzadec, 2001.

Assigned species. None.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; palpebral lobe thin (tr.) allowing important development of lateral border, 7 lenses per dorsoventral file in visual surface ; occipital ring smooth ; genal spine longer than cephalon (sag.), lateral border strongly developed on genal spine. *boothi*-pattern pygidium ; 15 axial rings without median tubercle ; 5 pleural segments ; 5 pairs of pygidial spines slightly longer than pleural width (tr.) ; terminal spine shorter than other pygidial spines.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Locality and age. This genus is only known in the lower Eifelian of Morocco (Anti-Atlas).

Discussion. In our cladistic analysis *Mrakibina* has been positioned as sister group of *Asteropyge*. These two genera share cephalic and pygidial patterns, long genal spines, a large anterior border, curved pygidial spines that are longer than pleural width, and a terminal spine shorter than adjacent pygidial spines. *Mrakibina* differs from *Asteropyge* in having shorter eyes and larger lateral border, more robust and slightly shorter genal and pygidial spines, and a narrower terminal spine.

As already noticed by Morzadec (2001), *Mrakibina* is very close to the North American genus *Bellacartwrightia* Lieberman & Kloc, 1997. *Bellacartwrightia* has more developed eyes and a narrower lateral border not as extending on the genal spine as in *Mrakibina*. *Mrakibina cattoi* has longer pygidial spines, pleural field not perforated, and no median tubercle or spine on the pygidial rings.

Asteropyge Hawle & Corda, 1847

Type species. Olenus punctatus Steininger, 1831.

Assigned species. Asteropyge lauchensis Basse, 1998a ; *A. perforatus olpensis* (Basse, 1998a) ; *A. perforata perforata* Morzadec, 1969 ; *A. plana* Basse, 1998a ; *A. pruemensis* Basse, 1998a ; *A. remscheidensis* Basse, 1998a ; *A. schoeneckenensis* Basse, 1998a.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; large anterior border ; 6-9 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine longer than cephalon (sag.), lateral border developed on the genal spine. *boothi*-pattern pygidium ; 12-14 axial rings ; 5 pleural segments, strongly perforated with a slight posterior width (tr.) decrease ; 5 pairs of pygidial spines, usually granulated, longer than pleural width (tr.), with approximately the same length except the 5th which may be shorter ; large terminal pygidial spine.

Locality and age. All species occur in the lower and middle Eifelian of Germany (Eifel district) except the subspecies *Asteropyge perforata perforata* which is present in the upper Emsian of France (Armorican Massif).

Discussion. Asteropyge shares the characteristic pronounced perforations of the pleural field with *Greenops* and *Bellacartwrightia* and the *boothi* cephalic and pygidal pat-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

terns. However, *Asteropyge* seems closer to *Bellacartwrightia*. Indeed, only fewer differences distinguish *Asteropyge* from *Bellacartwrightia* : wider genal spines that could be as long as the glabella, wider pygidial spines with length close to the pleural width, terminal spine usually narrow and few perforations could be present on pygidial pleural field. The differences between *Greenops* and *Asteropyge* are more important : *Greenops* has very small genal and pygidial spines, a thin anterior border, eyes less developed, lateral border not developed on the genal spine, pygidial axis with 11 axial rings, the width of pleural segment strongly reduced posteriorly and narrow terminal spine.

According to Lieberman & Kloc (1997), *Asteropyge* is allied to *Neometacanthus*. Nevertheless, *Asteropyge* seems to be closer to *Bellacartwrightia* than *Neometacanthus*. Indeed, *Neometacanthus* has an important posterior decrease of the pleural field width, a terminal spine almost as long as the other pygidial spines and a large pygidial rachis.

Lieberman & Kloc (1997) considered *Asteropyge* (*Neometacanthus*) *czarnockii* Kielan, 1954 as a member of *Asteropyge*. We do not agree with this proposition because this species presents features different from diagnostic features : 5 lenses maximum per dorsoventral file in the visual surface, genal spines shorter than glabella, anterior border reduced, only 8-9 pygidial axial rings, a noticeable posterior reduction of pleural segment width, pygidial spines with important size variations and a pleural field not perforated.

Morzadecops n. g.

Type species. Pilletina zguidensis Morzadec, 2001.

Assigned species. Morzadecops aequisulcata matutina (Gandl, 1972).

Derivatio nominis. In honour of Pierre Morzadec for his great contribution on Asteropyginae.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; 8 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine shorter than glabella (sag.) without development of lateral border. *prorotundifrons*-pattern pygidium ; 10-11 axial rings ; 5 pleural segments ; 5 pairs of pygidial spines with a similar length and shorter or as long as pleural width (tr.) ; terminal spine as large as rachis extremity and as long as other pygidial spines.

Locality and age. Morzadecops zguidensis is recorded in the lower Emsian of Morocco

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

and *M. matutina* in the middle Pragian of Spain.

Discussion. In our cladistic analysis, *Morzadecops* n.g. has been resolved as sister group of *Pennarbedops* n.g. They share cephalic *boothi* and pygidial *prorotundifrons* patterns. They share also a diamond shaped frontal lobe, anteriorly divergent axial furrows posterior to S1, a junction of the facial suture with lateral margin on the same transversal line as L1, a posterior border twice narrow as L0, a lateral border not developed on the genal spine and flexed on the same exsagittal line as the proximal extremity of the palpebral lobe, a small genal spine with a thin proximal side. *Pennarbedops* differs from *Morzadecops* in having a greater number of pygidial axial rings (14-15), longer pygidial spines, a larger (tr.) and shorter (sag.) terminal spine and a length of pleural segment slightly decreasing posteriorly, a larger cephalon, genal spines longer than cephalic length, and axial furrows forming a more acute angle.

Morzadecops zguidensis was previously attributed to the genus *Pilletina* (Morzadec, 2001). They share a constant length of pairs of pygidial spine, a decrease of pleural segment width (tr.) posteriorly and a terminal and other pygidial spine length. However, *Pilletina* differs from *M. zguidensis* in having a more than five of pleural segments, a terminal spine larger than rachis with more pygidial axial rings (12-15) and without median tubercles, cephala and pygidia developed more developed laterally than anteroposterioly, a lateral border running on a longer genal spine than cephalic sagittal length, and a prefrontal projection present.

The sister species to *M. zguidensis* is *M. matutina*. They share the same number of pleural segments (5) and axial rings (11), the width of the terminal spine and the pygidial shape.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Pennarbedops n. g.

Type species. Rhenops babini Morzadec, 1983.

Assigned species. Pennarbedops circumapodemus (Smeenk, 1983).

Derivatio nominis. After Penn ar Bed, Breton name of the Finistère department, the locus typicus of the type species.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; axial furrows forming anteriorly a 30-40° angle ; 9 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine as long as glabella (sag.). *prorotundifrons*-pattern pygidium ; 14-15 axial rings without median tubercle ; 5 pleural segments with a slight posterior width (tr.) decrease, pleural furrows rather large ; 5 pairs of pygidial spines shorter than pleural width (tr.), longer posteriorly, with the 5th twice longer than other pairs ; terminal spine large and short.

Locality and age. Pennarbedops occurs in the upper Emsian of France (Armorican Massif) and Spain (Cantabrian Mountains).

Discussion. The species belonging to *Pennarbedops* n. g. was previously assigned to the genus *Rhenops*. In the present analysis, these genera are distantly related. *Pennarbedops* and *Rhenops* differ in their pygidial configuration : a 5th pair of pygidial spines twice longer in comparison to the other spines in *Pennarbedops*, a similar length in *Rhenops* ; a terminal spine twice larger than posterior extremity of the rachis and twice shorter than other pygidial spines in *Pennarbedops*, whereas in *Rhenops*, this terminal spine is more or less as long as the other pygidial spines and its larger is roughly equivalent to the rachis. *Pennarbedops* bears 14-15 pygidial rings ; *Rhenops* with 12-14 rings. *Pennarbedops* and *Rhenops* differ also in the cephalon configuration : the palpebral lobe of *Pennarbedops* has the anterior and posterior extremity aligned on the same exsagittal line and the frontal lobe distal extremity is more laterally displaced than palpebral lobe posterior extremity. In *Rhenops*, the posterior extremity of the palpebral lobe is more laterally displaced than anterior extremity but is aligned (exsag.) with the frontal lobe distal extremity.

Pennarbedops babini differs from the other species *P. circumapodemus* in having an important length increase from the first to the fifth pair of pygidial spines and posterior pleural bands have the same width and level than anterior bands. In *P. circumapodemus*, the length increase between the first and the fourth pair of pygidial spines is more restric-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

ted and posterior pleural bands are slightly higher and larger than anterior pleural bands.

Hollardops Morzadec, 1997

Type species. Asteropyge mesocristata Le Maître, 1952

Assigned species. Hollardops aithassainorum Chatterton et al., 2006 ; *H. boudibensis* Morzadec, 2001 ; *H. burtandmimiae* (Lieberman & Kloc, 1997) ; *H. lemaitreae* Morzadec, 1997 ; *H. struvei* (Morzadec, 1969).

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; 6-11 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine as long as glabella (sag.). Thorax with 10 segments. *prorotundifrons*-pattern pygidium ; 10-16 axial rings ; 5 pleural segments, very large pleural furrows ; 5 pairs of pygidial spines, shorter than pleural width (tr.) ; terminal medial spine thinner than adjacent pygidial spines and wider than axis.

Locality and age. Hollardops is mostly represented in North Africa (two species in Algeria and four in Morocco). One species, *Hollardops struvei*, has been recognized in France (Armorican Massif). Most species occur in the upper Emsian except *H. aithassainorum* in the Eifelian and *H. burtandmimiae* in the upper Emsian and Eifelian.

Discussion. Contrary to the proposition of Morzadec (1997) in the original diagnosis of the genus, the pygidium of *Hollardops* does not correspond to the *boothi* pattern. This genus has a *prorotundifrons* pygidial pattern because the pleural bands are rounded in lateral view, the pleural furrows are deep and very large, the interpleural furrows are well-defined and the pygidial spines are originated equally from anterior and posterior bands.

Lieberman & Kloc (1997) placed *Hollardops struvei* in their new monospecific genus *Modellops*. Morzadec (2001) determined this genus as a junior subjective synonymous of *Hollardops*. We agree with this proposition after the reexamination of characters used in the cladistic analysis of Lieberman & Kloc (1997) to differentiate *Hollardops* and *Modellops*. Reexamined specimens share : an anterior portion of palpebral lobe posterior to the intersection between S3 distal tip and axial furrow, an anterior cephalic border forming approximately a 140° angle, tubercles present on L3 and L2, pygidial rings before the constriction with an anterior margin anteriorly curved before the constriction, a pygidial pleural field flanking posterior part of pygidial axis prominently excavated, very

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

large (exsag.) pleural furrows and an axis with 11-16 rings. The slope of the librigene under the eyes and the anterior margin shape of the pygidial rings present a important intraspecific variability that contradicts the differentiation of *H. struvei* in a genus other than *Hollardops*.

Tolkienia Lieberman & Kloc, 1997

Type species. Comura (Comura) granulispina Morzadec, 1983.

Assigned species. Tolkienia cancer Morzadec, 1983 ; *T. nova* Arbizu, 1977 ; *T. wiltzense* (Basse, 2003).

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; genal spine as long as glabella (sag.). *prorotundifrons*-pattern pygidium ; 10-14 axial rings ; 5 pleural segments, rather large and long pleural furrows ; 5 pairs of pygidial spines, longer than pleural width (tr.) ; terminal pygidial spine twice as narrow as than 5th pair of pygidial spines and slightly wider than rachis.

Locality and age. Tolkienia has been recorded from France (Armorican massif),Germany (Eifel) and Spain (Cantabric Mounts), from upper Emsian to lower Eifelian.

Discussion. Lieberman & Kloc (1997) proposed a close phylogenetical relationship between *Tolkienia* and *Comura*. This assumption, not tested in their analysis, is based on : long, rounded section and curved pygidial spines, a narrow and tear-drop terminal spine and posterior pleural bands larger and higher than anterior pleural bands. In our cladistic analysis, these genera are clearly distinct, sharing features with numerous other Asteropyginae taxa such as S2 anteriorly curved, axial furrows forming anteriorly a 30-40° angle and palpebral lobe contacts posterior border. These authors were probably misled by the long (tr.) pleural furrows which suggesting a *cometa* pattern for the pygidium of *Comura*. However some specimens of *Tolkienia* have the connection between the anterior pleural bands and pygidial spine characteristic of a *prorotundifrons* pygidial pattern. For example, this connection is obvious in the original description of the type species, *T. granulispina* (Pl. 21, Figs. 3a and 4 ; Morzadec, 1983). Moreover, the distinct cephalic pattern between these two genera is also in favour of a distinct phylogenetic position. Indeed, *Tolkienia* (*boothi* cephalic pattern) differs from *Comura* (*cometa* pattern) in having a precephalic projection absent, a third glabellar lobe higher than first two, axial furrows only curved between S3 and S2, and an anterior edge of the palpebral

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

lobe posterior to the intersection between S3 and the axial furrows.

Tolkienia wiltzense was doubtfully placed within this genus by Basse (2003). Nevertheless, this species presents the diagnostic characters of the genus : *boothi* cephalic and *prorotundifrons* pygidial pattern, long pygidial spine pairs and long pleural furrows. Consequently, we confirm Basse's assignment and retain this species in *Tolkienia*.

We do not consider *Greenops* sp. A Stumm, 1953 referenced by Lieberman & Kloc (1997) as a *Tolkienia* member. The only specimen of this taxon, dated from the Givetian of Michigan (USA), is too badly preserved to be determined at the generic level.

Pilletina Haas, 1970

Type species. Asteropyge (Metacanthina) oehlerti praecursor Pillet, 1958.

Assigned species. Pilletina andegevensis (Pillet, 1950) ; *P. oehlerti* (Pillet, 1958).

Species doubtfully assigned. *Pilletina ? aequisulcata aequisulcata* (Gandl, 1972) ; *P. ? aequisulcata matutina* (Gandl, 1972) ; *P. ? aulnensis* Morzadec, 1976b ; *P. ? luxembourgensis* Basse et al., 2006 ; *P. ? oeslingiana* Basse & Franke, 2006.

Diagnosis. Boothi-pattern cephalon ; posteriormost portion of palpebral lobe contacts posterior border furrows. *prorotundifrons*-pattern pygidium ; 12-13 axial rings ; 5 pleural segments, large pleural furrows ; 5 pairs of pygidial spines, sligthly shorter than pleural width (tr.) ; terminal pygidial spine triangular slightly shorter than 5th pygidial spine pair and slightly wider than rachis.

Locality and age. Except for *Pilletina ? luxembourgensis* and *P. ? oeslingiana* from Luxembourg and *P. ? aequisulcata aequisulcata*, *P. ? aequisulcata matutina* from Spain, all species come from France (Armorican Massif). *Pilletina praecursor* is doubtfully dated from middle Pragian - lower Emsian. *Pilletina andegavensis* and *P. aequisulcata aequisulcata* occurs in the upper Pragian, *P. ? aequisulcata matutina* in the middle Pragian and the other species in the lower Emsian.

Discussion. Pilletina ? luxembourgensis, *P. ? oeslingiana*, *P. ? aequisulcata* and *P. ? aulnensis* are doubfully placed within *Pilletina* because they differ from the type species *P. praecursor* in sharing the following features : a distal widening of interpleural furrows

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

and a slightly pentagonal terminal spine. These species could constitute a new genus.

Haas (1968) described several species from Turkey, *Metacanthina asiatica*, *M. asiatica* Haas, 1968, *M. anatolica* Haas, 1968 and *M. incisa* Haas, 1968 that he reattributed later in *Pilletina* (Haas, 1970). We agree not to place these species within *Metacanthina* (see above discussion about *Metacanthina*), but we do not agree to place them in *Pilletina*. Indeed these species have a pentagonal terminal spine, a very deep interpleural furrow distally, a pygidial shape wider anteriorly, and pygidial spines thinner than pleurae. These features make them too different to be included in *Pilletina*. However, the interpleural furrows and the terminal spine shape make them close to the species doubtfully placed herein in *Pilletina*. We can reject the assumption that the doubtfully *Pilletina* are closer to the Turkish species than other species included in this genus. A study must be performed into detail on these taxa to resolve this question.

Lieberman & Kloc (1997) considered *Pilletina* in a different clade to *Treveropyge* (Fig. 4.13F). In our cladistic analysis, these genera seem to have *a posteriori* a close relationship based on following synapomorphies : 6 pleural segments, L2 wide compared to L3, posterior edge of palpebral lobe contacts posterior border, and a thin cephalic posterior border.

Treveropyge Struve, 1958

Type species. Asteropyge (*asteropyge*) *prorotundifrons* Richter & Richter, 1943

Assigned species. Treveropyge aranea Haas, 1970 ; *T. hattalensis* Basse, 2003 ; *T. kassandra* Basse, 2003 ; *T. rotundifrons* (Emmrich, 1839) ; *T. wiltziana* Basse, 2003.

Diagnosis. Prorotundifrons-pattern cephalon ; large eyes, 8-12 lenses in a dorsoventral file on visual surface ; anterior border flat, without anterior spine. *prorotundifrons*-pattern pygidium ; 12-13 axial rings, pygidial constriction between 4th and 5th rings ; 5 pleural segments ; 5 pairs of pygidial spines, as long as pleural width (tr.) ; large (tr.) and triangular terminal medial spine at least twice as short as other pygidial spines.

Locality and age. The genus occurred in Germany (Eifel) from lower to upper Emsian. *Treveropyge hattalensis* is perhaps present until the lower Eifelian.

Discussion. Treveropyge is traditionaly interpreted as one of the most ancestral Asteropyginae (Haas, 1970; Gandl, 1972; Arbizu, 1977; Morzadec, 1983; Smeenk, 1983;

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Lieberman & Kloc, 1997). In our cladistic analysis, this genus is determined *a posteriori* as deeply nested within the group. This interpretation is supported with the *prorotundifrons* cephalic and pygidial patterns wich are derived from *michelini* and *boothi* patterns for cephala and from the *boothi* pattern for pygidia. Moreover, this genus does not constitute the root of *prorotundifrons* pygidial form since it corresponds to its most derived clade.

Dunopyge Struve, 1998 (*in* Becker & Jansen) not included in our analysis is a genus close to *Treveropyge* sharing the *prorotundifrons* cephalic and pygidial patterns. *Dunopyge* could be mainly differentiated by the small precephalic spine, smaller eyes and the narrow terminal pygidal spine. Thus, from these feature the former *Treveropyge* species, *Dunopyge lebanzaensis* (Smeenk, 1983), seems to belong to this genus.

Several species described in the genus *Treveropyge* in spite of being close to this genus can not be longer considered as such. "*Treveropyge ?*" *hunsrueckensis* Basse, 2003 and "*T.*" *maura* Morzadec, 2002 have too short eyes (exsag.) and too many segments in the pygidium. *'Treveropyge' procerospinosa* Gandl, 1972 has a long terminal pygidial spine and too many pygidial segments. "*Treveropyge*" *marokkensis* Schraut, 2000 has small eyes, pygidial spines longer than pleural segment and a terminal spine too thin and as long as the other pygidial spines.

Coltraneia Lieberman & Kloc, 1997

Type species. Treveropyge celtica Morzadec, 1969.

Assigned species. Coltraneia effelesa Chatterton et al., 2006 ; *C. henryi* (Smeenk, 1983) ; *C. leunisseni* Basse, 2003 ; *C. oufatenensis* Morzadec, 2001 ; *C. saourensis* (Morzadec, 1997).

Diagnosis. Prorotundifrons-pattern cephalon ; 13-14 lenses per dorsoventral file in visual surface, posteriormost portion of palpebral lobe contacts posterior border furrows ; anterior border arched. *prorotundifrons*-pattern pygidium ; 13-15 axial rings on rachis, pygidial constriction between 6th and 7th rings ; 8-11 pleural segments ; 5 pairs of pygidial spines, shorter than pleural width (tr.) ; wide (tr.) and short (sag.) terminal medial spine.

Locality and age. Coltraneia occurs in the upper Emsian (until lower Eifelian for *C. henryi*) of France (Armorican Massif), Germany (Eifel), Spain (Cantabrian Mountains),

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Algeria (Ougarta) and Morocco (Anti-Atlas).

Discussion. Coltraneia and *Treveropyge* are determined as sister groups from our cladistic analysis. They have cephalic and pygidial *prorotundifrons* patterns. *Treveropyge* differs from *Coltraenia* in having eyes not as developed in length and width, an anterior border not arched, a lesser number of pygidial axial rings and pleural segments, a thinner (tr.) and longer (sag.) terminal pygidial spine.

At a macroevolutionary scale, these genera appear to show a complex pattern of evolutionary mode of ontogenetic modifications (Webster & Zelditch, 2005). The supernumerary pygidial axial rings and pleural segments in *Coltraneia* representing either a heterometry compared to *Treveropyge* or an increase of the rate modification occuring in the development of *Coltraneia*. The size difference of eyes between these two genera could correspond to an ontogenetic change too. Such size difference seems to an allometric repatterning or a rate modification pattern but only a detail ontogenetic analysis could confirm these assumptions.

Psychopyge Termier & Termier, 1950

Type species. Psychopyge elegans Termier & Termier, 1950.

Assigned species. Psychopyge hammerorum Chatterton et al., 2006 ; *P. praestans* Morzadec, 2001 ; *P. psyche* Basse, 2003 ; *P. termierorum* Morzadec, 2001.

Diagnosis. Cometa-pattern cephalon ; long sword-shaped precephalic projection ; 9-10 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine longer than glabella (sag.) ; long spine on occipital ring, no metafixigenal spines. *cometa*-pattern pygidium ; 18-21 axial rings with median long spines ; 5-6 pleural segments with length (tr.) increasing posteriorly, vertical spines present on the distal part of each posterior bands ; 5 pairs of pygidial spines, longer than pleural width (tr.).

Locality and age. Psychopyge occurs mostly in the upper Emsian of Morocco and Germany.

Discussion. In our cladistic analysis, *Psychopyge* is the sister-group of *Walliserops* according to cephalic features. They share numerous synapomorphic characters from the cephalon : a long precephalic projection, lateral cranidial furrows form a 20-30° angle, S2

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

straight, with proximal extremity between two exsagittal lines passing through S1 and S3 proximal extremity, L3 large (exsag.) in comparison to L2, no subocular platform, a posterior palpebral border not in contact with posterior furrow. Some synapomorphies come from the pygidium : a narrow axis and vertical spines present on distal part of posterior pleural bands. These features are useful to differentiate the clade formed by *Psychopyge* and *Walliserops* from other genera having a *comura* cephalic and pygidial organisation, such as *Comura* and *Phylonyx* Richter & Richter, 1952.

Morzadec (1988b) placed *Comura kervezensis* Morzadec, 1983 within the genus *Psychopyge*, due to spines on axial rings and distal extremities of pleural segment. Nevertheless, this species appears not to belong to *Psychopyge* because of the width of pleural segments (tr.) decreasing posteriorly, pleural furrows too narrow and pygidial spines too short. Unfortunately, the cephalon of this species is still unknown to perform a reliable assignation. The shape of the pygidium, the size of spines, the pleural furrows and the number of pygidial axial rings seem to suggest that this species is closer to *Comura*.

Psychopyge psyche differs from Moroccan species with no vertical spine on the distal part of pleural segments.

Walliserops Morzadec, 2001

Type species. Walliserops trifurcatus Morzadec, 2001.

Assigned species. Walliserops hammii Chatterton et al., 2006 ; *W. lindoei* Chatterton & Gibb, 2010 ; *W. tridens* Chatterton et al., 2006.

Diagnosis. Cometa-pattern cephalon ; long trident-shaped precephalic projection ; no subocular platform ; L3 more elevated than L2 and L1 ; 9 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spines as long as glabella (sag.) ; long spine on occipital ring, metafixigenal and palpebral spines present. *Cometa*-pattern pygidium ; 6-7 axial rings with long spines ; 5 pleural segments with length (tr.) decreasing posteriorly, vertical spines present on the distal part of each posterior bands ; 5 pairs of pygidial spines, slightly longer than pleural width (tr.).

Locality and age. Walliserops occurs in the upper Emsian of Morocco. Chatterton et al. (2006) mentioned the possibility of an early Eifelian age.

Discussion. Contrary to our cladistic analysis, where *Walliserops* is sister group of *Psychopyge*, Chatterton et al. (2006) suggested that *Walliserops* is closer to *Comura*.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Walliserops shares with *Comura* metafixigenal and palpebral spines, genal spines straight and as long as cephalic length (sag.), rather short pygidial spines, a posterior decrease of the pleural segment length (tr.) and pleural furrows rather narrow (exsag.). However, *Walliserops* shares more synapomorphies with *Psychopyge*, as listed in the discussion of that genus.

Quadrops Morzadec, 2001(not included in our cladistic analysis) seems to correspond to the transition between *Walliserops* and *Psychopyge*. Indeed, *Quadrops* and *Walliserops* share : a posterior decrease of the pleural segment length (tr.), few rings on the pygidial axis and a forked anterior cephalic projection. Nevertheless, *Psychopyge* shares with *Quadrops* an anterior cephalic projection with a large base, no metafixigenal spines and long and curved genal and pygidial spines. These characters lead us to believe that *Quadrops* is an intermediate form between *Walliserops* and *Psychopyge*.

Comura Richter & Richter, 1926

Type species. Cryphaeus cometa Rud. Richter, 1909.

Assigned species. Comura bultyncki Morzadec, 2001 ; *C. defensor* Richter & Richter, 1952 ; *C. echinata* Morzadec, 1983 ; *C. joaquini* Richter & Richter, 1952 ; *C. kervezensis* Morzadec, 1983 ; *C. tuberculata* Morzadec, 1969 ; *C. philonyx* (Richter & Richter, 1952).

Species doubtfully assigned to the genus. Comura ? eos Haas, 1970 ; *C. ? inermis* Haas, 1970.

Diagnosis. Cometa-pattern cephalon ; short precephalic projection ; subocular plateform absent or coarse ; S2 distal tip in contact with axial furrows ; 11-12 lenses in a dorsoventral file per visual surface ; genal spine longer than glabella (sag.) ; metafixigenal spines present ; posteriormost portion of palpebral lobe in contact with posterior border furrow ; *Cometa*-pattern pygidium ; 7-13 axial rings, 5-6 pleural segments with length (tr.) decreasing posteriorly ; 5 pairs of pygidial spines, longer than pleural width (tr.).

Locality and age. Comura occurs in upper Eifelian of Germany (Eifel) and France (Armirican Massif), Spain and Morocco. *Comura philonyx* and *C. ? inermis* occur in the lower Eifelian of Germany.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Discussion. The type species *Comura cometa* is only partially known from cephala while for *C. kervezensis*, *C. joaquini*, *C. ? eos* and *C. ? inermis* there are no described cephala. This imperfect knowledge of cephalic characters leads to an incomplete diagnosis.

Comura cometa has 7 axial rings and *C. joaquini* 8 axial rings. Others species have 10 to 13 axial rings. This repartition in two modes in the number of axial rings could indicated the presence of another genus. No other significant differences on pygidium seem to exist. Only the study of better known cephala could justify the erection of a new genus.

Otherwise, *Comera* could be distinguished from other genera with a *cometa* pattern. Indeed, *Psychopyge* has the length (tr.) of pleural segments decreasing posteriorly and longer pygidial spines. *Quadrops* has longer and curved pygidial spines. *Walliserops* has pygidial spines with the same length as the pleural width (tr.) and vertical spines present on the distal part of posterior bands (as *Psychopyge* and *Quadrops*). The pleural furrows of *Saharops* Morzadec, 2001 (not included in our cladistic analysis) are narrow (tr.) compared with those of *Comura*. The posterior medial spine of *Delocare* Struve, 1958 (not included in our cladistic analysis) is more triangular and the pygidial spines shorter than for *Comura*.

Philonyx was erected by Richter & Richter (1952) from some incomplete cephala. Haas (1970) considered the species *C. philonyx* as a junior synonyme of *C. defensor*. This attribution was accepted by Arbizu (1977) and Morzadec (1983). However, for Basse (2003), *C. philonyx* is not closer to *C. defensor* or any particular *Comura* species. Indeed, the cephala of *C. cometa* and *C. defensor* and the pygidia of *C. philonyx* are not well-known to determine if these species are synonymous or not and if they belong to different genera. However, Jell & Adrain (2003) and Chatterton et al. (2006) considered *Philonyx* as a valid genus without giving arguments to support this proposition. In the present state of knowledge, we agree with Basse's (2003) assumption.

Comura ? inermis is included with uncertainty in *Comura* because of pygidial spines as long as pleural width. Only, the discovery of cephala could confirm this assigment.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Alcaldops Arbizu, 1977

Type species. Alcaldops alcaldei Arbizu, 1977.

Assigned species. Alcaldops camfroutensis (Morzadec, 1983) ; *A. troaonensis* (Morzadec, 1983) ; *A. renaudae* (Morzadec, 1969).

Species doubtfully assigned to the genus. Alcaldops ? argovejensis Smeenk, 1983.

Diagnosis. Supradevonicus-patten cephalon ; short precephalic projection ; S2 distal tip not in contact with axial furrows ; S2 proximal tip more distal than S1 and S3 proximal tip ; 6-10 lenses per a dorsoventral file in visual surface ; genal spine longer than glabella (sag.). *Cometa*-pattern pygidium ; 12-16 axial rings, 5 pleural segments with long fenestrae ; 5 pairs of pygidial spines, longer than pleural width (tr.).

Locality and age. Alcaldops is recorded in the Eifelian of France (Brittany) and Spain (Leon). Arbizu (1977) gives also a possible Givetian age for the type species *A. alcaldei*.

Discussion. Arbizu (1977) differentiated *Alcaldops* from *Heliopyge* according to the separation of anterior and posterior bands along the pleural width. *Heliopyge* has anterior and posterior bands connected in the distal part just before the beginning of pygidial spines. This feature is diagnostic between the *cometa* and *supradevonicus* pygidial patterns. Unfortunately, Morzadec (1983) considered this difference insignificant and placed *Alcaldops* as a junior synonym of *Heliopyge*.

See also the morphological pattern section with the discussion of *alcaldei* pygidial model erected from this genus (Arbizu, 1977).

According to Smeenk (1983), *Alcaldops ? argovejensis* has been included with uncertainty in *Alcaldops*. Indeed, this species shares also several diagnostic features of *Hallandclarkeops* : a constant and rather short length of pygidial spines. Nevertheless, the large fenestrae, S2 not in contact with axial furrows and a posterior decrease of pleural width make this species closer to *Alcaldops*. *Alcaldops ? argovejensis* constitutes an intermediate form between *Alcaldops* and *Hallandclarkeops*.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Hallandclarkeops Lieberman & Kloc, 1997

Type species. Kayserops ? cantarmoricus Morzadec & Arbizu, 1978.

Assigned species. None.

Diagnosis. Supradevonicus-pattern cephalon ; short precephalic projection ; S2 distal tip in contact with axial furrows ; S2 proximal tip on the same exsagittal line as S1 and S3 proximal tip ; 9 lenses per dorsoventral file in visual surface ; genal spine longer than glabella (sag.). *Cometa*-pattern pygidium ; 15 axial rings, 5-6 pleural segments, with the same length (tr.) ; 5 pairs of pygidial spines with equal length, as long as pleural width (tr.), narrow terminal spine.

Locality and age. Hallandclarkeops cantarmorica occurs in the Eifelian of France (Armorican Massif) and Spain (Cantabric Mounts and Aragon).

Discussion. Lieberman & Kloc (1997) included originally *Alcaldops renaudae*, *Alcaldops troaonensis* and "*Asteropyge*" *quelernensis* Morzadec, 1983 in *Hallandclarkeops*. Although these species are closely related to *H. cantarmoricus*, they differ in having no S2 in contact with axial furrows, no constant width (tr.) of pleural segment and length of pygidial spines. Moreover, "*Asteropyge*" *quelernensis* has a pygidial *boothi*-pattern and *A. renaudae*, *A. troaoensis* have large fenestrae that are absent in *H. cantarmoricus*.

Lieberman & Kloc (1997) placed *Hallandclarkeops* as sister-group to *Bellacartwrightia* (not included in our cladistic analysis). We disagree with this proposition because these genera have different pygidial and cephalic patterns. Firstly, the cephalic *supradevonicus* pattern of *Hallandclarkeops* differs from the *prorotundifrons* pattern of *Bellacartwrightia*. *Bellacartwrightia* has thinner eyes and different organisation of genal spine. Secondly, the pygidial *cometa* pattern of *Hallandclarkeops* differs from the *boothi* pattern of *Bellacartwrightia* : *Bellacartwrightia* has anterior bands slightly developed on pygidial spines, pleural and interpleural furrows are more incised, and anterior and posterior bands have the same width (exsag.). Finally, these two genera share a constant length of pygidial spines but this feature is a symplesiomorphy (22-0).

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Heliopyge Haas & Mensink, 1970

Type species. Asteropyge (*Comura*) *helios* Richter & Richter, 1926.

Assigned species. None.

Diagnosis. Supradevonicus-pattern cephalon ; short precephalic projection ; S2 distal tip not in contact with axial furrows ; genal spine twice longer than glabella (sag.). *Supradevonicus*-pattern pygidium ; 12 axial rings, 6 pleural segments, posteriorly shorter (tr.) ; 5 pairs of very long pygidial spines longer posteriorly except the 5th twice as short as the 4th, rather large terminal spine.

Locality and age. Heliopyge helios is endemic to the middle Frasnian of Belgium (Ardenne Massif).

Discussion. According to van Viersen & Prescher (2007), Lieberman & Kloc (1997) should not have restricted the genus *Heliopyge* to species having the third pygidial spine projecting further posteriorly. Indeed, the type species *H. helios* has the fourth pygidial spine projecting further posteriorly.

Several species were previously assigned to *Heliopyge*. From our cladistic analysis, it appears that they belong either to *Alcaldops* or *Bradocryphaeus*. See discussion of these genera for more precisions. Consequently, this genus is restricted to the type species *H. helios*.

In our cladistic analysis *Heliopyge* is close to *Hallandclarkeops*. *Hallandclarkeops* has both a pygidial *cometa* and *supradevonicus* patterns. This genus has the anterior bands that do not contribute to pygidial spine formation (*cometa* patterns) and large interpleural furrows, bent and flat anterior pleural bands below thin posterior bands (*supradevonicus* patterns).

Morzadec (1983) reports *Heliopyge* n. sp. aff. *helios* (Richter & Richter, 1926) in the lower Frasnian of the Armorican Massif (France). This material is too badly preserved to determine the pygidial pattern. A generic determination of these specimens cannot be reliably made.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Bradocryphaeus Haas & Mensink, 1970

Type species. Cryphaeus supradevonicus Frech, 1888.

Assigned species. Bradocryphaeus afghanica Haas & Mensink, 1970 ; *B. asturica* (Haas, 1970) ; *B. briceae* (Morzadec, 1988a) ; *B. caelata* (Haas & Mensink, 1970) ; *B. coallajuensis* (Arbizu, 1977) ; *B. feisti* Morzadec, 1992 ; *B. fiacrensis* Morzadec, 1976b ; *B. hispanica* (Richter & Richter, 1926) ; *B. iberica* (Haas, 1970) ; *B. kermanensis* Morzadec *in* Morzadec et al., 2002 ; *B. maillieuxi* (Richter & Richter, 1926) ; *B. mariamae* (Farsan, 1981) ; *B. mosana* (Richter & Richter, 1926) ; *B. nasocostata* Paeckelmann, 1913 ; *B. neptuni* van Viersen & Bignon, 2011 ; *B. nodosa* (Morzadec, 1983) ; *B. porsguenensis* (Morzadec, 1983) ; *B. psilus* Haas, 1970 ; *B. quadratispinosa* (Gandl, 1972) ; *B. sharudensis* Pillet *in* Brice et al., 1973 ; *B. turolensis* Gandl, 1972 ; *B. vanherlei* van Viersen & Bignon, 2011 ; *B. zornensis* (Morzadec, 1983).

Species doubtfully assigned to the genus. Bradocryphaeus pentacosta (Farsan, 1981).

Diagnosis. Supradevonicus-pattern cephalon ; no precephalic projection ; S2 proximal tip on the same exsagittal line as S1 and S3 proximal tip ; lateral furrows forming an angle of mostly 40-50° ; 5-8 lenses per a dorsoventral file in visual surface ; genal spine equal to glabella length or shorter (sag.). *supradevonicus*-pattern pygidium ; maximal pygidial width (tr.) larger than axis length (sag.) ; 9-13 axial rings, 5-6 pleural segments, pleural segment width (exsag.) increasing strongly distally ; 5 pairs of pygidial spines, length rather close to pleurae width (tr.), narrow terminal spine ; little fenestrae may be present.

Locality and age. Bradocryphaeus occurs in the Givetian of France (Armorican massif), Spain (Cantabrian Mountains), east of Iran and west of Afghanistan (6 species) and in the Frasnian of France (Armorican massif and Boulonnais), Belgium (Ardenne massif), Germany (Eifel), Spain (Cantabrian Mountains) and east of Iran (18 species).

Discussion. Bradocryphaeus was defined as a subgenus of *Neocalmonia* (Haas & Mensink, 1970). The original and short diagnosis "a subgenus of *Neocalmonia* with thin interpleural furrows without fenestrae and five pygidial spine pairs" has produced much confusion between *Bradocryphaeus* and *Heliopyge*. Indeed, the presence/absence of fenestrae was a diagnostic character to discriminate these genera. This diagnosis determine specimens as *Heliopyge* even if fenestrae were very small. The type species *Heliopyge helios* has large fenestrae developed on the entire width (tr.) of the pleural field and py-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

gidial spines twice longer than pleural width. All others species described as *Heliopyge* (except the species attributed to *Alcaldops* in this paper) do not have such large fenestrae and pygidial spines ; and their size is not as important. The cephalon of *Heliopyge helios* was not well known, only from a juvenile and incomplete specimen figured in the original description. Recently, van Viersen & Bignon (2011) have described a new and more complete cephalon of this species. This specimen has very long genal spines reaching the pygidium, a large angle between genal spines and an exsagittal line, a slight forward expansion of the precephalic field and S2 proximal tips more distal than S1 and S3 proximal tips. These new cephalic features differentiate *Heliopyge* from *Bradocryphaeus* and consequently their associated pygidia. Thus, it appears that in *Bradocryphaeus* pygidia the presence of small fenestrae is possible.

In addition of the original diagnosis of *Bradocryphaeus* (Haas & Mensink, 1970), Lieberman & Kloc (1997) provided several diagnostic characters, reducing *Bradocryphaeus* to the type species *B. supradevonicus* and *B. afghanica*. These authors claim that the third pair of pygidial spines is projecting furthest posteriorly. However *B. supradevonicus* has the fourth pair of pygidial spines projecting furthest posteriorly. The other diagnostic features are : a prominent axis constriction between the fifth and sixth rings, a narrow pygidial terminal spine, a fifth pair of pygidial spines merging with pygidial axis compared, S3 straight, S2 anteriorly curved and rounded postero-median impressions. Nevertheless, these features are present in other *Bradocryphaeus* species and thus could not be considered diagnostic.

Gandl (1972) erected the subgenus *Neocalmonia* (*Quadratispina*) regrouping mainly species with keeled pygidial spines. Arbizu (1977) rejected this subgenus on the assumption that this keel is only a diagnostic character at a specific level. Lieberman & Kloc (1997) validated this genus from the pygidial axis constricted between the sixth and the seventh rings. *Bradocryphaeus hispanicus*, included preciously in *Quadratispina* (Gandl, 1972), has its pygidial axis constricted between the fifth and the sixth rings. This feature could not be considered as diagnostic for the genus. *Bradocryphaeus quadrispinosa*, *B. hispanica* and *B. asturica* previously attributed to *Quadratispina*, share median tubercles on pygidial axis rings. We estimate that this feature has only a specific importance. This assumption is supported in our cladistic analysis : *Bradocryphaeus hispanicus* is well integrated within *Bradocryphaeus*.

van Viersen & Bignon (2011) explained the problem of the badly preserved type specimen of *B. mosanus*. Without redescription of material coming from the type locality,

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

comparisons with this species are difficult. *Bradocryphaeus* sp. cf. *mosanus* is attributed to specimens from Hotton (Belgium) mentionned by Asselbergs (1912) as *Cryphaeus valleeanus*. This material is close to *B. mosanus* but presently it is not possible to compare them.

See the *Neocalmonia* discussion, to have complementary information about *B. afghanica* and *B. sharudensis*.

Neocalmonia Pillet, 1969

Type species. Neocalmonia quadricosta Pillet, 1969.

Assigned species. Neocalmonia batillifera Haas & Mensink, 1970 ; *N. brinkmanni* Haas & Mensink, 1970 ; *N. erbeni* Farsan, 1981 ; *N. imperfecta* Pillet, 1969 ; *N. kakari* Haas & Mensink, 1970 ; *N. lutensis* Morzadec, 2002 ; *N. malistana* Haas & Mensink, 1970 ; *N. thaumata* Haas & Mensink, 1970 ; *N. yazdii* Morzadec, 2002.

Species doubtfully assigned. Neocalmonia ? cantabrica Smeenk, 1983.

Diagnosis. Supradevonicus-pattern cephalon ; 5-8 lenses per dorsoventral file in visual surface ; lateral furrows forming a 30-40° angle ; S2 parallel ; genal spine shorter than glabella length (sag.) ; narrow posterior border furrows. *supradevonicus*-pattern pygidium ; 8-13 axial rings ; 4-5 pleural segments, width (exsag.) slightly increase distally ; 4 pairs of pygidial spines mostly thinner than pleurae width (tr.) ; large terminal spine.

Locality and age. Neocalomonia occurs in the Middle Devonian-Frasnian of Afghanistan-Iran area. Unfortunately, Farsan (1981) could not be more precise on the Middle Devonian period. *Neocalomonia ? cantabrica* would be the oldest and the only European representative of the genus, from the lower Givetian of Spain.

Discusssion. Bradocryphaeus afghanica and *B. sharudensis*, from the Givetian of Iran and Afghanistan, seem to correspond to an intermediate form between the morphology of *Bradocryphaeus* and *Neocalmonia*. Indeed, these two species bear five pairs of pygidial spines, like *Bradocryphaeus* (4 for *Neocalmonia*), but the fifth is almost completely reduced combined with the terminal spine. They are closely related to *Neocalmonia* in having short genal spines, axial furrows forming an 30-40° angle (for most of *Bradocryphaeus* 40-50°), rather short pygidial spines and a slight distal increase of pleural segment

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

width. Nevertheless, these features are also present in some *Bradocryphaeus* with long fifth pair of pygidial spines. Thus, the number of pygidial spines remains fundamental in the determination of these genera. Additionally the very small pygidial fenestrae of *B. sharudensis*, a character presently unknown in *Neocalmonia*, confirm this assumption.

Neocalmonia ? cantabrica from the lower Givetian of the Cantabrian Moutains (Spain) has 4 or 5 pairs of pygidial spines. We agree with Morzadec (2002) who placed with uncertainty this species within *Neocalmonia*, according to the short pygidial and genal spines and glabellar axial furrows forming an acute angle. Nevertheless, this species is close to the *Bradocryphaeus* according to the significant abaxial widening (exsag.) of pleural segments and the smaller occipital ring width (sag.).

Compared to *Bradocryphaeus*, *Neocalmonia* bears several paedomorphic features. Indeed, features such as small genal and pygidial spines, reduced number of pygidial spines and pleural segments may result of a reduction of modification rate during ontogeny or to a heterometry (*sensu* Webster & Zelditch, 2005). Nevertheless, the very small fifth pair of pygidial spines of *B. afghanica* and *B. sharudensis* may be an argument for progressive reduction of the length of the fifth pair of pygidial spines until its complete disappearance in *Neocalmonia*. Moreover, cephalic differences between these genera such as : occipital ring and posterior border width, angle of the lateral furrow, may correspond to an allometric repatterning or to a rate modification. A precise study of the ontogeny of these two genera must be performed to test these assumptions.

Radiopyge Farsan, 1981

Type species. Neocalmonia (*Radiopyge*) *heratensis* Farsan, 1981.

Assigned species. Radiopyge hamedii Morzadec, *in* Morzadec et al., 2002 ; *R. sardarensis* Morzadec, 2002 ; *R. zendadjanensis* (Farsan, 1981).

Diagnosis. Supradevonicus-pattern cephalon ; 5-6 lenses per dorsoventral file in visual surface ; S2 anteriorly converging ; lateral furrows forming a 30-40˚angle ; large posterior border and narrow posterior border furrows ; genal spine shorter than glabella length (sag.). *Supradevonicus*-pattern pygidium ; 9-11 axial rings, rachis constricted between 5th and 6th rings ; 6 pleural segments ; pleural segment width (exsag.) slightly increasing distally ; 6 pairs of pygidial spines, mostly thinner than pleurae width (tr.) ; narrower terminal spine ; little fenestrae could be present.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Locality and age. Radiopyge is recorded exclusively in the Givetian of Afghanistan-Iran area.

Discusssion. Farsan (1981) erected the subgenus *Neocalmonia* (*Hexacostata*) for species with a pygidial *supradevonicus* pattern, 6 pygidial spines, fenestrae and large interpleural furrows. We think that *Hexacosta* Farsan, 1981 is a synonym of *Radiopyge*. Indeed, as demonstrated for *Bradocryphaeus*, the presence of small fenestrae can be considered diagnostic at the specific level and the large interpleural furrows (Farsan, 1981) are strongly associated with the presence of fenestrae. Moreover, *R. zendadjanensis*, considered as the type species of *Hexacostata* by Farsan (1981) bears several autapomorphic features of *Radiopyge* : S2 anteriorly converging, large posterior border, axis constricted between the 5th and 6th rings.

At a macroevolutionary scale, *Radiopyge*, *Neocalmonia* and *Bradocryphaeus* seem to show a complex pattern of evolutionary mode of ontogeny. *Radiopyge* compared to *Neocalmonia* and *Bradocryphaeus* shows a constriction between the ring 5th and 6th that is consistent with a heterotopy, a supernumerary pair of pygidial spines and pleural segment that are consistent with a heterometry (*sensu* Webster & Zelditch, 2005). Such differences are due to either a prolongation of the development or a more important rate of ontogenetic modifications representing a peramorphosis but only a detail ontogenetic analysis could confirm these assumptions.

Farsan (1981) proposed an evolutionary scenario (Fig. 4.13C) with *Radiopyge* as sister group of *Heliopyge* and *Bradocryphaeus* as sister group of *Radiopyge* and *Heliopyge*. In the present study, our cladistic analysis shows that *Neocalmonia* and *Radiopyge* constitute a clade (node 43 ; Fig. 4.15) in spite of the great difference in the pygidial spine pair number. The synapomorphies supporting this clade are a large anterior border, a thin posterior border furrow, short genal and pygidial spines and a slight abaxial increase of the pleural segment width (tr.).

Conclusion

Our cladistic analysis presents a new vision of the Asteropyginae evolution. This phylogeny differs from the traditional evolution of the subfamily by a highly pectinated topology. In fact, this proposal is not so different to the previous evolutionary scenarios (Haas, 1970; Gandl, 1972; Arbizu, 1977; Smeenk, 1983; Morzadec, 1983). Indeed, the relationships between the genera are rather similar to these former studies. The main difference concerns the ancestral genera of the group. Traditionally, *Treveropyge* is sug-

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

gested as the origin. In the present work, the group would emerge from *Destombesina*, a genus close to *Pseudocryphaeus*.

This work provides a new taxonomy of Asteropyginae. New genera are proposed and former genera are emended following phylogenetical relationships established by the analysis. Moreover, cephalic and pygidial patterns are based on the cladistic analysis in order to define them objectively.

Reliable phylogenies need to be established for trilobite clades, and characters, distributions mapped onto these, to test evolutionary hypothesis about trilobite development and their diversification. We have highlighted, in this work, unresolved questions about evolutionary modifications of ontogeny for several asteropygine genera. Thus, this phylogeny is a prerequisite to explore this subject. Indeed, detailed studies of trilobite ontogeny may yield insights into mechanisms controlling the evolution of major aspects of trilobite body patterning (Hughes, 2007).

Appendixes

Appendix 1 : Character list

1. Number of pygidial axial rings : (0) 6-8 ; (1) 9-13 ; (2) 14-16 ; (3) 21 or more.
2. Pygidial axis stricture : (0) between third and fourth rings ; (1) between fourth and fifth rings ; (2) between fifth and sixth rings ; (3) between sixth and seventh rings.
3. Terminal ring of pygidial axis in lateral view : (0) well differentiated from pygidial posterior border ; (1) not well differentiated from pygidial posterior border.
4. Pygidial axis prosopon : (0) smooth ; (1) granulated ; (2) perforated.
5. Medially pygidial axial rings : (0) smooth ; (1) with a median tubercle or spine.
6. Number of pygidial pleural segments : (0) 4 ; (1) 5 ; (2) 6 ; (3) 7 ; (4) 8-10.
7. Pygidial posterior pleural bands : (0) twice as large (exsag.) as anterior bands of posterior segments ; (1) equal anterior bands of posterior segments width (exsag.).
8. Pygidial posterior pleural bands in lateral view : (0) more elevated than anterior bands of posterior segments ; (1) equally elevated to anterior bands of posterior segments.
9. Pygidial pleural segments : (0) slightly larger from proximal to distal tips ; (1) twice larger from proximal to distal tips.
10. Pygidial pleural furrows : (0) slightly incised ; (1) moderately incised, thinner than pygidial pleural bands ; (2) strongly incised, larger than pygidial pleural bands.
11. Pygidial interpleural furrows : (0) faint ; (1) clearly incised.
12. Fenestrae : (0) very short (tr.) ; (1) developed on half of the pygidial pleurae (tr.) ;

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

(2) developed all along pygidial pleurae (tr.).
13. Distal part of pygidial posterior bands : (0) straight ; (1) with a posterior excrescence ; (2) bear a tubercle or a spine.
14. Pygidial pleural bands in lateral view : (0) rounded ; (1) bent ; (2) flat.
15. Pygidial pleurae shape in posterior view : (0) flat ; (1) sloped in proximal half (tr.) ; (2) medially sloped ; (3) sloped in distal half (tr.).
16. Number of pygidial spine pairs : (0) 5 ; (1) 4 ; (2) 6.
17. Terminal pygidial spine : (0) wider than posterior axis tip ; (1) equal larger of posterior axis tip.
18. Shape of terminal pygidial spine : (0) triangular ; (1) pentagonal shaped.
19. Terminal pygidial spine : (0) does not project further posteriorly than the fifth spine pair ; (1) project further posteriorly than the fifth spine pair.
20. Pygidial spine origin : (0) mainly from posterior bands of pleural segments ; (1) from anterior and posterior bands ; (2) almost entirely from posterior pleural bands.
21. Pygidial spine length : (0) shorter than pleural segment length (tr.) ; (1) equal length (tr.) of pleural segment ; (2) longer than pleural segment length (tr.).
22. Pygidial spines : (0) with the same length ; (1) with different lengths.
23. Pleural segments : (0) decrease (tr.) in length from the first to the last one ; (1) increase in length (tr.) from the first to the last one or all with the same length.
24. Pygidial spine width : (0) equal posterior band width (tr.) of pleural segments ; (1) equal pleural segment width (tr.).
25. Pygidial spine distal tips : (0) pointed ; (1) developed as coarse triangles.
26. Pygidial spines : (0) straight ; (1) curved.
27. Pygidial spine section : (0) flat ; (1) rounded.
28. Pygidial axis width (tr.) on first pleural segment width (tr.) ratio : (0) less than 0.7 ; (1) between 0.7 and 1 ; (2) greater than 1.
29. Maximal pygidial width (tr.) on pygidial axis length (sag.) ratio : (0) less than 1.5 ; (1) between 1.5 and 1.75 ; (2) greater than 1.75.
30. Frontal lobe distal extremity : (0) more laterally displaced than palpebral lobe posterior tip ; (1) on the same exsagittal line as palpebral lobe posterior tip ; (2) less laterally displaced than palpebral lobe posterior tip.
31. Frontal lobe : (0) diamond shaped ; (1) rounded.
32. Glabella prosopon : (0) large granules ; (1) small granules ; (2) smooth.
33. Occipital ring : (0) larger (sag.) than L1 ; (1) equal L1 width (tr.).
34. Occipital ring prosopon : (0) smooth ; (1) tuberculated-spined.
35. Glabellar axial furrows posteriorly to S1 : (0) anteriorly divergent ; (1) parallel.
36. Glabellar axial furrows : (0) straight between S1 and S3 ; (1) curved between S2 and

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

S3 ; (2) curved between S1 and S3.
37. Glabellar axial furrows anteriorly to S3 : (0) more anteriorly divergent than between S1 and S3 ; (1) parallel to axial furrows between S1 and S3 ; (2) less anteriorly divergent than between S1 and S3.
38. S1 : (0) parallel ; (1) anteriorly converging.
39. S1 : (0) curved ; (1) straight.
40. S2 : (0) parallel ; (1) anteriorly converging.
41. S2 : (0) anteriorly curved ; (1) straight.
42. S2 distal tip : (0) contact axial furrows ; (1) does not contact axial furrows.
43. Axial furrows form an angle of : (0) 20-29° ; (1) 30-39° ; (2) 40-50°.
44. L2 maximal width (exsag.) on L3 maximal width (exsag.) ratio : (0) less than 0.55 ; (1) greater than 0.55.
45. S2 proximal tip : (0) more distal than S1 and S3 proximal tip ; (1) on same exsagittal line as S1 and S3 proximal tip ; (2) between S1 and S3 proximal tip.
46. Glabellar lobes : (0) L3 more elevated than L2 and L1 ; (1) L3 and L2 more elevated than L1 ; (2) same elevation of L1, L2 and L3.
47. Anterior and posterior tip of palpebral lobe : (0) on same exsagittal line ; (1) anterior tip more proximal.
48. Eye rests on : (0) thin horizontal platform ; (1) vertical wall.
49. Maximal number of lenses in a dorsoventral file on visual surface : (0) 5-7 ; (1) 8-10 ; (2) 12-13.
50. Anteriormost portion of palpebral lobes reaches : (0) junction between S3 distal tip and axial furrow ; (1) posterior to the junction between S3 distal tip and axial furrow.
51. Posteriormost portion of palpebral lobes : (0) contact posterior border furrow ; (1) anterior to posterior border furrow.
52. Anteriormost point of posterior branch facial suture reaches a transversal line passing through : (0) L1 ; (1) L2 ; (2) L3.
53. Junction of facial suture with lateral margin reaches a transversal line passing through : (0) L0 ; (1) L1 ; (2) L2.
54. Anterior extension of anterior border of cranidium : (0) short ; (1) long.
55. Width (sag.) of anterior border of cranidium : (0) as large as lateral border (tr.) ; (1) twice thinner than lateral border (tr.).
56. Width (exsag.) of cranidium posterior border in contact with L0 : (0) greater than half of L0 (exsag.) ; (1) less than half of L0 (exsag.).
57. Posterior border furrow of cranidium : (0) narrow ; (1) wide.
58. Lateral and posterior border of cranidium form an angle of : (0) 45-59° ; (1) 60-90°.
59. Cranidium posterior border curved face to an exsagittal line : (0) more distal than

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

eye ; (1) passing through the middle of eye ; (2) passing through the most proximal point of eye.

60. Lateral border in frontal view : (0) sloped ; (1) horizontal.

61. Anterior border in lateral view : (0) ventrally sloped posteriorly ; (1) dorsally sloped posteriorly.

62. Genal spine length : (0) short projection ; (1) thinner than cephalon length (sag.) ; (2) equal to cephalon length (sag.) ; (3) longer than cephalon length (sag.).

63. Genal spine forms an angle with a transversal line passing through its base of : (0) 0-14° ; (1) 15-29° ; (2) 30-45°.

64. Genal spine : (0) straight ; (1) curved.

65. Lateral border : (0) undeveloped on genal spine ; (1) slightly developed on genal spine ; (2) strongly developed on genal spine.

66. Proximal edge width (tr.) of genal spine : (0) equal distal edge width (tr.) ; (1) strongly reduced.

67. Genal spine section : (0) vertical ; (1) square.

68. Glabella length (sag.) relative to maximal glabella width (tr.) ratio : (0) less than 1.14 ; (1) between 1.15 and 1.34 ; (2) more than 1.35.

69. Glabella length (sag.) relative to maximal cranidium width (tr.) ratio : (0) less than 0.42 ; (1) between 0.43 and 0.59 ; (2) more than 0.6.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Appendix 2 : Data matrix

	1	1111111112	2222222223	3333333334	4444444445	5555555556	6666666666
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890
Neocalmonia yazdii	1100000000	0?01210001	0101001110	1000020100	0110110000	0112?010101	1110101111
Neocalmonia quadricosta	1200000000	0?01210001	1101001110	1000020100	0111110010	0112?010101	1110101111
Neocalmonia lutensis	1200010000	0?01210001	0101001110	1000020100	0111110000	0112?010101	1100101111
Neocalmonia brinkmanni	1200010000	0?01210001	0101001112	1000120100	0111110000	022?010101	1100101111
Radiopyge herateensis	1200020000	0001221001	0101001110	1000120101	0110010101	0112?000101	1110101101
Radiopyge sardarensis	1200020000	0001221001	0101001120	1000120101	0111110000	0112?000101	1110101101
Bradocryphaeus nodosa	1200010010	0001300001	2101001120	1010021101	0110110000	0112?111101	0210101222
Bradocryphaeus maillieuxi	1200010010	0701301001	0101001120	1010020101	0121110000	011?111001	1210101102
Bradocryphaeus vanherlei	1200010010	0701301001	1101001120	1110020100	0121110000	021?111001	0210101101
Bradocryphaeus hispanica	1200110010	0701301001	1101001020	1011021100	0111110010	011?111101	0210101111
Bradocryphaeus porsguenensis	1200010010	0011201001	1101001021	1001021100	0121110000	011?111001	1210101111
Bradocryphaeus sp. cf. mosana	1200020010	0701300001	1101001021	1000021100	0121110000	0112?111001	1300101111
Heliopyge helios	1200120012	0211300001	2100001001	1000022100	0121010010	001?001001	0311101100
Hallandclarkeops cantarmorica	2210020012	0700200002	1010001001	1000021100	0021111010	0110111001	1311101110
Alcaldops froanensis	2210010012	0100200002	2100001001	1000021100	0121011010	0010111001	0311101110
Alcaldops renaudae	1210110012	0100200002	2100011102	1001021100	0121011010	0110111001	0311101110
Alcaldops camfroutensis	1210110011	0100200002	2100001101	1010021100	0121011000	0110111011	0300101111
Comura tuberculata	1210110012	0120200002	2000011122	1011022100	0010111010	0010111111	1200101211
Psychopyge elegans	3210120112	1220100002	2110011000	1011121100	1000210110	1111111001	1321101211
Psychopyge termierorum	3210120112	1220000002	2010011010	1001121100	1000210110	1111111001	1321101211
Walliserops trifurcatus	0210110112	0720201002	2000011012	1001122100	1000200111	1111011101	1200101111
Coltraneia celtica	2310041102	1700200001	0001010100	1110012100	0011010120	010?111110	1000000010
Coltraneia oufatenensis	2310041102	1700300001	0001010100	1110012100	0010010120	000?111110	1000000011
Coltraneia saourensis	2310041102	1700200001	0001010110	1110012100	0011010120	001?111110	1000000011
Treveropyge prorotundifrons	1210021102	1700300001	0001010120	1100110100	1001010120	000?111110	1010000011
Pilietina praecursor	1210021102	1700200001	0001010110	1110111110	1011110110	011?111110	1200000011
Tolkienia cancer	1200011101	1700200001	2101011211	1110111110	1102101101	111?101010	1200000001
Hollardops struvei	2201011102	1700200001	0001010110	1110110110	1020111111	111?101110	1200000000
Hollardops mesocristata	2211011102	1700200001	0001010100	1111110110	1020111111	111?101110	1200000011
Hollardops boudidensis	1211011102	1700200001	0001010200	1111110110	1020111101	101?101110	1200000001
Hollardops burtandmimiae	2211011102	1700200001	0001010010	1111110110	1020111101	111?101110	1200000001
Pennarbedops babini	2201011101	1700200001	0101010100	0010010100	1010100111	111?111120	1200010001
Morzadecops zguidensis	1201111101	1700200011	0001010220	0010010110	1020101111	111?111120	1200010001
Asteropyge perforata	1212011101	1700200000	2001010000	0110110110	1020100111	1017011110	1200200011
Mrakibina cattoi	2200011101	1700200000	2001010100	0110110110	1020100101	101?010110	1200200001
Metacanthina barrandei	2200011101	1700200000	2010010001	0110111000	1010101111	111?001110	1300200001
Braunops obsoletus	1201111101	1700201010	2001000121	0101111000	1020101101	1100111120	1110220001
Rheingoldium marocanensis	1201111101	1700200100	2001000002	0101111000	1020101111	1102?10120	1220200002
Rhenops anserinus	1201121101	1700200100	0001000121	0100111000	1011101111	100?111120	1100200001
Paracryphaeus jonesi	1201011101	1700201110	1001000211	0100111000	1001100111	100?111120	1100200001
Kayserops kerfornei	1201111101	1700201010	0001000111	0101111101	1020101111	1001111120	1200010012
Kayserops inflatus	1201111101	1700201010	0001000101	0101111100	1020101111	100?111120	1200010001
Gandlops ogivalis	1201011101	1700201010	0001000211	0101111100	1020101101	100?111120	1100200000
Greenops osismorum	1210011100	0702201110	0001100121	0101111001	1121101101	111?110121	1100010001
Deloops haasi	1210011100	1702100110	0001100111	0100111111	1120101101	111?110121	1110010001
Breizhops bigranulosus	1200011101	1702201110	0001100012	0100111101	1120101101	100?110120	1110001011
Pseudocryphaeus michelini	1101011101	1702101110	0001100221	0100111100	1111101111	100?111120	1100110001
Minicryphaeus minimus	0001011101	1702100010	0001100221	0201101101	1111101101	1001111120	1100110001
Minicryphaeus quaterspinosus	0001001101	1702110010	0001100221	0201101101	1111101101	100?111120	1100110001
Destombesina augartensis	0001001001	1702110010	0001100221	0100101101	1000001101	000?011110	1100010011
Destombesina taflialtensis	0001001001	1702110010	0001100121	0100101101	1000000101	100?011110	1100010011
Protacanthina vellilae	1011031102	1702200010	0000000011	0201001010	0001120101	111?111110	1120000100
Pelitlina goltzi	0001011101	1702100011	0000000101	0100001010	1001121100	111?111110	1000011111
Acastella tyro	0001011101	1702110010	0000001010	0100001010	1100120100	110?111110	1000011111
Mimocryphaeus altecostatus	0100001001	1702210010	0000000212	0100002000	1101121101	112?111110	1100011111

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Appendix 3 : Table of evolution of the main characters.

Character	*A posteriori* polarity and status of state characters	Nodes
1	0,1→2,3 0 is equivocal (node 30) 1 is homoplasic; reverse (*A. perforata*, *M. zguidensis* and *H. boudidensis*); converge (*P. vellilae*) 2 is plesiomorphic; reverse (*A. troaonensis* and *H. cantarmorica*) 3 is equivocal (node 30)	(1) : 8, 23 (2) : 14 (3) : 31
2	0→1→2→3 1 is reverse (*N. yazdii* and *P. michelini*); convergent (*M. alteocostatus*) 2 is apomorphe 3 is apomorphe	(2) : 8 (3) : 27
7	0→1 0 is apomorphic	(0) : 29
8	1→0 1 is homoplasic; converge (*M. alteocostatus*)	(0) : 5, 32
9	0→1 0 is homoplasic 1 is apomorphic	(1) : 29 (0) : 43
10	1→2→0 1→0 1 is reverse (*T. cancer*, *A. camfroutensis*) 2 is converge (*P. vellilae*) 0 is homoplasic	(2) : 19 (0) : 10, 37
11	1→0 1 is equivocal (nodes 29, 30) 0 is reverse (*G. osismorum*)	(0) : 32
14	2→0→1 0 is converge (*P. vellilae*) 1 is apomorphic	(0) : 11 (1) : 36
16	0→1, 2 1 is homoplasic; converge (node 1); reverse (*M. quaterspinosus*) 2 is apomorphic	(1) : 4, 45 (2) : 44
19	1→0 1 is reverse (*M. zguidensis)* 0 is reverse (*R. anserinus*)	(0) : 14
20	0→1→2 1 is homoplasic; convergent (*P. goltzi*) 2 is apomorphic	(1) : 17, 36 (2) : 29
21	0→2→1 0 is homoplasic 1 is reverse (*P. jonesi*, *H. cantarmorica* and *N. quadricosta*) 2 is reverse (*T. cancer* and *B. nodosa*)	(0) : 17, 41 (1) : 37 (2) : 13, 29
22	0→1 0 is reverse (*H. cantarmorica*) 1 is reverse (*P. babini*, *T. cancer* and *P. elegans*)	(1) : 34
24	1→0 1 is homoplasic 0 is convergent (node 2)	(1) : 37 (0) : 29
25	1→0 0 is convergent (node 2)	(0) : 11
26	0→1 1 is homoplasic; equivocal (*A. renaudae*) 0 is homoplasic; equivocal (*A. camfroutensis*)	(0) : 35 (1) : 14
27	0→1 1 is reverse (*T. cancer*)	(1) : 29
31	0→1 1 is apomorphic	(1) : 19

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Character	*A posteriori* polarity and status of state characters	Nodes
36	0➔1➔2 1 and 2 are apomorphic	(1) : 8 (2) : 29
38	0➔1 0 is homoplasic; reverse (*G. osismorum*); equivocal (Node 12 and *G. ogivalis*) 1 is homoplasic; equivocal (*R. anserinus* and *P. jonesi*)	(0) : 13 (1) : 4, 15
39	0➔1 0 is homoplasic; reverse (*D. haasi*) 1 is homoplasic; reverse (*R. babini*); convergent (*M. alteocostatus*)	(0) : 4, 25 (1) : 15
42	0➔1 0 is homoplasic; reverse (*H. cantarmorica*) 1 is homoplasic; convergent (node 1)	(0) : 11 (1) : 6, 33
44	1➔0 1 is homoplasic; equivocal (*G. osismorum*) 0 is homoplasic; reverse (*N. yazdi*, *R. heratensis*, *B. nodosa* and *C. oufatenensis*); convergent (*A. tyro*); equivocal (nodes 9 and 10)	(1) : 24 (0) : 5, 11, 30
45	1➔0➔2 1 is homoplasic and reverse (*H. cantarmoricus*) 0 is homoplasic 2 is apomorphe	(0) : 5, 25 (1) : 37 (2) : 30
46	2➔0➔1 0 is reverse (*T. cancer* and *W. trifurcatus*) 1 is apomorphic	(0) : 4 (1) : 19
48	1➔0 0 is apomorphic	(0) : 32
49	0➔1➔2 0 is homoplasic; reverse (*M. cattoi*, *T. cancer*, *A. camfroutensis* and *B. sp. cf. mosana, B. ogivalis* and node 21) 1 is reverse (*N. quadricosta*) 2 is apomorphic	(0) : 40 (1) : 11 (2) : 26
50	1➔0 1 is reverse (*W. trifurcatus*) 0 is convergent (*A. tyro* and *P. goltzi*)	(0) : 24
51	1➔0 1 is homoplasic 0 is apomorphic	(1) : 30 (0) : 24
59	1➔0, 2 1 is homoplasic 2 is homoplasic 0 is homoplasic	(1) : 14 (2) : 6, 18 (0) : 30, 34
62	1➔2➔0, 3 1 is homoplasic; equivocal (*B. obsoletus*) 2 is homoplasic; equivocal (*R. marocanensis*) 3 is homoplasic; equivocal (*M. barrandei*) 0 is convergent (*P. goltzi* and *A. tyro*)	(1) : 43 (2) : 12, 15, 38 (3) : 31, 33 (0) : 26
65	0➔1, 2 2 is apomorphe; equivocal (node 11) 1 is apomorphe; reverse (*P. michelini*) 0 is homoplasic; equivocal (node 11)	(0) : 20 (1) : 32 (2) : 24
66	1➔0 1 is homoplasic 0 is apomorphic	(0) : 11 (1) : 12; 18
67	1➔0 1 is apomorphic 0 is apomorphic	(0) : 4 (1) : 30

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

4.4 Conclusion

La description des Asteropyginae du Frasnien moyen de l'Ardenne a fait l'objet du premier article de ce chapitre. Elle nous a permis de préciser la systématique de *Bradocryphaeus* et de mettre en évidence la particularité des espèces dans ce massif par rapport à la région de l'Eifel, où elles étaient auparavant affiliées. De plus, nous avons précisé la définition de *Heliopyge*, notamment au niveau du céphalon, qui n'était que partiellement connu. Enfin, ce travail a souligné la nécessité d'une révision phylogénétique de ce groupe.

La phylogénie, que nous avons de ce fait menée, offre une nouvelle vision de l'histoire évolutive des Asteropyginae, traditionnellement considérée comme étant divisée en deux clades (les types conservatifs, *boothi* et *prorotundifrons*, et les types progressifs, *cometa* et *supradevonicus* ; Struve, 1959). En effet, cette étude met en évidence une évolution plus graduelle de la sous-famille en un seul clade, suivant laquelle les types progressifs dérivent des types conservatifs. De plus, notre analyse désigne le genre *Destombesina* comme étant l'ancêtre commun de l'ensemble des Asteropyginae, rôle qui était auparavant dévolu au genre *Treveropyge* apparaissant ici largement dérivé. Néanmoins, malgré ces importantes différences au niveau de la racine du groupe, les relations phylogénétiques entre les différents genres présentent une topologie proche des anciennes études. Toutefois, nous pouvons noter que le genre *Protacanthina* dont l'appartenance à la sous-famille des Asteropyginae a été largement discutée est, d'après notre analyse, plus proche des Acastavinae que de tout autre membre des Asteropyginae. Ceci rejoint les conclusions de Morzadec (1983) et Smeenk (1983).

Cette étude phylogénétique nous a permis de proposer une nouvelle taxinomie des Asteropyginae. De nouveaux genres ont été érigés et les diagnoses associées revues en fonction des relations phylogénétiques établies afin de faciliter la détermination des membres de cette sous-famille. Pour la première fois, les modèles de pygidium et de céphalon ont été redéfinis de manière plus objective, sur la base des caractères établis comme étant robuste par l'analyse phylogénétique.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Conclusions

1. Bilan

L'un des objectifs de ce travail était de mieux comprendre la répartition et l'évolution temporelles et spatiales des communautés de trilobites, du Massif de l'Ardenne et du Boulonnais, au Dévonien moyen et supérieur, en fonction des changements paléoenvironnementaux.

Au terme de nos investigations sur la biodiversité de ces trilobites, nous constatons, à partir d'analyses statistiques multivariées, une complexification progressive de la structure de leurs communautés. Au Dévonien moyen, dans un contexte de plate-forme barrée, les associations de trilobites ne sont pas caractéristiques d'un environnement particulier. En revanche, au Dévonien supérieur, pour un même contexte, une spécialisation des associations à trilobites apparaît pour les environnements récifaux et périrécifaux. On note également l'absence de différence marquée entre le Massif de l'Ardenne et le Boulonnais.

L'analyse de la distribution des mégaguildes montre, dans un premier temps, l'importance des données micropaléontologiques pour ce type d'étude, les deux mégaguildes autotrophiques étant entièrement constituées d'organismes microscopiques. Ce type d'analyse a montré son efficacité pour estimer les similitudes entre les différents environnements. Ainsi, il apparaît que les milieux proximaux présentent des conditions environnementales très proches que l'on soit ou non en présence d'une barrière récifale plus distale. De même, les milieux les plus distaux partagent de nombreuses similitudes avec ces environnements proximaux. Enfin, les constructions récifales, qui diffèrent notablement des précédents environnements, constituent des structures très particulières sur le transect proximal-distal.

Un autre objectif de cette thèse était de fournir une vision détaillée du développement des trilobites afin de mieux appréhender la part des changements ontogénétiques dans la production de la biodiversité et d'établir un lien entre les stratégies biologiques et les contraintes environnementales.

© 2012 Tous droits réservés.
http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

La description de l'ontogenèse de trois espèces givétiennes du genre *Dechenella*, à partir d'une analyse de morphométrie géométrique, a permis d'identifier un complexe de changements évolutifs de l'ontogenèse (dont une hétérochronie du développement) tant sur le céphalon que sur le pygidium. Les ontogenèses "céphaliques" de *Dechenella givetensis* et *Dechenella ziegleri* diffèrent par un remodelage allométrique, tandis que les ontogenèses "pygidiales" de ces mêmes espèces présentent une modification du taux de développement. Enfin, le développement des pygidiums de *Dechenella calxensis* varie de celui des deux précédentes espèces par un remodelage allométrique. Ce travail illustre l'importance des modifications de l'ontogenèse dans la production de nouvelles morphologies.

Par ailleurs, une hypothèse sur les relations entre les changements ontogénétiques des pygidiums de *Dechenella givetensis* et de *Dechenella ziegleri* et leur importance dans le milieu de vie a été proposée. Ce scénario repose sur les connaissances morpho-fonctionnelles des crustacés actuels. Ces modifications ontogénétiques auraient pour but de favoriser la stabilité hydrodynamique des organismes les plus jeunes (et donc les plus légers) puis de renforcer la structure du pygidium pour les plus matures. Les différences ontogénétiques de leurs céphalons semblent, quant à elles, être reliées à la morphologie de l'hypostôme, pièce buccale fondamentale pour leur nutrition.

Enfin, un dernier objectif était de préciser les relations phylogénétiques des membres de la sous-famille des Asteropyginae afin de fournir une base solide pour la vaste gamme d'études thématiques qui peut être menée sur ce groupe.

L'étude phylogénétique, à partir d'une analyse cladistique, effectuée sur la sous-famille des Asteropyginae, nous permet de proposer une nouvelle vision de son histoire évolutive. Au lieu d'une division basale traditionnelle en deux clades distincts, une évolution plus graduelle en un seul clade est favorisée. De plus, une nouvelle origine de ce groupe est suggérée à travers le genre *Destombesina*, qui est relativement proche du genre *Pseudocryphaeus*. Enfin, l'attribution de *Protacanthina* à cette sous-famille était depuis longtemps discutée. Ce travail semble résoudre cette ambigüité, *Protacanthina* étant ici plus étroitement relié avec les taxons "extragroupes" que tout autre Asteropyginae.

Par ailleurs, les résultats de cette analyse phylogénétique ont permis de redéfinir les modèles de pygidiums, à la base de la systématique des Asteropyginae. Plusieurs modèles ont également été proposés pour les céphalons qui sont, comme nous l'avons

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

montré dans cette étude, porteurs d'une information phylogénétique. Enfin, la diagnose de l'ensemble des genres inclus dans cette analyse a été redéfinie en fonction de leur position phylogénétique.

En conclusion, l'étude des trilobites du Dévonien moyen et supérieur de l'Ardenne a permis d'accroître considérablement nos connaissances sur la manière dont les associations à trilobites se sont succédées au cours du temps, en fonction des variations environnementales. De plus, l'analyse ontogénétique réalisée sur le genre *Dechenella* souligne l'importance des modifications ontogénétiques dans les changements évolutifs. Enfin, l'analyse phylogénétique effectuée sur les Asteropyginae pose les bases de réflexions pour les futures analyses pouvant être effectuées sur ce groupe.

2. Perspectives

Perspectives concernant les études des trilobites en milieu récifal

A cours terme, le travail sur la biodiversité des trilobites de l'Ardenne devra être complété par une analyse de l'ensemble des mégaguildes présents dans les environnements des monticules de boues carbonatés et les milieux périrécifaux du Frasnien. Ceci permettra de visualiser les différences environnementales entre ces deux milieux et d'estimer si celles-ci sont plus importantes qu'au Givétien, corroborant ainsi la spécialisation des trilobites à un de ces environnements spécifiques.

A moyen terme, cette étude devra être complétée par des analyses des régions situées en Europe, comme l'Eifel en Allemagne et la Montagne Sainte-Croix en Pologne, présentant, aux mêmes périodes, des faunes identiques au moins au niveau générique. Ces analyses permettront de s'assurer que les conclusions obtenues sur le Massif de l'Ardenne ne sont pas uniquement associées à des conditions intrinsèques à cette région.

Enfin, à une échelle plus importante, il serait également intéressant d'étudier les trilobites des régions de Canning Basin en Australie (Frasnien) et de Mader au Maroc (Dévonien moyen). Ces zones présentent de fortes similitudes avec le massif de l'Ardenne par la présence d'une importante barrière récifale. Ceci nous permettra de mieux comprendre la dynamique des constructions récifales et d'estimer leur rôle sur la biodiversité.

Perspectives concernant le développement des *Dechenella*

De nouvelles analyses de l'ontogenèse du genre *Dechenella* peuvent être effectuées sur d'autres espèces. De telles analyses seraient utiles pour obtenir une bonne vision globale

© 2012 Tous droits réservés. http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

à la fois des possibilités évolutives et de la complexité des modifications évolutives de l'ontogenèse.

L'analyse morphométrique effectuée sur les *Dechenella* a fourni une meilleure compréhension des relations existantes entre ces espèces. Néanmoins, une analyse phylogénétique serait *opportun* afin : 1) de mieux comprendre les changements de leur ontogenèse, 2) d'identifier les changements ontogénétiques responsables des modifications des caractères et 3) de résoudre la complexité de la systématique du genre.

Enfin, les changements ontogénétiques du pygidium des *Dechenella* mis en évidence dans ce travail, pourront servir de base à une modélisation numérique de leur comportement en fonction des conditions hydrodynamiques. Cette analyse fournira de précieux renseignements sur les contraintes environnementales s'appliquant sur cette structure ainsi que sur les conditions du milieu de vie de ces organismes.

Perspectives concernant les prospections sur les Asteropyginae

La phylogénie sur les Asteropyginae proposée dans ce mémoire a fourni une base pour un grand nombre d'études ultérieures sur ce groupe. Par exemple, une analyse paléobiogéographique de ce groupe serait intéressante pour préciser les connexions entre les aires armoricaine, nord-gondwannienne, rhéno-hercynienne, du Moyen-Orient, du Nord-Est Américain et de malvinokraffique en période de convergence des plaques tectoniques (Dévonien).

Ce travail a également soulevé plusieurs questions sur l'ontogenèse de ces organismes. Un grand nombre de modifications évolutives de l'ontogenèse pourrait être mis à jour à partir des différents genres de cette sous-famille. Une étude comparative de ce groupe avec les *Dechenella* pourrait notamment apporter des renseignements fondamentaux sur la mise en place des modifications évolutives de l'ontogenèse.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Bibliographie

Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E., 2004. Geometric morphometrics : ten years of progress following the "revolution", *Italian Journal of Zoology*, **71**, 5–16.

Adrain, J. M., Westrop, S. R., Chatterton, B. D. E., & Ramsköld, L., 2000. Silurian trilobite alpha diversity and the end-Ordovician mass extinction, *Paleobiology*, **26(4)**, 625–646.

Alberch, P., 1985. Problems with the interpretation of developmental sequences, *Systematic Zoology*, **34**, 46–58.

Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F., & Wake, D. B., 1979. Evolutionary patterns in ontogenetic transformation : from laws to regularities, *International Journal of Developmental Biology*, **40**, 845–858.

Arbizu, M., 1977. Asteropyginae (Trilobita) du Dévonien des Montagnes cantabriques (Espagne), *Bulletin de la Société géologique et minéralogique, Bretagne C*, **9(2)**, 59–102.

Archinal, A., 1994. Zur Morphologie, Systematik, Stratigraphie und ökologie der Gattung *Scutellum* (Trilobita ; Devon), *Senckenbergiana Lethaea*, **74**, 291–324.

Arthur, W., 2000. The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms, *Evolution and Development*, **2**, 49–57.

Asselbergs, E., 1912. Description d'une faune Frasnienne inférieure du bord nord du Bassin de Namur, *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, Mémoires*, **26**, 1–47.

Asselbergs, E., 1946. L'éodévonien de l'Ardenne et des Régions voisines, *Mémoires de l'Institut Géologique de l'Université de Louvain*, **14**, 1–598.

Babin, C., 1991. Principes de paléontologie, *Armand Colin éditions*, Paris, 449 pp.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Bambach, R. K., 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic, *In* Tevesz, M. J. S. & McCall, P. L. (eds.) Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. New York, *Plenum Press*, 719-746.

Barnes, C. R., 1989. Lower Silurian chronostratigraphy of Anticosti Island Quebec, *In* Holland, H. D. Global standard for the Silurian system. *National Museum of Wales, Geological series*, **9**, 101-108.

Barrande, J., 1852. Système Silurien du centre de la Bohème. Recherches paléontologiques. I. Crustacé, Trilobites, *Prague, Paris*, 935 pp.

Basse, M., 1996. Trilobiten aus mittlerem Devon des Rhenohercynikums : I. Corynexochida und Proetida (1), *Palaeontographica (A)*, **239**, 89–182.

Basse, M., 1997. Trilobiten aus mittlerem Devon des Rhenohercynikums : II. Proetida (2), Ptychopariida, Phacopida (1), *Palaeontographica (A)*, **246**, 53–142.

Basse, M., 1998a. Trilobiten aus mittlerem devon des Rhenohercynikums : I. Corynexochida und Proetida (1), *Paleontographica Abteilung A*, **239(4-6)**, 89–182.

Basse, M., 1998b. Trilobiten aus mittlerem Devon des Rhenohercynikums : III. Proetida (3), Phacopida (2), Lichida (Lichoidea, Odontopleuroidea) und ergänzende Daten, *Palaeontographica (A)*, **249**, 1–162.

Basse, M., 2002. Eifel-Trilobiten I. Proetida, *Korb : Goldschneck-Verlag*, 152 pp.

Basse, M., 2003. Eifel-Trilobiten 2. Phacopida 1, *Goldschneck-Verlag, Korb*, 198 pp.

Basse, M., 2006. Eifel-Trilobiten IV. Proetida (3), Phacopida (3), *Wiebelsheim : Quelle & Meyer-Verlag*, 304 pp.

Basse, M., 2007. Homonymie, objektive und subjektive Synonymie sowie weitere nomenklatorische Probleme bei deutschen und anderen Trilobitentaxa, *Senckenbergiana Lethaea*, **87**, 223–226.

Basse, M. & Franke, C., 2006. Marine Faunen aus dem frühen Unteremsium (Unterdevon) des Givonne-Oesling-Antiklinoriums (Luxemburg), *in* Franke, C., Beiträge zur Paläontologie des Unterdevons Luxemburgs (l). *Ferrantia*, **46**, 7-41.

Basse, M. & Müller, P., 2004. Eifel-Trilobiten III. Corynexochida, Proetida (2), Harpetida, Phacopida (2), Lichida, *Wiebelsheim : Quelle and Meyer-Verlag*, 261 pp.

Basse, M. & Weddige, K., 2004. Typen-Katalog der Trilobiten-Sammlung des Naturmuseums und Forschungsinstituts Senckenberg, *Senckenbergiana lethaea*, **84**, 141–172.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Basse, M., Müller, P., & Francke, C., 2006. Neue Daten zu den Trilobiten aus dem frühen Unteremsium (Ulmen-Unterstufe ; Unterdevon) vom Reideschbaach (luxemburg ; Givonne-Oesling-Antiklinorium ; Rhenohercynikum), *Senckenbergiana Lethaea*, **86(2)**, 243–259.

Becker, G. & Jansen, U., 1998. Solle's "Hunsruck-Insel" : eine kustennahe Fauna (Ostracoden, Brachiopoden, Trilobiten) aus Rotsedimenten des Ober-Emsium (Unterdevon) der Moselmulde (Linksrheinisches Schiefergebirge), *Senckenbergiana Lethaea*, **77(1-2)**, 195–221.

Beecher, C. E., 1895. The larval stages of trilobites, *The American Geologist*, **16**, 166–197.

Bengtson, S., Fedorov, A. B., Missarzhevsky, V. V., Rozanov, A. Y., Zhegallo, F. A., & Zhuravlev, A. Y., 1987. Tumulduria incomperta and case for Tommotian trilobites, *Lethaia*, **5**, 85–94.

Berkyová, S. & Munnecke, A., 2010. "calcispheres" as a source of lime mud and peloids - evidence from the early Middle Devonian of the Prague Basin, the Czech Republic, *Bulletin of Geosciences*, **85(4)**, 585–602.

Bignon, A. & Crônier, C., 2011. Middle Devonian trilobites from the Mont d'Haurs section in Givet, France, with two new species of *Dechenella*, *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*.

Bonino, E. & Kier, C., 2009. Trilobiti, Il libro del Museo. Back To The Past Museum, Puerto Morelos, 442 pp.

Bookstein, F. L., 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions (with comments and rejoinder), *Statistical Science*, **1**, 181–242.

Bookstein, F. L., 1991. Morphometric tools for landmark data : Geometry and biology, *Cambridge University Press, Cambridge*, 435 pp.

Bookstein, F. L., 1996. Combining the tools of geometric morphometrics, *In* Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. & Slice, D. (eds.), Advances in morphometrics. *Plenum Press, New York*.

Bookstein, F. L., Chernoff, B., Elder, R. L., Humphries, J. M. J., Smith, G. R., & Strauss, R. E., 1985. Morphometrics in evolutionary biology, *Special publication, Academy of Natural Sciences Press, Philadelphia*, **15**, 277 pp.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Botquelen, A., Gourvennec, R., Loi, A., Pillola, G. L., & Leone, F., 2006. Replacements of benthic associations in a sequence stratigraphic framework, examples from Upper Ordovician of Sardinia and Lower Devonian of the Massif Armoricain, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **239(3-4)**, 286–310.

Boulvain, F., 2001. Facies architecture and diagenesis of Belgian Late Frasnian carbonate mounds, *Sedimentary Geology*, **145**, 269–294.

Boulvain, F., 2006. Atolls et récifs du Frasnian du Synclinorium de Dinant (Belgique, France) : s édimentologie et implications paléocéanographiques, *Géologie de la France*, **1-2**, 53–57.

Boulvain, F. & Da Silva, A.-C., 2008. 26th IAS Regional Meeting / SEPM-CES SEDIMENT 2008 - Bochum, Germany, September 1-3, 2008 - Excursion Guidebook - Exkurs. f. und Veröffentl. *DGG*, **237**, 21-34.

Boulvain, F., Bultynck, P., Coen, M., Coen-Aubert, M., Helsen, S., Lacroix, D., Laloux, M., Casier, J. G., Dejonghe, L., Dumoulin, V., Ghysel, P., Godefroid, J., Mouravieff, N., Sartenaer, P., Tourneur, F., & Vanguestaine, M., 1999. Les formations du Frasnien de la Belgique, *Memoirs of the Geological Survey of Belgium*, **44**, 1–126.

Boulvain, F., Cornet, P., Da Silva, A.-C., Delaite, G., Demany, B., Humblet, M., Renard, M., & Coen-Aubert, M., 2004. Reconstructing atoll-like mounds from the Frasnian of Belgium, *Facies*, **50**, 313–326.

Boulvain, F., Demany, B., & Coen-Aubert, M., 2005. Frasnian carbonate build-ups of southern Belgium : the Arche and Lion members interpreted as Atolls, *Geologica Belgica*, **8(1-2)**, 69–89.

Brandt, S., 1983. Statistical and Computational Methods in Data Analysis, *North-Holland, Amsterdam.*

Brenchley, P. J. & Harper, D. A. T., 1998. Palaeoecology, Ecosystems, Environments and Evolution, *Chapman & Hall, London*, 402 pp.

Brice, D., 1988. Le Dévonien de Ferques (Boulonnais - France) historique. Synthèse des données nouvelles en stratigraphie, sédimentologie, paléontologie et tectonique. Conclusions, *In* Brice, D. (ed.) Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N. France). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **7**, 7-24.

Brice, D., Lafuste, J., de Lapparent, A. F., Pillet, J., & Yassini, I., 1973. Etude de deux gisements paléozoïques (Silurien et Dévonien) de l'Elbourz oriental (Iran), *Annales de la Société Géologique du Nord*, **93(3)**, 177–218.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Brice, D., Bultynck, P., Colbeaux, J. P., Lethiers, F., Mistiaen, B., Rohart, J. C., & Bigey, F., 1976. Une nouvelle coupe dans le Dévonien de Ferques (Boulonnais, France), *Annales de la Société géologique du Nord*, **96**, 135–155.

Brice, D., Colbeaux, J. P., Mistean, B., & Rohart, J. C., 1979a. Les formations dévoniennes de Ferques (Bas-Boulonnais, France), *Annales de la Société géologique du Nord*, **98(4)**, 307–324.

Brice, D., Bultynck, P., Deunff, J., Loboziak, S., & Streel, M., 1979b. Données biostratigraphiques nouvelles sur le Givétien et le Frasnien de Ferques (Boulonnais, France), *Annales de la Société géologique du Nord*, **98(4)**, 325–344.

Briggs, D. E. G., Erwin, D. H., & Collier, F. J., 1994. The Fossils of the Burgess Shale, *Smithsonian Institution Press*, Washington, 238 pp.

Bronn, H., 1825. Ueber zwei Trilobiten-Arten zum *Calymene*-Geschlechte gehörig, *Zeitschrift für Mineralogie, Taschenbuch*, **1**, 317–321.

Bruton, D. L. & Haas, W., 1997. Functional morphology of Phacopinae (Trilobita) and the mechanics of enrolment, *Palaeontolographica Abt. A*, **245**, 1–43.

Bruton, D. L. & Haas, W., 2003. Making *Phacops* come alive, *Special Papers in Palaeontology*, **70**, 331–347.

Bryant, W. L., 1921. The Genesee conodonts with descriptions of new species, *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, **13**, 1–59.

Bultynck, P., 1987. Pelagic and neritic conodont successions from the Givetian of pre-sahara Morocco and the Ardennes, *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **57**, 149–181.

Bultynck, P. & Dejonghe, L., 2001. Devonian lithostratigraphic units (Belgium), *In* Bultynck, P. & Dejonghe, L. (eds) Guide to a revised lithostratigraphic scale of Belgium, *Geologica Belgica*, **4**, 39-69.

Bultynck, P., Coen-Aubert, M., Dejonghe, L., Godefroid, J., Hance, L., Lacroix, D., Préat, A., Stainier, P., Steemans, P., Streel, M., & Tourneur, F., 1991. Les formations du Dévonien moyen de la Belgique, *Mémoires pour servir á l'explication des cartes géologiques et minières de la Belgique*, **30**, 1–106.

Burchette, T. P., 1981. European Devonian reefs ; a review of currents concepts and models, *SEPM, Special Publication*, **30**, 85–142.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Burmeister, H., 1843. Die Organisation der Trilobiten aus ihren lebenden Verwandten entwickelt ; nebst einer systematischen Uebersicht aller zeither beschriebenen Arten, *G. Reimer*, Berlin, 147 pp.

Carroll, S. B., Grenier, J. K., & Weatherbee, S. D., 2001. From DNA to diversity, *Blackwell Science, Oxford*.

Casier, J.-G. & Olempska, E., 2008. Early Frasnian ostracods from the Arche quarry (Dinant Synclinorium, Belgium) and the *Palmatolepis punctata* Isotopic Event, *Acta Palaeontologica Polonica*, **53**, 635–646.

Chatterton, B. & Gibb, S., 2010. Latest early to early Middle Devonian trilobites from the *Erbenochile* bed, Jbel Issoumour, southeastern Morocco, *Journal of Paleontology*, **84**, 1188–1205.

Chatterton, B., Fortey, R., Brett, K., Gibb, S., & McKellar, R., 2006. Trilobites from the upper Lower to Middle Devonian Timrhanrhart Formation, Jbel Gara el Zguilma southern Morocco, *Paleontographica Canadiana*, **25**, 177.

Chatterton, B. D. E., 1971. Taxonomy and ontogeny of Siluro-Devonian trilobites from near Yass, New South Wales. Palaeontographica abt. A, 137, 108 pp.

Chatterton, B. D. E., 1980. Ontogenetic studies of Middle Ordovician trilobites from the Esbataottine Formation, Mackensie Mountains, Canada, *Palaeontographica abt. A*, **171**, 1–74.

Chatterton, B. D. E. & Speyer, S. E., 1997. Ontogeny, *In* Kaesler, R. L. (ed.) Treatise of Invertebrate Paleontology. Part O. Arthropoda 1 : Trilobita, Revised. **Vol. 1**. Introduction, Order Agnostida, Order Redlichiida. *Geological Society of America and University of Kansas Press*, 173-247.

Chatterton, B. D. E., Edgecombe, G. D., Vaccari, N. E., & Waisfeld, B. G., 1999. Ontogenies of some Ordovician Telephinidae from Argentina, and larval patterns in the Proetida (Trilobita), *Journal of Paleontology*, **73(2)**, 219–239.

Chen, J. & Zhou, G., 1997. Biology of the Chengjiang fauna, *In* : Chen, J. Cheng, Y. and Iten , H. V. (eds.) The Cambrian Explosion and the Fossil Record. *Bulletin of the National Museum of Natural Science*, **10**, 11-106.

Chlupac, I., 1983. Trilobite assemblages in the Devonian of the Barrandian area and their relations to palaeoenvironnements, *Geologica et Palaeontologica*, **17**, 45–73.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Chlupac, I., 1992. Middle Devonian trilobites from celechovice in Moravia (Czechoslovakia), *Sbornik geologichých Ved, Paleontologie*, **32**, 123–161.

Chlupac, I., 1993. Trilobites from the Givetian and Frasnian of the Holy Cross Mountains, *Acta Palaeontologica Polonica*, **37(2-4)**, 395–406.

Chlupac, I., 1994. Devonian trilobites. Evolution and Events, *Geobios*, **27**, 487–505.

Chlupac, I. & Kukal, Z., 1986. Reflection of possible global Devonian significance, *In* McMillan, N.J., Embry, A.F. & Glass, D.J. (eds.) Devonian of the world. *Proceeding of the Second International Symposium on the Devonian System, Calgary, Canadian Society of Petroleum Geologists*, 14(1), 481-497.

Chlupac, I., Feist, R., & Morzadec, P., 2000. Trilobites and standard Devonian stage boundaries, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **220**, 87–98.

Coen-Aubert, M., 1991. Formation X, *In* Bultynck, P., Coen-Aubert, M., Dejonghe, L., Godefroid, J., Hance, L., Lacroix, D., Preat, A., Stainier, P., Steemans, P., Streel, M. & Touneur, F. (eds.). Les formations du Dévonien Moyen de la Belgique. *Mémoires pour servir à l'explication des Cartes Géologiques et minières de la Belgique*, **30**, 1-106.

Coen-Aubert, M. & Boulvain, F., 2006. Frasnian, *Geologica Belgica*, **9**, 19–25.

Colbeaux, J. P., 1988. Données structurales relatives au Dévonien de Ferques (Bas-Boulonnais - France), *In* Brice, D. (ed.) Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N. France). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **7**, 7-24.

Conway Morris, S., 1986. The community structure of the Middle Cambrian Phyllopod bed (Burgess Shale), *Palaeontology*, **29**, 423–467.

Copper, P., 2002a. Silurian and devonian reefs : 80 million years of global greenhouse between two ice ages, *SEPM, Special Publication*, **72**, 181–238.

Copper, P., 2002b. Reef development at the Frasnian/Famennian mass extinction boundary, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **181**, 27–65.

Cotton, T. J. & Braddy, S. J., 2004. The phylogeny of arachnomorph arthropods and the origins of the Chelicerata, *Transactions of the Royal Society of Edinburgh : Earth Sciences*, **94**, 169–193.

Cowie, J. W., 1971. Lower Cambrian faunal provinces, *In* Middlemiss, F. A., Rawson, P. F. & Newall, G. (eds.) Faunal Provinces in Space and Time. *Geological Journal, Special Issue*, **4**, 31-46.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Crônier, C., 2010. Varied development of trunk segmentation in three related upper devonian phacopine trilobites, *Historical Biology*, **22(4)**, 341–346.

Crônier, C. & Fortey, R. A., 2006. Morphology and ontogeny of an early Devonian Phacopid trilobite with reduced sight from southern Thailand, *Journal of Paleontology*, **80(3)**, 529–536.

Crônier, C. & van Viersen, A. P., 2007. Trilobite palaeobiodiversity during the Devonian in the Ardennes Massif, *Bulletin de la Société Géologique de France*, **178(6)**, 473–483.

Crônier, C., Renaud, S., Feist, R., & Auffray, J. C., 1998. Ontogeny of Trimerocephalus lelievrei (Trilobita, Phacopida) in relation to paedomorphosis : a morphometric approach, *Paleobiology*, **24**, 359–370.

Crônier, C., Feist, R., & Auffray, J. C., 2004. Variation in the eye of *Acuticryphops* (Phacopina, Trilobita) and its evolutionary significance : a biometric and morphometric approach, *Paleobiology*, **30(3)**, 471–481.

Crônier, C., Auffray, J. C., & Courville, P., 2005. A quantitative comparison of the ontogeny of two closely-related Upper Devonian phacopid trilobites, *Lethaia*, **38**, 123–135.

Crônier, C., Bignon, A., & François, A., 2011. Morphological and ontogenetic criteria for defining a trilobite species : the example of siluro-devonian phacopidae, *Comptes Rendus Palevol*, **10**, 143–153.

Crônier, C. & van Viersen, A., 2008. The 'Mur des douaniers', an exceptionally well-preserved Early Eifelian fossil site, *Bulletin de la Société Géologique de France*, **179(1)**, 89–95.

da Silva, A. C., 2004. Sédimentologie de la plate-forme carbonatée frasnienne belge, *Thèse de doctorat de l'Université de Liège*, 159 pp.

da Silva, A.-C. & Boulvain, F., 2004. From palaeosols to carbonate mounds : facies and environments of the middle Frasnian platform in Belgium, *Geological Quarterly*, **48(3)**, 253–266.

da Silva, A. C., Yans, J., & Boulvain, F., 2010. Early-Middle Frasnian (early Late Devonian) sedimentology and magnetic susceptibility of the Ardennes area (Belgium) : identification of severe and rapid sea-level fluctuations, *Geologica Belgica*, **13(4)**, 319–332.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Dalingwater, J. E. & Miller, J., 1977. The laminae and cuticular organiszation of the Trilobite *Asaphus raniceps*, *Palaeontology*, **20**, 21–32.

Darlu, P. & Tassy, P., 1993. La reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes, *Masson, Paris*, 244 pp.

Daumeries, G., 2007. Trilobites dévoniens de la Belgique, *Cercle Géologique du Hainaut asbl, Hainaut*, 242 pp.

de Beer, G. R., 1930. Embryology and Evolution, *Clarendon Press, Oxford*.

de Carvalho, M. & Moody, J., 2000. A Middle Devonian trilobite assemblage from Venezuela, *American Museum novitiates*, **3292**, 15.

de Koninck, L., 1841. Mémoire sur les crustacés fossiles de Belgique, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des sciences et belles-lettres de Bruxelles*, **14**, 1–19.

Delabroye, A. & Crônier, C., 2008. Ontogeny of an Ordovician trinucleid (Trilobita) from Armorica, France : a morphometric approach, *Journal of Paleontology*, **82(4)**, 800–810.

Delo, D. M., 1935. A revision of the phacopid trilobites, *Journal of Paleontology*, **9(5)**, 402–420.

Droser, M. L., Bottjer, D. J., & Sheehan, P. M., 1997. Evaluating the ecological architecture of major events in the Phanerozoic history of marine invertebrate life, *Geology*, **25(2)**, 167–170.

Droser, M. L., Bottjer, D. J., Sheehan, P. M., & McGhee Jr, G. R., 2000. Decoupling of taxonomic and ecologic severity of Phanerozoic marine mass extinctions, *Geology*, **28(8)**, 675–678.

Dryden, I. L. & Mardia, K. V., 1998. Statistical shape analysis, *John Wiley & Sons, New York*, 347 pp.

d'Udekem Gevers, M., 1990. L'analyse cladistique : problème et solutions heuristiques informatisées, *Biosystema*, **4**, *Société Française de Systématique*, *Paris*.

Dumoulin, V. & Blockmans, S., 2008. Le passage latéral entre les formations de Couvin et de Jemelle (Eifelien) au bord sud du Synclinorium de Dinant (Belgique) : Introduction du Membre du Vieux Moulin - Formation de Jemelle, *Geologica Belgica*, **11**, 25–33.

Duméril, A., 1867. Nouvelles observations sur les axolotls, batraciens urodèles de Mexico, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **319(3)**, 301–308.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Edgecombe, G. & Ramsköld, L., 1999. Relationships of Cambrian Arachnata and the systematic position of Trilobita, *Journal of Paleontology*, **73(2)**, 263–287.

Edgecombe, G. D., 1993. Silurian Acastacean trilobites of the Americas, *Journal of Paleontology*, **67(4)**, 535–548.

Edgecombe, G. D. & Chatterton, D. E., 1987. Heterochrony in the Silurian radiation of encrinurine trilobites, *Lethaia*, **20**, 337–351.

Eldredge, N., 1971. Patterns of cephalic musculature in the Phacopina (Trilobita) and their phylogenetic significance, *Journal of Paleontology*, **45(1)**, 52–67.

Eldredge, N., 1979. Cladism and common sense, *in* J. Cracraft, & N. Eldredge, (eds.) Phylogenetic analysis and Paleontology, *Columbia University Press*, 165-198.

Eldredge, N. & Ormiston, A. R., 1979. Biogeography of Silurian and Devonian trilobites of the Malvinokaffric Realm, *in* J. Gray & A. J. Boucot, Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment. *Corvallis : Oregon State University Press*, 147-167.

Emmrich, H. F., 1839. De trilobitis, *Dissertation petrefactologica quam concensu et auctoritate amplissimi philosophorum ordinis, Berlinis*, 56 pp.

Farsan, N. M., 1981. New asteropyginae (Trilobita) from the Devonian of Afghanistan, *Palaeontographica Abteilung A*, **176(4-6)**, 158–171.

Feist, R., 1991. The Late Devonian trilobite crisis, *Historical Biology*, **5**, 197–214.

Feist, R. & Lerosey-Aubril, R., 2005. The type species of *Cyrtosymbole* and the oldest (Famennian) cyrtosymboline trilobites, *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, 465–475.

Feist, R. & Orth, B., 2000. Trilobites de la limite Eifélien/Givétien de la région stratotypique (Tafilalet, Maider, Maroc), *Travaux de l'Institut Scientifique Rabat, Série Géologie & Géographie Physique*, **20**, 78–91.

Feist, R. & Talent, J.-A., 2000. Devonian trilobites from the Broken River region of northeastern Australia, *Records of the Australian Museum, Supplement*, **58**, 65–80.

Fink, W. L., 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny, *Paleobiology*, **20**, 254–264.

Flügel, E., 2004. Microfacies of carbonate rocks, analysis, interpretation and application, *Springer-Verlag, Berlin & Heidelberg*, 976 pp.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Foote, M., 1991. Morphologic patterns of diversification : examples from trilobites, *Palaeontology*, **34**, 465–485.

Fortey, R. A., 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods, *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, **76**, 219–230.

Fortey, R. A., 1990. Ontogeny, hypostome attachment and trilobite classification, *Palaeontology*, **33**, 529–576.

Fortey, R. A. & Chatterton, B. D. E., 1988. Classification of the trilobite suborder *Asaphina*, *Palaeontology*, **31**, 165–222.

Fortey, R. A. & Owens, R. M., 1987. The Arenig series in South Wales : stratigraphy and Palaeontology. I. The Arenig Series in South Wales, *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **41**, 67–307.

Fortey, R. A. & Owens, R. M., 1990. Trilobites, *In* McNamara, K. J. (ed.) Evolutionary Trends. *Belhaven Press*, 121-142.

Fortey, R. A. & Owens, R. M., 1997. Evolutionary History, *In* Kaesler, R. L. (ed.) Treatise of Invertebrate Paleontology. Part O. Arthropoda 1 : Trilobita, Revised. **Vol. 1**. Introduction, Order Agnostida, Order Redlichiida. *Geological Society of America and University of Kansas Press*, 249-282.

Fortey, R. A. & Owens, R. M., 1999. Feeding habits in trilobites, *Palaeontology*, **42(3)**, 429–465.

Fortey, R. A. & Whittington, H. B., 1989. The Trilobita as a natural group, *Historical Biology*, **2**, 125–138.

Fraiser, M. L. & Bottjer, D. J., 2005. Restructuring in benthic level-bottom shallow marine communities due to prolonged environmental stress following the end-Permian mass extinction, *Comptes Rendus Palevol*, **4**, 583–591.

Frakes, L. A., Francis, J. E., & Syktus, J. I., 1992. Climate modes of the Phanerozoic. the history of the Earth's climate over the past 600 million years, *Cambridge University Press*, 274 pp.

Frech, F., 1888. Geologie der Umgegend von Haiger bei Dillenburg (Nassau). Nebst einem palaeontologischen Anhang, *Abhandlungen zur geologischen Specialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten*, **8**, 1–36.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Fürsich, F. T. & Flessa, K. W., 1987. Taphonomy of Tidal Flat Molluscs in the Northern Gulf of California : Paleoenvironmental Analysis despite the Perils of Preservation, *Palaios*, **2**, 543–559.

Gandl, J., 1972. Die Acastavinae und Asteropyginae (Trilobita) Keltiberiens (NE-Spanien), *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **530**, 1–183.

Gaspard, D., 1997. Stratégies de fixation et de positionnement chez les brachiopodes. relation avec le substrat, *Géobios*, **21**, 121–133.

Gerber, S., Neige, P., & Eble, J., 2007. Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity : a study of early Jurassic ammonites, *Evolution and development*, **9(5)**, 472–482.

Godefroid, J., Blieck, A., Bultynck, P., Dejonghe, L., Gerienne, P., L., H., Meillez, F., Stainier, P., & Steemans, P., 1994. Les formations du Dévonien inférieur du massif de la Vesdre, de la fenêtre de Theux et du synclinorium de Dinant (Belgique, France), *Mémoire pour servir à l'explication des Cartes géologiques et minières de la Belgique*, **38**, 1-78.

Goffette, O., 1991. Le magmatisme varisque en Ardenne Méridionale : un marqueur de l'évolution géodynamique d'une paléomarge, *Thèse de doctorat, Université de Lille 1, Villeuneuve d'Ascq*, 309 pp.

Goldfuss, A., 1839. Beiträge zur Familie der fossilen Crustaceen. Beiträge zur Petrefactenkunde, *Verhandlungen der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher*, **19**, 353–364.

Goldfuss, A., 1843. Systematische übersicht der Trilobiten und Beschreibung einiger neuen Arten derselben, *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, **1843**, 537–567.

Golonka, J., 2000. Cambrian-Neogene Plate Tectonic Maps, *Wydawnictwa Uniwersytetu Jagiellonskiego, Kraków*, 125 pp.

Gon, S., 2001. A pictorial guide to the orders of trilobites, 90 pp.

Gould, S. J., 1977. Ontogeny and phylogeny, *Harvard University Press, Cambridge.*

Gould, S. J., 2000. Of coiled oyster and big brains : how to rescue the terminology of heterochrony, now gone astray, *Evolution and development*, **2(5)**, 241–248.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Gradstein, F. M., Ogg, J. G., & Smith, A. G., 2004. A Geologic Time Scale 2004, *Cambridge University Press*, p. 589.

Green, J. M., 1837. Description of two new species of trilobites, *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **7(2)**, 217–226.

Gürich, G., 1896. Das Paläzoicum im polnische Mittelgebirge, *Verhandlungen der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft, Ser. II*, **32**, 1–539.

Gürich, G., 1909. Devon, *In* Leitfossilien. *2nd Lieferung*, Berlin, 97-199.

Haas, W., 1968. Trilobiten aus dem Silur und Devon von Bithynien (NW-Türkei), *Palaeontographica Abteilung A*, **130(1-6)**, 60–207.

Haas, W., 1970. Zur Phylogenie und Systematik der Asteropyginae und Beschreibung einiger neuer Arten (Phacopacea, Trilobita), *Senckenbergiana lethaea*, **51(2/3)**, 97–131.

Haas, W. & Mensink, H., 1970. Asteropyginae aus Afghanistan (Trilobita), *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften und der Literatur, mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse*, **6**, 1–62.

Haeckel, E., 1866. Generelle Morphologie der Organismen, *G. Reimer, Berlin.*

Hahn, G., 1990. Palaeobiogeographic distribution and biostratigraphic significance of Lower Carboniferous trilobites : A review, *ForschungsInstitut Senckenberg*, **130**, 199–205.

Hahn, G. & Hahn, R., 1975. Die Trilobiten des Ober-Devon, Karbon und Perm, *Leitfossilien*, **1**, 1–127.

Hall, J., 1861. Descriptions of new species of fossils from the Upper Helderberg, Hamilton, and Chemung groups, *New York State Cabinet, Natural History Annual Reports*, **14**, 99–109.

Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D., 2001. Past : paleontological statistics software package for education and data analysis, *Palaeontologia Electronica*, **4**, 1–9.

Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D., 2008. PAST - PAlaeontological STatistics, ver. 1.77.

Hartmann, G. & Guillaume, M., 1996. Classe des Ostracodes, *In* Grassé, P. P. & Forest, J. (eds.) Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie, **7(2)**, 755-839.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Hawle, I. & Corda, A. J. C., 1847. Prodrom einer Monographie der böhmischen Trilobiten, *Abhandlungen der Königlich Bömischen Gesellschaft der Wissenschaften*, **5(5)**, 1–176.

Hendricks, J. R. & Lieberman, B. S., 2008. New phylogenetic insights into the Cambrian radiation of Arachnomorph Arthropods, *Journal of Paleontology*, **82(3)**, 585–594.

Hennig, W., 1950. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik, *Deutscher Zentralverlag, Berlin.*

Hennig, W., 1966. Phylogenetic systematics, *University of Illinois Press, Urbana.*

Hollingsworth, J. S., 2008. The first trilobites in Laurentia and elsewhere, *In* Rábano, I., Gozalo, R. & García-Bellido, D. (eds.) Advances in trilobite research. *Cuadernos del Museo Geominero*, **n°9**. *Instituto Geológico y Minero de España, Madrid*, 171-175.

Holloway, D. J., 1996. New Early Devonian stygenid trilobites from Victoria, Australia, with revision of some spinose styginids, *Journal of Paleontology*, **70**, 428–438.

Hopkins, M. J. & Webster, M., 2009. Ontogeny and geographic variation of a new species of the Corynexochine trilobite *Zacanthopsis* (Dyeran, Cambrian)., *Journal of Paleontology*, **83(4)**, 524–547.

Hou, X. & Bergström, J., 1997. Arthropods from the Lower Cambrian Chenjiang fauna, southwest China, *Fossils and Strata*, **45**, 1–116.

Hou, X., Aldridge, R. J., Bergstrom, J., Siveter, D. L., Siveter, D. J., & Feng, X. H., 2004. The Cambrian Fossils of Chengjiang China : The Flowering of Early Animal Life, *Blackwell Publishing*, p. 233.

House, M., 1985. Correlation of mid-Palaeozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations, *Nature*, **313**, 17–22.

Hubert, B. L. M., 2008a. Detailed lithology and faunal abundance of the historical Givetian section : the fortifications of the Mont d'Haurs (Givet, France), *Annales de la Société Géologique du Nord, 2ème série*, **15**, 45–57.

Hubert, B. L. M., 2008b. Glageon Quarry : lithostratigraphy and faunal occurrence in the Givetian (Middle Devonian, Avesnois, France), *Annales de la Société Géologique du Nord, 2ème série*, **15**, 67–75.

Hubert, B. L. M., 2008c. Les stromatopores givétiens et frasniens de l'Ardenne méridionale et du Boulonnais (France et Belgique) : sédimentologie, paléobiodiversité et

© 2012 Tous droits réservés. http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

paléobiogéographie, *Thèse de doctorat de l'Université Catholique de Lille, de l'Université des Sciences et Technologies de Lille et de l'Université de Liège*, 358 pp.

Hubert, B. L. M. & Pinte, E., 2009. Detailed lithology, faunal abundance and correlations of the Cul d'Houille Sections (Middle Devonian, Givetian, Avesnois, France), *Annales de la Société Géologique du Nord, 2ème série*, **16**, 79–89.

Hughes, H. E. & Thomas, A. T., 2011. Trilobite associations, taphonomy, lithofacies and environments of the Silurian reefs of North Greenland, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **302**, 142–155.

Hughes, N., Minelli, A., & Fusco, J., 2006. The ontogeny of trilobite segmentation : a comparative approach, *Paleobiology*, **32(4)**, 602–627.

Hughes, N. C., 2000. Ecologic evolution of Cambrian trilobites, *In* Zhuravlev, A. Y. & Riding, R. (eds.) The ecology of the Cambrian radiation. *Columbia University Press, New York*, 370-403.

Hughes, N. C., 2003. Trilobite Tagmosis and Body Patterning from Morphological and Developmental Perspectives, *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 185–206.

Hughes, N. C., 2007. The evolution of trilobite body patterning, *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **35**, 401–434.

Hughes, N. C. & Chapman, R. E., 1995. Growth and variation in the Silurian proetide trilobite *Aulacopleura konincki* and its implications for trilobite palaeobiology, *Lethaia*, **28**, 333–353.

Hunda, B. R. & Hughes, N. C., 2007. Evaluating paedomorphic heterochrony in trilobites : the case of the diminutive trilobite *Flexicalymene retrorsa minuens* from the Cincinnatian Series (Upper Ordovician), Cincinnati region, *Evolution & Development*, **9(5)**, 483–498.

Jell, P. A. & Adrain, J. M., 2003. Available generic names for trilobites, *Memoirs of the Queensland Museum*, **48(2)**, 331–553.

Joachimski, M. M., van Geldern, R., Breisig, S., Day, J., & Buggisch, W., 2004. Oxygen isotope evolution of biogenic calcite and apatite during the Middle and Upper Devonian, *International Journal of Earth Sciences*, **93**, 542–553.

Joachimski, M. M., Breisig, S., Buggisch, W., Talent, J. A., Mawson, R., Gereke, M., Morrow, J. R., Daye, J., & Weddige, K., 2009. Devonian climate and reef evolution :

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Insights from oxygen isotopes in apatite, *Earth and Planetary Science Letters*, **284**, 599–609.

Johnson, J. G., Klapper, G., & Sandberg, C. A., 1985. Devonian eustatic fluctuations in Euramerica, *Geological Society of America Bulletin*, **96**, 567–587.

Jungers, W. L., Falsetti, A. B., & Wall, C. E., 1995. Shape, relative size, and size adjustements in morphometrics, *Yearbook of Physical Anthropology*, **38**, 137–161.

Järvinen, O., Babin, C., Bambach, R. K., Flügel, E., Fürsich, F. T., Futuyama, D. J., Niklas, K. J., Panchen, A. L., Simberloff, D., Underwood, A. J., & Weidich, K. F., 1986. The neontologico-paleontological interface of community evolution : How do the pieces in the kaleidoscopic biosphere move ?, *In* Raup, D. M. & Jablonski, D. (eds.) Patterns and processes in the history of life. *Dahlem Konferenzen, Life Sciences Research Report 36, Berlin, Springer*, 331-350.

Kaufmann, B., 2006. Calibrating the Devonian Time Scale : A synthesis of U-Pb ID-TIMS ages & conodont stratigraphy, *Earth-Science Reviews*, **76**, 175–190.

Kayser, E., 1880. *Dechenella*, eine devonische Gruppe der Gattung *Phillipsia*, *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **32**, 703–707.

Kayser, E., 1883. Die orthocerasschiefer zwischen Balduinstein und Laurenberg an der Lahn, *Jahrbuch Preussischen Geologischen Landesanstalt und bergakademie zu Berlin*, **1883**, 1–56.

Kayser, E., 1889. Die fauna des Hauptquartzits und der Zorger Schiefer des Unterharzes, *Abhandlungen Preussischen Geologischen Landesanstalt*, **1**, 139.

Keuls, M., 1952. The use of the "studentized range" in connection with an analysis of variance, *Euphytica*, **1**, 112–122.

Kielan, Z., 1954. Les trilobites mésodévoniens des Monts de Sainte-Croix, *Palaeontologia Polonica*, **6**, 1–50.

Kiessling, W., Flügel, E., & Golonka, J., 1999. Paleoreef maps : evaluation of a comprehensive database on Phanerozoic reefs, *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **83(10)**, 1552–1587.

Kim, K., Sheets, D., Haney, R. A., & Mitchell, C. E., 2002. Morphometric analysis of ontogeny and allometry of the Middle Ordovician trilobite *Triarthrus becki*, *Paleobiology*, **28(3)**, 364–377.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Klapper, G., Ziegler, W., & Mashkova, T. V., 1978. Conodonts and correlation of Lower-Middle Devonian boundary beds in the Barrandian area of Czechoslovakia, *Geologica et Palaeontologica*, **12**, 103–116.

Klapper, G., Feist, R., & House, M. R., 1987. Decision on the Boundary Stratotype for the Middle/Upper Devonian Series Boundary, *Episodes*, **10(2)**, 97–101.

Klingenberg, C. P., 1998. Heterochrony and allometry : the analysis of evolutionary change in ontogeny, *Biological Reviews*, **73**, 79–123.

Kobayashi, T., 1987. The trilobite pronvinciality of the Tethys Sea in the Cambrian period, *Proceedings of the Japan Academy*, **63**, 119–122.

Kowalski, H., 1990. Trilobiten aus dem Devon der Eifel, *Aufschluss, Sonderband*, **33**, 11–63.

Lacquement, F., 2001. L'ardenne varisque. Déformation progressive d'un prisme sédimentaire préstructuré de l'affleurement au modèle de chaîne, *Publication de la Société Géologique du Nord*, **29**, 1–285.

Lacquement, F., Mansy, J.-L., Meilliez, F., Van Vliet Lanoë, B., Coen, M., Corneille, J.-P., Dumoulin, V., Hanot, F., Lemonne, E., Oudoire, T., & Penisson, J.-P., 2003. Notice explicative de la carte géologique de la France (1/50 000), feuille n° 40 Givet 2ème édition. *Editions du BRGM, Orléans*.

Lankester, E. R., 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreements, *Annals of the Magazine of Natural History*, **4(6)**, 34–43.

Lau, W. W. Y. & Martinez, M. M., 2003. Getting a grip on the intertidal : flow microhabitat and substratum type determine the dislodgement of the crab *Pachygrapsus crassipes* (Randall) on rocky shores and in estuaries, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **295**, 1–21.

Le Brun, P., 2002. Trilobites de France. Tome 1 - Généralités sur les trilobites, Massif armoricain (Bretagne, Normandie, Vendée), *Minéraux & Fossiles, Hors série*, **14**, 132.

Le Maître, D., 1952. La faune du Dévonien inférieur et moyen de la Saoura et des abords de l'Erg El Djemel (Sud-Oranais), *Mémoire de la Carte géologique de l'Algérie*, **12**, 1–171.

Lebold, J. G. & Kammer, T. W., 2006. Gradient analysis of faunal distributions associated with rapid transgression and low accommodation space in a Late Pennsylvanian

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

marine embayment : Biofacies of the Ames Member (Glenshaw Formation, Conemaugh Group) in the northern Appalachian Basin, USA, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **231**, 291–314.

Lecointre, G. & Le Guyader, H., 2006. La classification phylogénétique du vivant, 3ème édition. *Belin*, Paris, 559 pp.

Lee, M. S. Y., 1999. Circularity, evolution, systematics... and circularity, *Journal of Evolutionary Biology*, **12**, 724–734.

Lerosey-Aubril, R., 2006. Ontogeny of *Drevermannia* and the origin of blindness in Late Devonian proetoid trilobites, *Geological Magazine*, **143(1)**, 89–104.

Lerosey-Aubril, R. & Feist, R., 2005. Ontogeny of a new cyrtosymboline trilobite from the Famennian of Morocco, *Acta Palaeontologica Polonica*, **50(3)**, 449–465.

Lerosey-Aubril, R. & Feist, R., 2006. Late ontogeny and hypostomal condition of a new cyrtosymboline trilobite from the Famennian of Morocco, *Palaeontology*, **49(5)**, 1053–1068.

Lerosey-Aubril, R. & Feist, R., sous presse. Quantitative approach of diversity and decline in late paleozoic trilobites, *In* Global Biodiversity, Extinctions Intervals and Biogeographic Perturbations through Time, Talent G. A. (ed), *Springer Publishing*.

Lesser, M. P., 2006. Benthic-pelagic coupling on coral reefs : Feeding and growth of Caribbean sponges, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **328**, 277–288.

Lethiers, F. & Whatley, R., 1995. Oxygénation des eaux et ostracodes filtreurs : application au Dévonien-Dinantien, *Geobios*, **28(2)**, 199–207.

Li, P. & Johnston, M. O., 2000. Heterochrony in plant evolutionary studies through the twentieth century, *Botanical review*, **66**, 57–88.

Liñán, E., Gozalo, R., Dies Álvarez, M. E., Gámez Vintaned, J. A., & Zamora, S., 2008. Nuevos trilobites del Ovetiense inferior (Cámbrico Inferior bajo) de Sierra Morena (España), *Ameghiniana*, **45(1)**.

Lieberman, B. S., 1994. Evolution of the trilobite subfamily Proetinae Salter, 1864, and the origin, diversification, evolutionary affinity, and extinction of the Middle Devonian proetid fauna of eastern North America, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **223**, 1–176.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Lieberman, B. S. & Kloc, G. J., 1997. Evolutionary and biogeographic patterns in the Asteropyginae (Trilobita, Devonian) Delo, 1935, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **232**, 1–127.

Lomax, R. G., 2007. Statistical Concepts : A second course for education and the behavioral sciences (3rd ed), Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, NJ.

Looijen, R. C. & van Andel, J., 1999. Ecological communities : conceptual problems and definitions, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **2(2)**, 210–222.

Lütke, F., 1990. Contributions to a phylogenetical classification of the subfamily Proetinae Salter, 1864 (Trilobita), *Senckenbergiana lethaea*, **71**, 1–83.

Mabille, C., 2008. Dynamique sédimentaire de l'Eifelien et de la base du Givétien en belgique et dans les régions limitrophes, *Thèse de doctorat de l'Université de Liège*, 185 pp.

Mabille, C. & Boulvain, F., 2007. Sedimentology and magnetic susceptibility of the Couvin Formation (Eifelian, south western Belgium) : carbonate platform initiation in a hostile world, *Geologica Belgica*, **10(1-2)**, 47–67.

Mabille, C. & Boulvain, F., 2008. Les monts de Baileux section : detailed sedimentology and magnetic susceptibility of Hanonet, Trois-Fontaines and Terres d'Haurs formations (Eifelian/Givetian boundary and lower Givetian SW Belgium), *Geologica Belgica*, **11**, 93–121.

MacLeod, N., 2001. Landmarks, localisation and the use of morphometrics in phylogenetic analysis, *In* Adrain, J. M., Edgecombe, G. D. & Lieberman, B. S. (eds.), Fossils, Phylogeny and Forms. An analytical approach. *Kluwer Academy, Plenum publisher.*

Magrean, B. & van Viersen, A. P., 2005. A revision of Devonian trilobites from Belgium - Part 1. the genera *Cornuproetus* and *Radiaspis*, *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **75**, 87–93.

Mailleux, E., 1904. Quelques mots sur les trilobites du Couvinien des environs de Couvin, *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **17**, 579–582.

Mailleux, E., 1909. Etude comparative de la répartition des espèces fossiles dans le Frasnien inférieur du bord méridional du bassin dinantais et dans les niveaux synchroniques du Boulonnais, *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **23**, 115–151.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Mailleux, E., 1919. Remarques sur la faune trilobitique de l'assise des schistes et calcaires á *Calceola sandalina* du bord sud du Bassin de Dinant, *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **29**, 52–55.

Mailleux, E., 1927. Sur les trilobites du frasnien de la belgique, *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **37**, 77–87.

Mailleux, E., 1933. Terrains, roches et fossiles de la Belgique, *Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, Bruxelles, 217 pp.

Mailleux, E., 1938. Le Couvinien de l'Ardenne et ses faunes, *Mémoires du Musée royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, **83**, 3–57.

Maillieux, E., 1912. Texte explicatif du levé géologique de la planchette de Couvin, *Service géologique de Belgique, Brussels*, 70 pp.

Maillieux, E., 1913. Observations sur le Frasnien et sur les paléorécifs de la plaine des Fagnes, *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, Mémoires*, **27**, 67–104.

Maillieux, E., 1927. Sur les trilobites du Frasnien de la Belgique, *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, **37**, 77–87.

Mamet, B. & Préat, A., 1992. Algues du Dévonien moyen de Wellin (Synclinorium de Dinant, Belgique), *Revue de Micropaléontologie*, **35(1)**, 53–75.

Mamet, B. & Préat, A., 2005. Microfacies d'une lentille biohermale é la limite Eifélien/Givétien (Wellin, bord sud du Synclinorium de Dinant), *Geologica Belgica*, **8(3)**, 85–111.

Mansy, J. L. & Lacquement, F., 2006. Contexte géologique régional : l'Ardenne paléozoïque (Nord de la France et Sud de la Belgique), *Géologie de la France*, **1-2**, 7–13.

Martinez, M. M., 2001. Running in the surf : hydrodynamics of the shore crab *Grapsus tenuicrustatus*, *The Journal of Experimental Biology*, **204**, 3097–3112.

Matile, L., Tassy, P., & Goujet, D., 1987. Introduction à la systématique zoologique, *Biosystema*, **1**, *Société Française de Systématique*, *Paris*.

Maurer, F., 1885. Die Fauna der Kalke von Waldgirmes bei Giessen, *Abhandlungen der Grossherzoglich Hessischen Geologischen Landesamtalt*, **1**, 61–340.

McCammon, R. B., 1968. The Dendrograph : A New Tool for Correlation, *Geological Society of America Bulletin*, **79**, 1663–1670.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

McKerrow, W. S. & Scotese, C. R., 1990. Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography, *Geological Society of London, Memoir*, **12**, 435.

McKillup, S. & Dyar, M. D., 2010. Geostatistics Explained : An Introduction Guide for Earth Scientists, *Cambridge University Press*, 396 pp.

McKinney, M. L., 1984. Allometry and heterochrony in an Eocene echinoid lineage : morphological change as a by-product of size selection, *Paleobiology*, **10**, 407–419.

McKinney, M. L., 1999. Heterochrony : beyond words, *Paleobiology*, **25**, 149–153.

McNamara, K. J., 1986. A guide to the nomenclature of heterochrony, *Journal of Paleontology*, **60(1)**, 4–13.

McNamara, K. J., 2002. Changing times : changing places : heterochrony and heterotopy, *Paleobiology*, **31(suppl.)**, 17–26.

Morzadec, P., 1969. Le Dévonien de la rive nord de la rivière du Faou (Finistère). Etude stratigraphique, étude des trilobites, *Bulletin de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **1969**, 1–58.

Morzadec, P., 1971. Quelques Asteropyginae (Trilobites, Phacopacea) des schistes et calcaires á *Athyris undata*(Dévonien inférieur) du Massif Armoricain, *Palaeontographica Abteilung A*, **138(5-6)**, 166–184.

Morzadec, P., 1976a. *in* Babin, C., Bigey, F., Drot, J., Goujet, D., Lardeux, H., Le Menn, J., L'Hotellier, J., Melou, M., Moreau-Benoit, A., Morzadec, P., Paris, F., Plusquellec, Y., Poncet, J., Racheboeuf, P., Taugourdeau P. & M. Weyant, Les schistes et calcaires Eodévoniens de Saint-Céneré (Massif Armoricain, France). *Mémoires de la Société gélogique et minéralogique de Bretagne*, **19**, 285-294.

Morzadec, P., 1976b. *in* Le Menn, J., Plusquellec, Y., Morzadec, P. & H. Lardeux, Incursion hercynienne dans les faunes rhénanes du Dévonien Inférieur de la rade de Brest (Massif Armoricain). *Palaeontographica Abteilung A*, **153**, 35-45.

Morzadec, P., 1981. *in* Morzadec, P., Paris, F. & P. Racheboeuf, La tranchée de la Lezais Emsien supérieur du Massif Armoricain, sédimentologie, paléontologie, stratigraphie. *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **24**, 279-287.

Morzadec, P., 1983. Trilobites du Dévonien (Emsien-Famennien) de la Rade de Brest (Massif Armoricain), *Palaeontographica Abteilung A*, **181**, 103–184.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Morzadec, P., 1988a. Trilobites du Givétien et du Frasnien de Ferques (Boulonnais - France), *In* Brice, D. (ed.) Le Dévonien de Ferques. Bas-Boulonnais (N. France). *Biostratigraphie du Paléozoïque*, **7**, 493-502.

Morzadec, P., 1988b. Le genre *Psychopyge* (Trilobita) dans le Dévonien Inférieur du Nord de l'Afrique et de l'Ouest de l'Europe, *Palaeontographica Abteilung A*, **200(4-6)**, 153–161.

Morzadec, P., 1990. Evolution, Biozonation, et Biogéographie de Protacanthina Gandl, trilobite du Dévonien inférieur nord-gondwanien, *Geobios*, **23(6)**, 719–735.

Morzadec, P., 1992. Evolution des Asteropyginae (Trilobita) et variations eustatiques au Dévonien, *Lethaia*, **25**, 85–96.

Morzadec, P., 1994. Révision de Gourdonia, trilobite du Dévonien des Pyrénées Centrales : Morphologie, Evolution, Environnement, *Geobios*, **27(2)**, 243–253.

Morzadec, P., 1995. *Erbenochile erbeni* (Alberti), Trilobite du Dévonien inférieur de l'Ougarta (Algerie), *Neues Jahrbuch für geologie und Paläontologie Monatschefte*, **1995**, 614–621.

Morzadec, P., 1997. Les trilobites Asteropyginae du Dévonien de l'Ougarta (Algérie), *Palaeontographica Abteilung A*, **244(4/6)**, 143–158.

Morzadec, P., 2001. Les trilobites Asteropyginae du Dévonien de l'Anti-Atlas (Maroc), *Palaeontographica Abteilung A*, **262(1/3)**, 53–85.

Morzadec, P., 2002. Trilobites Asteropyginae dévoniens d'Iran, *Geobios*, **35**, 411–427.

Morzadec, P. & Arbizu, M., 1978. *Kayserops ? Cantarmoricus nov. sp.*, Trilobite Asteropyginae du Dévonien moyen armoricain et cantabrique, *Geobios*, **11**, 925–931.

Morzadec, P., Dastanpour, M., & Wright, A. J., 2002. Asteropyginae Trilobites from the Upper Devonian of Kerman region, Iran, *Alcheringa*, **26(1-2)**, 143–149.

Morzadec, P., Brice, D., & Loones, C., 2008. Trilobites dévoniens de Ferques, Boulonnais, Nord de la France : Migrations et Paléobiogéographie, *Annales de la Société géologique du Nord*, **14(2)**, 23–28.

Motani, R., 1997. New technique for retrodeformation tectonically deformed fossils, with an example for ichtyosaurian specimens, *Lethaia*, **30**, 221–228.

Nedin, C. & Jenkins, R. J. F., 1999. Heterochrony in the Cambrian Trilobite *Hsuaspis*, *Alcheringa*, **23**, 1–7.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Nelson, G. & Platnick, N., 1981. Systematics and biogeography : cladistics and vicariance, *Columbia University Press, New York*.

Newman, D., 1939. The distribution of range in samples from a normal population, expressed in terms of an independent estimate of standard deviation, *Biometrika*, **31**, 20–30.

Novák, O., 1890. Vergleichende Studien an einigen Trilobiten aus dem Hercyn von Bicken, Wildungen, Greifenstein und Böhmen, *Paläontologische Abhandlungen, Berlin*, **1(3)**, 1–46.

Oehlert, D., 1877. Sur les fossiles dévoniens du département de la Mayenne, *Bulletin de la Société géologique de France*, **5**, 578–603.

Oehlert, D., 1889. Sur le Dévonien des environs d'Angers, *Bulletin de la Société géologique de France*, **17(3)**, 742–791.

Ormiston, A. R., 1967. Lower and Middle Devonian trilobites of the Canadian Artic Islands, *Geological Survey of Canada, Bulletin*, **153**, 1–148.

Ormiston, A. R., 1971. Lower Devonian trilobites from the Michelle Formation, Yukon Territory, *Geological Survey of Canada, Bulletin*, **192**, 27–42.

Owens, R. M., 1983. A review of Permian trilobite genera, *In* Briggs, D. E. G. & Lane, P. D. (eds.) Papers in Honor of H. B. Whittington. *Special Paper in Paleontology*, **30**, 15-41.

Owens, R. M., 2003. The stratigraphical distribution and extinctions of Permian trilobites, *Special Papers in Palaeontology*, **70**, 377–397.

Owens, R. M., 2006. The proetid trilobite *Hedstroemia* and related Ordovician to Carboniferous taxa, *In* Basset & Deisler (eds.) Studies in Palaeozoic palaeontology. *National Museum of Wales Geological Series*, **25**, 119-143.

Owens, R. M. & Tilsey, J. W., 1995. An atheloptic trilobite assemblage from the Carboniferous of North Devon, *Geological Magazine*, **132**, 713–728.

Paeckelmann, W., 1913. Das oberdevon des Bergischen Landes, *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge*, **70**, 1–356.

Parks, J. M., 1966. Cluster analysis applied to multivariate geologic problems, *Journal of Geology*, **74**, 703–715.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Pichard, P., 1930. Contribution á l'étude du sous-genre *Cryphaeus* dans le Massif Armoricain, *Bulletin de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **9(1/4)**, 70–118.

Pillet, J., 1950. Contribution à l'étude des schistes, calcischistes et grauwackes d'angers. iii, *Bulletin de la Société géologique de France*, **20(5)**, 39–48.

Pillet, J., 1954. La classification des Phacopacea (Trilobites), *Bulletin de la Société Géologique de France*, **6(3)**, 817–839.

Pillet, J., 1958. Contribution à l'étude de quelques asteropyginae, *Bulletin de la Société géologique de France*, **8(6)**, 3–20.

Pillet, J., 1961. Contribution á l'étude des faunes de trilobites du Zemmour (Mauritanie septentrionale), *Bulletin du Service de Géologie et de Paléontologie du Maroc, A. O. F.*, **28**, 93–113.

Pillet, J., 1969. Un nouveau genre de Trilobite dévonien en Afghanistan (*Neocalmonia* nov. gen., Calmoniinae, Trilobite), *Comptes Rendus Sommaires de la Société Géologique de France*, **5**, 144–145.

Pillet, J., 1972. Les Trilobites du Dévonien inférieur et du Dévonien moyen du Sud-Est du Massif armoricain, *Mémoire de la Société d'études scientifiques de l'Anjou*, **1**, 307.

Prantl, F. & Pribyl, A., 1949. A study of the superfamily Odontopleuracea nov. superfam. (trilobites), *Rozpravy Státniho Geologického ústavu CSR*, **12**, 1–221.

Préat, A. & Bultynck, P., 2006. Givetian, *Geologica Belgica*, **9**, 9–18.

Préat, A. & Mamet, B., 1989. Sédimentation de la plate-forme carbonate givétienne franco-belge, *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-aquitaines*, **13(1)**, 47–86.

Pribyl, A., 1946. Notes on the recognition of the Bohemian Proetidae (Trilobitae), *Bulletin international, Académie tchèque des sciences*, **46**, 1–41.

Pusch, G. G., 1833. Geognostische Beschreibung von Polen, sowie der Übrigen Nordkarpathenländer, Teil 1. *Stuttgart & Tübingen*, 338 pp.

Ramsköld, L. & Edgecombe, G. D., 1991. Trilobite monophyly revisited, *Historical Biology*, **4**, 267–283.

Ramsköld, L. & Edgecombe, G. D., 1993. Silurian (Ludlow) acastid trilobites from Gotland and Sweden, *Paläontologische Zeitschrift*, **67(2)**, 261–285.

© 2012 Tous droits réservés. http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Raw, F., 1925. The development of Leptoplastus salteri (Callaway), and of other trilobites (Olenidae, Ptychoparidae, Conocoryphidae, Paradoxidae, Phacopidae, and Mesonacidae), *Quaterly Journal of the Geological Society of London*, **81**, 223–324.

Reed, F. R. C., 1925. Some new Silurian trilobites, *Geological Magazine*, **62**, 67–76.

Reitner, J., 1992. "coralline Spongien" Der versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse, *Berliner geowissenschaftlichen Abhandlungen, Reihe E*, **1**, 1–352.

Richter, R., 1909. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten aus dem Rheinischen Schiefergebirge, Vorbericht zu einer Monographie der Trilobiten der Eifel, Inaugural-Dissertation. Marburg, 96 pp.

Richter, R., 1912. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. I. Die Gattung *Dechenella* und einige verwandte Formen, *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **31**, 239–340.

Richter, R., 1916. Die Entstehung der abgerollten "Daleider Versteinerungen" und das Alter ihrer Mutterschichten. Jahrbuch der Kongligen der Preussischen, *Geologischen Landesanstalt für*, **37**, 247–259.

Richter, R. & Richter, E., 1917. über die Einteilung der Familie Acidaspidae und über einige ihrer devonishcen Vertreter, *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1917**, 462–472.

Richter, R. & Richter, E., 1918. Neue Proetus-Arten aus dem Eifler Mitteldevon, *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1918**, 64–70.

Richter, R. & Richter, E., 1919. Proetiden aus neueren Aufsammlungen im vogtländischen und sudetischen Oberdevon, *Senckenbergiana*, **1**, 97–130.

Richter, R. & Richter, E., 1926. Die Trilobiten des Oberdevons. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. iv, *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge*, **99**, 1–314.

Richter, R. & Richter, E., 1928. Trilobitae neodevonici, *In* Diener, C. (ed) Fossilium Catalogus I : Animalia, Pars **37**. *W. Junk, Berlin*, 160 pp.

Richter, R. & Richter, E., 1943. Trilobiten aus dem Devon von Marokko, *Senckenbergiana*, **26(1/3)**, 116–199.

Richter, R. & Richter, E., 1950. Arten der Dechenellinae (Tril.), *Senckenbergiana Lethaea*, **31**, 151–184.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Richter, R. & Richter, E., 1952. Phacopacea von der Grenze Emsium/Eiflium. (Tril.), *Senckenbergiana*, **33(1/3)**, 79–107.

Richter, R. & Richter, E., 1954. Die Trilobiten des Ebbe-Sattels und zu vergleichende Arten (Ordovizium, Gotlandium/Devon), *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **488**, 1–75.

Richter, R. & Richter, E., 1955. Scutelluidae n.n. (Tril.) durch "kleine änderung" eines Familien-Namens wegen Homonymie. Antrag an die Internationale Kommission der Zoologischen Nomenklatur, *Senckenbergiana Lethaea*, **36**, 291–293.

Riquier, L., Tribovillard, N., Averbuch, O., Devleeschouwer, X., & Riboulleau, A., 2006. The Late Frasnian Kellwasser horizons of the Harz Mountains (Germany) : Two oxygen-deficient periods resulting from different mechanisms, *Chemical Geology*, **233**, 137–155.

Robaszynski, F., 2008. Le boulonnais et le Weald anglais, *In* Robaszynski, F. & Guyétant, G. (eds.) Des roches aux paysages dans le Nord - Pas - de - Calais. Richesse de notre patrimoine géologique. *Société Géologique du Nord, Conservatoire des sites naturels du Nord et du Pas-de-Calais*, 2009, 34-35.

Rohlf, F. J., 1993. Ntsys-Pc ; numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 1.80, pp. Exeter Software, Setauket, New York.

Rohlf, F. J., 2004. tpsSuper, superimposition and image averaging, version 1.14, pp. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.

Rohlf, F. J., 2006. tpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.10, Department of Ecology and Evolution, state University of New York at Stony Brook.

Rohlf, F. J., 2007. tpsRelw, relative warps analysis, version 1.45, pp. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.

Rohlf, F. J. & Slice, D. E., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks, *Systematic Zoology*, **39**, 40–59.

Rome, D. R., 1936. Note sur la microstructure de l'appareil tégumentaire de Phacops (Ph.) *accipitrinus maretiolensis* R. & E. Richter, *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **12**, 1–7.

Root, R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher, *Ecological Monographs*, **51**, 105–124.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Rouault, M., 1851. Mémoire sur les terrains paléozoiques des environs de Rennes, *Bulletin de la Société Géologique de France*, **8**, 358–399.

Ruppert, E. E., Fox, R. S., & Barnes, R. D., 2004. Invertebrate Zoology : A Functional Evolutionary Approach, (7th edition), *Brooks Cole*, New York, 1008 pp.

Salter, J. W., 1864. A monograph of the British trilobites from the Cambrian, Silurian, and Devonian Formations, *Palaeontographical Society monographs*, **1**, 1–80.

Sattler, R., 1992. Process morphology : structural dynamics in development and evolution, *Canadian Journal of botany*, **70**, 708–714.

Schoch, R. M., 1986. Phylogeny reconstruction in paleontology, *Van Nostrand Reinhold Company, New York*.

Scholtz, G. & Edgecombe, G. D., 2006. The evolution of arthropod heads : reconciling morphological, developmental and palaeontological evidence, *Development, Genes and Evolution*, **216**, 395–415.

Schraut, G., 2000. Trilobiten aus dem Unter-Devon des südöstlichen Anti-Atlas, Süd-Marokko, *Senckenbergiana lethaea*, **79(2)**, 361–433.

Schuhmacher, H., 1977. L'univers inconnu des coraux, *Editions Bordas, Collection Le Multiguide Nature*, 253 pp.

Scotese, C., 2002. *ALEOMAP Project*, www.scotese.com.

Scotese, C., Bambach, R. K., Barton, C., van Der Voo, R., & Ziegler, A., 1979. Paleozoic base map, *Journal of Geology*, **87**, 217–227.

Selwood, E. B., 1965. Dechenellid trilobites from the British Middle Devonian, *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, **10**, 317–333.

Shi, G. R., 1993. Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography - a review, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **105**, 199–234.

Simpson, G. G., 1961. Principles of animal taxonomy, *Columbia University Press, New York*.

Sintubin, M., 2008. L'Ardenne varisque : un témoin de la marge septentrionale de l'océan Rhéique, *Géochronique : le magazine des sciences de la Terre*, **105**, 26–29.

Smeenk, Z., 1983. Devonian trilobites of the southern Cantabrian Mountains (northern Spain) with a systematic description of the Asteropyginae, *Leidse Geologische Mededelingen*, **52(2)**, 383–511.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R., 1973. Numerical taxonomy : the principles and practice of numerical classification, *Series of books in biology, Freeman, San Francisco.*

Sommé, J., 1977. Les plaines du Nord de la France et leur bordure, *Paris, Honoré Champion*, 810 pp.

Speyer, S. E. & Chatterton, B. D. E., 1989. Trilobite larvae and larval ecology, *Historical Biology*, **3**, 27–60.

Speyer, S. E. & Chatterton, B. D. E., 1990. Trilobite larvae, larval ecology and developmental paleobiology, Short courses *in* Palaeontology, Number 3. Arthropod Paelobiology. *Paleontological Society, Knoxville, Tennessee*, 137-156.

Stauffer, C. R., 1909. The Middle Devonian of Ohio, *Ohio Geological Survey Bulletin*, **10**, 1–204.

Steininger, J., 1831. Observation sur les fossiles du calcaire intermédiaire de l'Eifel, *Mémoires de la Société Géologique de France*, **1**, 331–371.

Stock, C. W., 2001. Stromatoporoidea, 1926-2000, *Journal of Paleontology*, **75(6)**, 1079–1089.

Streel, M., Caputo, M. V., Loboziak, S., & Melo, J. H. G., 2000. Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the Late Devonian glaciations, *Earth-Science Reviews*, **52**, 121–173.

Struve, W., 1958. Beiträge zur Kenntnis der Phacopacea (Trilobita), 3 : *Treveropyge* n. gen. und *Comura (Delocare)* n. subgen, *Senckenbergiana lethaea*, **39**, 227–234.

Struve, W., 1959. Asteropyginae, *in* R. C. Moore (ed) Treatise on Invertebrate Paleontology, O, Arthropoda 1. *University of Kansas Press, Lawrence, Kansas*, 477-483.

Struve, W., 1970. Beiträge zur Kenntnis der Phacopina (Trilobita), 7 : *Phacops*-Arten aus dem Rheinischen Devon. 1, *Senckenbergiana Lethaea*, **51**, 133–189.

Struve, W., 1972. Beiträge zur Kenntnis der Phacopina (Trilobita), 8 : *Phacops*-Arten aus dem Rheinischen Devon. 2. Untergattungszuweisung, *Senckenbergiana Lethaea*, **53**, 383–403.

Struve, W., 1976. *Phacops (Omegops)* n. sg. (Trilobita ; Ober-Devon), *Senckenbergiana lethaea*, **56**, 429–451.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Struve, W., 1982. Beiträge zur Kenntnis der Phacopina (Trilobita), 10 : Neue Untersuchungen ueber *Geesops* (Phacopinae ; Unter- und Mittel-Devon). Phacopina (Trilobita), *Senckenbergiana Lethaea*, **63**, 473–495.

Struve, W., 1985. Beiträge zur Kenntnis der Phacopina (Trilobita), 13 : *Phacops sartenaeri* aus dem Eifelium der Ardennen, Belgien, *Senckenbergiana Lethaea*, **65**, 465–469.

Struve, W., 1992. Neues zur Stratigraphie und Fauna des rhenotypen Mittel-Devon, *Senckenbergiana Lethaea*, **71**, 503–624.

Stumm, E. C., 1953a. Trilobites of the Devonian Traverse Group of Michigan, *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **10(6)**, 101–157.

Stumm, E. C., 1953b. Lower Middle Devonian Proetid Trilobites from Michigan. Southwestern Ontaria and Northern Ohio, *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan*, **11**, 11–31.

Stumm, E. C., 1965. Two new species of trilobites from the Middle Devonian silica shale of northwestern Ohio, *Contribution from the Museum of Paleontology, the University of Michigan*, **19(13)**, 163–166.

Sundberg, P., 1989. Shape and size-constrained principal component analysis, *Systematic Zoology*, **38**, 166–168.

Swofford, D. L., 2000. PAUP*. Phylogenetic analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. *Sinauer Associates, Sunderland*.

Talent, J. A., 1988. Organic reef-building : episodes of extinction and symbiosis ?, *Senckenbergiana Lethaea*, **69**, 315–368.

Taylor, P. D. & Vinn, O., 2006. Convergent morphology in small spiral worm tubes ('Spirorbis') and its palaeoenvironmental implications, *Journal of the Geological Society of London*, **163**, 225–228.

Teigler, D. J. & Towe, K. M., 1975. Microstructure and composition of the trilobite exoskeleton, *Fossils and Strata*, **4**, 137–149.

Termier, G. & Termier, H., 1950. Paléontologie marocaine, t. II, Invertébrés de l'Ere primaire : Annélides, Arthropodes, Echinodermes, Conularides et Graptolithes, *Notes et Mémoires du service géologique du Maroc*, **79(4)**, 1–279.

Thomas, A. T. & Lane, P. D., 1999. Trilobite assemblages of the North Atlantic region, *In* Boucot, A. J. & Lawson, J. D. (eds) Paleocommunities : a case study from the Silurian and Lower Devonian, 444-457. *Cambridge University Press*.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Timm, J., 1981. Zur trilobiten Stratigraphie des silur/devon Grenzbereiches im Ebbe-Antiklinorium (Rheinisches Schiefergebirge), *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, **50**, 91–108.

Tolmachoff, I. P., 1926. On the fossil faunas from Per Schei's series D from Ellesmere Land with the exception of brachiopods, corals, and cephalopods, *Report of the second Norwegian Arctic expedition "Fram" 1898-1902, Norske Videnskaps-Akademi (Oslo)*, **38**, 1–106.

Tomczykowa, E., 1991. Upper Silurian and Lower Devonian trilobites of Poland, *Prace Panstwowego Instytutu Geologiczneg*, **134**, 1–62.

Torsvik, T. H. & Cocks, L. R. M., 2004. Earth geography from 400 to 250 million years : a palaeomagnetic, faunal and facies review, *Journal of the Geological Society, London*, **161**, 555–572.

Tschernyschew, T. N., 1887. Fauna srednago i verkhnago devona zapadnogo sklona Urala, *Trudy Geologiceskago Komiteta*, **3**, 1–208.

Tsien, H. H., 1988. Devonian paleogeographyand reef development of Northwestern and Csentral Europe, *In* MacMillan, N. J., Embry, A. F. & Glass, D. J. (eds.), Devonian of the world. *Proceeding of the Second International Symposium on the Devonian System, Calgary, Canadian Society of Petroleum Geologists*, **14(1)**, 341-358.

Uyeno, T., 1990. Biostratigraphy and Conodont faunas of Upper Ordovician through Middle Devonian rocks, eastern arctic archipelago, *Geological Survey of Canada, Bulletin*, **401**, 1–210.

Vachard, D. & Cózar, P., 2010. An attempt of classification of the Palaeozoic *incertae sedis* Algospongia, *Revista Española de Micropaleontología*, **42**, 129–241.

Vail, P. R., Mitchum Jr., R. M., & Thompson, S., 1977. Seismic stratigraphy and global changes of sea level : Part 4. Global cycles of relative changes of sea level, *In* : Payton, C. E. (ed.), Seismic Stratigraphy-Applications to Hydrocarbon Exploration. *The American Association of Petroleum Geologist, Memoir*, 83-97.

Valentine, J. W. & Peddicord, R. G., 1967. Evaluation of fossil assemblages by cluster analysis, *Journal of Paleontology*, **41**, 502–507.

van Tuijn, J. F., 1927. Le Couvinien et la partie supérieure de l'éodévonien du bord oriental du Synclinorium de Dinant entre l'Ourthe et Ferrières, *Rijksuniversiteit*, Utrecht, 260 pp.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

van Viersen, A. P., 2006a. New Middle Devonian trilobites from Vireux-Molhain (Ardennes, northern France), *Senckenbergiana lethaea*, **86(1/2)**, 63–75.

van Viersen, A. P., 2006b. *Dohmiella* Lütke 1990 (Trilobita) a valid proetid genus, with two new species from Belgium and Germany, *Senckenbergiana lethaea*, **86(2/2)**, 229–241.

van Viersen, A. P., 2007a. Preliminary report of trilobites from the Hanonet Formation (Eifelian-Givetian transition), southern border of Dinant Synclinorium, Belgium, *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **77**, 15–29.

van Viersen, A. P., 2007b. *Kettneraspis*, *Radiaspis* and *Ceratarges* (Trilobita) from the Middle Devonian of the Rochefort area (Ardennes, Belgium), *Scripta Geologica*, **134**, 1–18.

van Viersen, A. P., 2008. First record of the odontopleurid trilobite *Koneprusia* from the lower Eifelian of Vireux-Molhain (northern France), with remarks on the associated trilobite fauna, *Geologica Belgica*, **11(2)**, 83–91.

van Viersen, A. P. & Bignon, A., 2011. Late Devonian (Frasnian) Asteropygine trilobites from the Frasnes area, southern border of Dinant Synclinorium, belgium, *Geologica Belgica*, **14(3/4)**, 109–128.

van Viersen, A. P. & de Wilde, B., 2010. *Goldius angusticalix* sp. nov. (Trilobita, Scutelluidae) from the Couvin Formation (Middle Devonian) at Nismes, south Belgium, with a preliminary list of scutelluid species from the Ardennes, *Geologica Belgica*, **13**, 153–162.

van Viersen, A. P. & Prescher, H., 2007. Note on *Cyphaspis* Burmeister 1843 (Trilobita, Aulacopleuridae), with a review of several species mainly from the Devonian of Belgium and Germany, *Senckenbergiana lethaea*, **87**, 157–170.

van Viersen, A. P. & Prescher, H., 2008. Devonian Proetidae (trilobite) from the Ardennes Massif (Belgium, N France) and the Eifel Hills (W Germany), *In* Steurbaut, E., Jagt, J. W. M. & Jagt-Yazykova, E. A. (eds) Annie V. Dhondt Memorial Volume. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **78**, 9-29.

van Viersen, A. P. & Prescher, H., 2009. Trilobites from the Longlier Formation (Lower Devonian ; Neufchâteau Synclinorium, southeast Belgium) : first record of Pragian

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

associated "Rhenish" and "Bohemian" assemblages from the Ardennes, *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **79**, 5–26.

van Viersen, A. P. & Prescher, H., 2010. Taxonomy and biostratigraphy of some proetid trilobites in the Middle Devonian of the Ardennes and Eifel (Rhenohercynian Zone), *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **80**, 5–45.

van Viersen, A. P. & Prescher, H., 2011. Two new scutelluid trilobites formerly known as Scutellum costatum from Frasnian bioherms in Belgium, *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*.

Versteegh, G. J. M., Servais, T., Munnecke, A., & Vachard, D., 2009. A discussion and proposal concerning the use of the term calcispheres, *Palaeontology*, **52(2)**, 343–348.

Vinn, O., 2010. Adaptive strategies in the evolution of encrusting tentaculitoid tubeworms, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **292**, 211–221.

Vinn, O. & Isakar, M., 2007. The tentaculitid affinities of *Anticalyptraea* from the Silurian of Baltoscandia, *Palaeontology*, **50**, 1385–1390.

Wallisser, O. H., Bultynck, P., Weddige, K., Becker, R. T., & House, M. R., 1995. Definition of the Eifelian-Givetian Stage boundary, *Episodes*, **18(3)**, 107–115.

Webster, M., 2007. Ontogeny and evolution of the Early Cambrian trilobite genus *Nephrolenellus* (Olenelloidea), *Journal of Paleontology*, **81(6)**, 1168–1193.

Webster, M. & Zelditch, M. L., 2005. Evolutionary modifications of ontogeny : heterochrony and beyond, *Paleobiology*, **31(3)**, 354–372.

Webster, M., Sheets, H. D., & Hughes, N. C., 2001. Allometric patterning in trilobite ontogeny : testing for heterochrony *in Nephrolenellus*, 105-144. *In* M. L. Zelditch. (ed.), Beyond Heterochrony : The Evolution of Development. *Wiley and Sons, New York*.

Weddige, K. & Ziegler, W., 1996. Conodonten-Zonen, globale ; aktueller Stand, *In Weddige K. (ed.) Devon-Korrelationstabelle. Senckenbergiana Lethaea*, **76**, 278.

Westrop, S. R., 1983. The life habits of the Ordovician illaenine trilobite Bumastoides, *Lethaia*, **16**, 15–24.

Westrop, S. R. & Adrain, J. M., 1998. Trilobite alpha diversity and the reorganisation of the Ordovician benthic marine communities, *Paleobiology*, **15**, 46–52.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Whidborne, G. F., 1889. A monograph of the Devonian Fauna of the south of England, vol. I. The fauna of the limestones of Lummaton, Wolborough, Chircombe Bridge, and Chudleigh, *Palaeontographical Society Monographs*, pp. 1–46.

Whittington, H. B., 1997a. Mode of live, habits, and occurrence, *In* Kaesler, R. L. (ed.) Treatise of Invertebrate Paleontology. Part O. Arthropoda 1 : Trilobita, Revised. **Vol. 1**. Introduction, Order Agnostida, Order Redlichiida. *Geological Society of America and University of Kansas Press*, 137-169.

Whittington, H. B., 1997b. Morphology of the exoskeleton, *In* Whittington H. B., Chatterton B. D. E., Speyer S. E. Fortey R. A., Owens R. M., Chang W. T., Dean W. T., Jell P. A., Laurie J. R., Palmer A. R., Repina L. N., Rushton A. W. A., Shergold J. H., Clarkson E. N. K. Wilmot N. V. & Kelly S. R. A. (eds) Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1, Trilobita, Revised, 1-85. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas : *Geological Society of America and University of Kansas Press.*

Wiley, E. O., 1976. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii : Lepisosteidae, *Miscellaneous Publication of the Museum of Natural History of University of Kansas*, **64**, 1–111.

Wiley, E. O., 1981. Phylogenetics : the theory and practice of phylogenetic systematics, *John Wiley and sons, New York.*

Wilmot, N. V. & Fallick, A. E., 1989. Original mineralogy of trilobite exoskeletons, *Palaeontology*, **32**, 297–304.

Wilson, B., 2007. Guilds among epiphytal foraminifera on fibrous substrates, Nevis, West Indies, *Marine Micropaleontology*, **63(1-2)**, 1–18.

Wittekindt, H., 1966. Zur Conodontenchronologie des Mitteldevons Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen, **9**, 621–646.

Wood, R., 1987. Biology and revised systematics of some late Mesozoic stromatoporoids, *Special Paper in Palaeontology*, **37**, 1–89.

Wray, G. A. & McClay, D. R., 1989. Molecular heterochronies and heterotropies in early echinoid development, *Evolution*, **43**, 803–813.

Yolkin, E. A., 1966. A new genus and new species of Lower Devonian and Eifelian Dechenellidae (Trilobites), *Akademiya Nauk SSSR, Sibirskoe otdelenie, Institut Geologi i Geofizikii*, **2**, 25–30.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Yolkin, E. A., 1979. The new representatives of genus Dechenella from Lower Devonian of Taymyr and northeast USSR, *In* The fauna and stratigraphy of Middle and Upper Paleozoic Era of Siberia. *Novosibirsk, Nauka*, 82-90.

Zelditch, M. L. & Fink, W. L., 1996. Heterochrony and heterotopy : stability and innovation in the evolution of form, *Paleobiology*, **22**, 241–254.

Zelditch, M. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L., 2000. Spatiotemporal reorganisation of growth rates in the evolution of ontogeny, *Evolution*, **54**, 1363–1371.

Zelditch, M. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L., 2003a. The ontogenetic dynamics of shape disparity, *Paleobiology*, **29(1)**, 139–156.

Zelditch, M. L., Lundigran, B. L., Sheets, H. D., & Garland JR., T., 2003b. Do precocial mammals develop at a faster rate ? A comparison of rates of skull development in *Sigmodon fulviventer* and *Mus musculus domesticus*, *Journal of evolutionary Biology*, **16**, 708–720.

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L., 2004. Geometric Morphometrics for Biologists : A primer, *Elsevier Academic Press, Amsterdam*, 443 pp.

Zenker, J. C., 1833. Beiträge zur Naturgesichte der Urwelt. Oragnische Reste (Petrefacten) aus der Altenbruger Braunkohlen-Formation, dem Blankenburger Quadersandstein, Jenaischen bunten Sandstein und Böhmischen Uebergangsgebirge, *Jena*, 67 pp.

Zhang, W., Lu, Y., Zhu, Z., Qian, Y., Lin, H., Zhou, Z., Zhang, S., & Yuan, J., 1980. Cambrian trilobite faunas of southwestern China, *Palaeontologica Sinica*, **159 (new serie B, 16)**, 497pp.

Zhou, Z., Siveter, D. J., & Owens, R. M., 2000. Devonian proetid trilobites from Inner Mongolia, China, *Senckenbergiana Lethaea*, **79**, 459–499.

Ziegler, A., 1982. Geological Atlas of Western and Central Europe, *Shell Internationale Petroleum Maatschappij*, p. 130 pp.

Ziegler, A., 1984. Caledonian and Hercynian crustal consolidation of western and central Europe - a working hypothesis, *Geologie en Mijnbouw*, **16**, 93–108.

Ziegler, W. & Werner, R., 1982. On Devonian stratigraphy and palaeontology of the Ardenno-Rhenisch Mountains and related Devonian matters, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **55**, 498.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Zimmermann, H., 1892. Paläontologische Mitteilungen aus Mähren, I. Trilobiten aus dem Devonkalk des Rittbergs bei Czellechowitz, *Verhandlungen des naturforschenden Vereins Brünn*, **30**, 117–119.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Annexes

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Annexe 1

Tableaux de données sur la distribution des trilobites par classe d'abondance du Dévonien moyen et supérieur de l'Ardenne et du Boulonnais.

Légende:

E1 : l'Eau Noire, E2 : Couvin, E3 : Jemelle, E4 : X, G1 : Hanonet, G2 : Trois-Fontaines, G3 : Terres d'Haurs, G4 : Fromelennes, G5 : Blacourt (Griset), G6 : Blacourt (Couderousse), F1 : Moulin Liénaux (Arche), F2 : Moulin Liénaux (Ermitage), F3 : Grands Breux (Bieumont), F4 : Grands Breux (Lion), F5 : Grands Breux (Boussu-en-Fagne) et Neuville (faciès péri-récifaux), F6 : Neuville (faciès récifaux), F7 : Bovesse, F8 : Beaulieu (Noces), F9 : Beaulieu (Pâture), F10 : Ferques.

And : Andenne, Beaum : Beaumont, Beaur : Beauraing, Bos : Bossière, Cham : Champion, Chim : Chimay, Cou : Couvin, Dur : Durbuy, Fer : Ferques, Fleur : Fleurus, Giv : Givet, Gru : Grupont, Hot : Hotton, Jem : Jemelle, Neu : Neuville, Nis : Nismes, Pon : Pondrôme, Rhis : Rhisnes, Roch : Rochefort, Sau : Sautour, Sel : Seloigne, Sur : Surice, Trei : Treignes, Vir : Vireux-Molhain, Wav : Wavreille, Wel : Wellin.

Nombre de spécimens

Cl. 1: 0
Cl. 2: 1-2
Cl. 3: 3-4
Cl. 4: 5-8
Cl. 5: 9-16
Cl. 6: 17-32
Cl. 7: 33-64
Cl. 8: 65-128
Cl. 9: >129

	Gru-E2	Gru-E1	Beaur-F5	Roch-E3	Roch-G1	Roch-F4	Well-E3	Well-E4	Wel-F2	Dur-E2	Dur-F1	Dur-F2
Scutelluinae	1	1	1	4	5	4	1	1	1	1	2	1
Scabriscutellum	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Thysanopeltella	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Bradocryphaeus	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	4
Heliopyge	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Asteropyge	2	2	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1
Neometacanthus	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Nyterops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hypsipariops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Geesops	1	2	1	5	1	1	1	1	1	2	1	1
Pedinopariops	1	1	1	3	3	1	1	1	1	1	1	1
Phacops	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1
Eldregeops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cyphaspis	1	1	1	7	2	1	1	1	1	1	1	1
Gerastos	1	1	1	6	1	1	1	1	1	1	1	1
Dechenella	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1
Cornuproetus	1	1	1	6	1	1	1	1	1	1	1	1
Tropidocoryphe	1	1	1	4	1	1	2	1	1	1	1	1
Rhenocynproetus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dohmiella	1	1	1	4	2	1	1	1	1	1	1	1
Astycoryphe	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1
Otarion	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Harpes	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Radiaspis	1	1	1	5	1	1	1	1	1	1	1	1
Kettneraspis	1	1	1	5	1	1	1	1	1	1	1	1
Ceratarges	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1
Eifliarges	1	1	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1
Acantopyge	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Koneprusiinae	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1

	Aye-F2	Aye-F6	Aye-F5	Jem-E2	Wav-G2	Wav-F2	Pon-G2	Trei-E2	Trei-E3	Trei-G1	Sur-F2	Sur-F5	Sur-F6	Nis-E2	Nis-F2	Nis-F5	Cou-E2	Cou-E3
Scutelluinae	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	4	2
Scabriscutellum	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Thysanopeltella	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Bradocryphaeus	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	3	4	1	1	9	8	1	1
Heliopyge	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	7	1	1	1
Asteropyge	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Neometacanthus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nyterops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hypsipariops	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
Geesops	1	1	1	1	1	1	1	6	2	2	1	1	1	1	1	1	3	2
Pedinopariops	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	5	2
Phacops	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2
Eldregeops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cyphaspis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	1
Gerastos	1	1	1	2	1	1	1	6	1	1	1	1	1	1	1	1	3	2
Dechenella	1	1	1	1	4	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	1
Cornuproetus	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2
Tropidocoryphe	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	3	2
Rhenocynproetus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dohmiella	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Astycoryphe	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Otarion	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Harpes	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	4
Radiaspis	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Kettneraspis	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ceratarges	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
Eifliarges	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Acantopyge	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Koneprusiinae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

	Cou-G1	Cou-G2	Cou-G3	Cou-F1	Cou-F2	Cou-F3	Cou-F4	Cou-F6	Chim-E3	Chim-F2	Sal-G2	Sal-F2	Sau-F6	Sau-F5	Neu-F2	Neu-F4	Neu-F5	Neu-F6
Scutelluinae	5	2	1	6	1	1	3	5	1	1	1	1	4	2	1	4	1	4
Scabriscutellum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Thysanopeltella	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Bradocryphaeus	1	1	1	1	8	2	1	1	1	2	1	8	1	4	2	1	2	1
Heliopyge	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Asteropyge	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Neometacanthus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nyterops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hypsipariops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Geesops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pedinopariops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Phacops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Eldregeops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cyphaspis	1	1	1	1	1	1	1	4	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
Gerastos	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dechenella	3	4	4	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1
Cornuproetus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Tropidocoryphe	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Rhenocynproetus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dohmiella	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Astycoryphe	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Otarion	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Harpes	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Radiaspis	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Kettneraspis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ceratarges	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Eifliarges	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Acantopyge	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Koneprusiinae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

	Beaum-F5	Cham-F7	And-F7	Bos-F7	Fleur-F7	Rhis-F7	Giv-G1	Giv-G2	Giv-G3	Giv-G4	Giv-F2	Hot-F3	Fer-G5	Fer-G6	Fer-F8	Fer-F9	Fer-F10	Vir-E3
Scutelluinae	6	1	2	1	1	5	7	1	1	1	1	1	2	2	2	3	2	2
Scabriscutellum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Thysanopeltella	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Bradocryphaeus	1	2	1	4	4	9	1	1	1	1	6	7	1	1	1	3	2	1
Heliopyge	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	4	1
Asteropyge	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Neometacanthus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nyterops	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hypsipariops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Geesops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6
Pedinopariops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4
Phacops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Eldregeops	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	1	1	1	1
Cyphaspis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Gerastos	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dechenella	1	1	1	1	1	1	9	6	9	7	1	1	2	4	1	1	1	1
Cornuproetus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3
Tropidocoryphe	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Rhenocynproetus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4
Dohmiella	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Astycoryphe	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Otarion	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Harpes	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Radiaspis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Kettneraspis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ceratarges	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Eifliarges	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Acantopyge	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Koneprusiinae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Annexe 2

Tableau de données (en %) sur la distribution des mégaguildes de la coupe du Mont d'Haurs (d'après Hubrt, 2008a).

Légende :

Environnements

MF : Marin Franc
DR : Arrière-Récif
B : Récif
RM : Rampe Médiane

Mégaguildes

AFBN : Autotrophes Fixés de Bas Niveau
SSBN : Suspensivores Séssiles de Bas Niveau
SFHN : Suspensivores Fixés de Haut Niveau
DA : Dépositivores Actifs
AP : Autotrophes Planctoniques
CB : Carnivores Benthiques
SA : Suspensivores Actifs

Formation

HA : Hanonet
3F : Trois-Fontaines
TH : Terres d'Haurs
MH : Mont d'Haurs

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
3F	485	MF	0	0	0	0	0	0	10
TH	703	MF	0	0	0	0	0	0	10
MH	759	MF	0	0	0	0	0	10	25
	812	MF	0	0	0	0	0	0	0
	813	MF	0	0	0	0	0	0	10
	814	MF	0	20	10	10	0	0	0
	831	MF	0	20	25	10	0	0	0
	833	MF	0	0	0	0	0	50	0
	837	MF	0	0	0	0	0	0	10
	838	MF	0	0	10	0	0	0	0
	839	MF	10	0	0	0	0	0	10
	840	MF	10	35	25	50	0	10	10
	845	MF	0	10	0	10	10	0	10
	847	MF	10	25	0	0	10	0	10
	849	MF	0	0	10	0	0	0	10
	850	MF	0	0	10	0	0	0	10
	851	MF	0	25	10	0	0	0	0
	861	MF	0	0	0	0	0	0	0
	863	MF	0	0	0	0	0	0	25
	864	MF	0	10	25	0	0	0	0
	865	MF	0	10	10	0	0	0	10
	866	MF	10	10	0	0	0	0	10
	867	MF	10	0	0	0	0	0	50
	869	MF	0	10	0	0	0	10	10
	880	MF	0	0	0	0	0	0	10
	881	MF	0	0	0	0	0	0	10

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
HA	178	DR	0	20	10	0	0	0	0
	179	DR	0	20	10	0	10	0	0
	180	DR	0	20	0	0	0	0	0
	183	DR	0	10	10	10	0	0	10
	184	DR	0	0	10	10	0	0	0
	185	DR	0	0	10	0	0	10	10
	186	DR	10	0	10	0	0	0	0
	187	DR	0	50	10	0	0	0	0
	188	DR	0	0	10	25	0	0	10
	189	DR	0	10	10	25	0	0	10
	190	DR	0	10	10	25	0	0	10
	218	DR	0	0	10	10	0	0	10
	219	DR	0	10	0	0	0	0	0
	220	DR	0	0	10	10	0	0	10
	221	DR	0	0	10	0	0	0	10
	222	DR	0	20	10	0	0	0	10
	223	DR	0	0	10	0	0	0	0
	224	DR	0	10	10	0	0	0	10
	225	DR	0	0	0	0	0	0	10
	226	DR	0	10	0	0	0	0	10
	227	DR	0	0	0	0	0	0	10
	228	DR	10	20	10	10	0	0	10
	229	DR	10	20	10	0	0	0	25
	230	DR	0	20	25	0	0	0	25
	231	DR	0	0	0	0	0	0	0
	233	DR	0	0	0	0	0	0	0
3F	239	DR	0	50	50	0	10	0	10
	241A	DR	0	10	25	0	10	10	10
	241B	DR	0	10	25	10	0	50	10
	242	DR	0	10	35	0	0	10	10
	247	DR	0	25	35	0	0	10	10
	248	DR	0	20	10	0	0	10	0
	250	DR	0	10	20	0	0	20	10
	255	DR	0	0	50	0	0	35	0
	256	DR	0	10	50	0	0	25	10
	258	DR	0	0	60	0	0	50	10
	259A	DR	0	0	25	0	0	50	0
	259B	DR	0	0	0	0	0	0	0
	260A	DR	0	0	50	0	0	25	0
	304	DR	0	0	0	0	0	0	10
	305	DR	0	0	0	0	0	0	0
	306	DR	10	0	0	0	0	0	0
	307	DR	10	0	0	0	0	0	10
	311	DR	0	0	25	0	0	25	0
	313	DR	25	20	35	0	0	0	0
	316	DR	10	0	0	0	0	0	10
	324	DR	25	0	0	0	25	10	0

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
3F	325	DR	25	0	0	0	25	10	0
	326	DR	25	0	0	0	25	10	0
	400	DR	25	0	0	0	50	0	10
	401	DR	10	10	0	0	50	0	10
	402	DR	0	0	0	0	50	0	10
	404	DR	25	0	0	0	25	0	10
	405	DR	10	10	0	0	10	0	10
	406	DR	0	0	0	0	10	0	10
	408	DR	10	10	0	10	50	0	10
	410	DR	10	0	0	0	25	0	0
	411	DR	10	10	0	0	0	0	10
	412	DR	10	10	0	10	0	0	10
	413	DR	25	0	0	0	0	0	10
	414	DR	25	10	0	0	10	0	10
	415	DR	10	10	0	0	10	0	10
	416	DR	10	0	0	0	10	0	10
	417	DR	10	0	0	0	10	0	10
	418	DR	10	0	0	0	10	0	10
	419	DR	10	10	0	0	0	0	10
	420	DR	10	10	0	0	25	0	10
	421	DR	10	25	0	0	10	0	25
	422	DR	10	10	0	0	0	0	25
	423	DR	0	0	0	0	0	0	0
	424	DR	10	0	0	0	0	0	10
	425	DR	10	10	0	0	10	0	10
	426	DR	25	10	0	0	10	0	10
	428	DR	0	10	0	10	0	0	10
	429	DR	0	10	10	10	0	0	10
	430	DR	0	10	10	0	0	0	0
	431	DR	10	25	0	0	10	0	10
	432	DR	0	10	0	0	0	0	10
	436	DR	0	10	10	0	0	0	0
	437	DR	0	10	10	0	0	0	0
	438	DR	0	35	25	20	0	0	10
	439	DR	10	10	10	10	10	0	10
	440	DR	10	10	10	0	0	0	0
	441	DR	10	0	0	0	0	0	0
	442	DR	0	0	10	0	0	0	0
	443	DR	10	0	10	0	0	0	0
	444	DR	10	10	10	0	0	0	0
	445	DR	0	10	0	0	0	0	0
	446	DR	10	0	0	0	0	0	10
	447	DR	0	10	10	0	0	0	10
	448	DR	10	10	0	0	10	0	10
	449	DR	10	0	0	0	0	0	10
	450	DR	10	0	0	0	0	0	0
	451	DR	10	10	0	0	0	0	0

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
3F	452	DR	10	10	0	10	0	0	0
	453	DR	0	0	0	10	0	0	0
	454	DR	10	25	10	10	0	0	0
	457	DR	0	10	0	10	0	0	0
	458	DR	0	10	0	0	0	0	0
	465	DR	10	60	0	10	0	0	0
	466	DR	10	25	0	25	0	0	0
	468	DR	10	25	0	25	0	0	0
	469	DR	10	20	0	10	0	0	10
	470	DR	50	20	0	10	0	0	10
	471	DR	25	0	0	0	0	0	10
	472	DR	25	0	0	0	0	0	0
	473	DR	25	60	25	25	0	0	10
	474	DR	50	50	10	50	0	0	0
	476	DR	10	20	10	10	0	0	10
	477	DR	10	20	10	10	0	0	10
	478	DR	10	10	25	10	0	0	10
	479	DR	0	0	25	10	0	0	10
	481	DR	0	10	0	50	0	0	10
	482	DR	0	0	0	10	0	0	0
	483	DR	0	0	0	10	0	0	0
	486	DR	0	0	0	10	0	0	25
	487	DR	10	10	0	0	0	0	10
TH	492	DR	0	10	10	10	10	0	10
	493	DR	10	10	10	10	25	0	25
	494	DR	10	20	10	35	25	0	25
	495	DR	25	10	10	20	10	0	10
	496	DR	10	10	10	25	10	0	10
	497	DR	10	0	10	25	25	0	10
	498	DR	10	20	10	10	10	0	10
	499	DR	10	10	10	10	25	0	25
	502	DR	10	20	10	20	10	0	10
	503	DR	25	35	10	20	10	0	10
	504	DR	10	35	10	0	10	0	25
	505	DR	10	35	0	10	10	0	10
	507	DR	0	60	10	10	10	0	25
	511	DR	25	20	10	35	10	10	25
	513	DR	25	20	0	20	25	0	25
	514	DR	50	20	10	10	0	0	10
	515	DR	10	10	0	10	0	0	10
	516	DR	10	10	10	0	0	0	10
	517	DR	10	20	10	0	10	0	10
	518	DR	0	20	0	0	10	0	10
	519	DR	0	20	0	0	10	0	10
	522	DR	10	10	10	0	10	0	10
	523	DR	0	20	25	10	10	0	10
	528	DR	10	25	25	0	10	0	10

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
TH	531	DR	10	0	10	0	10	0	10
	532	DR	10	0	10	10	10	0	10
	534	DR	25	20	10	10	10	0	25
	535	DR	25	20	10	0	0	0	25
	537	DR	25	20	10	0	10	0	10
	539	DR	25	10	10	10	10	0	10
	546	DR	0	0	0	10	10	0	10
	548	DR	0	10	10	10	0	0	10
	549A	DR	0	20	50	10	0	0	10
	551	DR	10	10	10	35	10	0	25
	552	DR	0	20	0	10	25	10	10
	553	DR	0	10	10	10	10	0	10
	554	DR	25	20	25	35	10	0	25
	555	DR	0	20	10	0	0	0	0
	556	DR	10	20	10	10	0	0	10
	558	DR	10	10	25	0	0	0	10
	563	DR	10	20	10	20	10	0	10
	564	DR	0	20	10	20	0	0	25
	565	DR	0	20	10	10	10	0	10
	567	DR	0	20	10	35	0	0	10
	568	DR	0	10	0	10	0	0	0
	569	DR	0	10	10	20	0	0	0
	570	DR	10	10	0	20	0	0	25
	571	DR	10	0	10	20	0	0	10
	572	DR	0	0	10	25	25	0	10
	573	DR	0	20	10	50	0	0	10
	574	DR	10	20	10	25	0	0	10
	575	DR	10	20	10	20	0	0	10
	576	DR	10	10	10	20	0	0	10
	577	DR	10	20	10	20	10	0	10
	578	DR	0	10	10	20	0	0	10
	579	DR	0	0	0	10	0	0	10
	580	DR	0	10	10	10	0	0	10
	582	DR	10	10	10	20	0	0	0
	583	DR	10	10	10	10	0	0	0
	584	DR	10	10	10	20	0	0	0
	585	DR	10	10	10	20	0	0	10
	586	DR	25	10	0	20	10	0	10
	587	DR	10	10	25	10	0	0	10
	588	DR	10	10	10	10	0	0	10
	606	DR	0	0	60	0	0	0	0
	612	DR	0	0	20	0	0	50	0
	616	DR	0	10	25	25	0	0	0
	617	DR	0	10	25	10	0	0	10
	618	DR	0	20	25	10	0	0	0
	621	DR	0	20	25	10	0	0	0
	626	DR	0	20	10	25	0	0	0

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
TH	633	DR	0	20	10	0	0	35	0
	634	DR	0	10	10	10	0	0	0
	638	DR	0	10	25	0	0	50	0
	639	DR	10	20	25	10	0	35	0
	640	DR	0	10	25	25	0	25	0
	643	DR	10	10	10	0	0	50	0
	646	DR	0	0	0	0	0	0	10
	647	DR	0	0	0	0	0	0	0
	648	DR	0	0	0	0	0	0	0
	649	DR	0	0	0	0	0	0	0
	651	DR	0	0	0	0	0	0	0
	652	DR	0	0	0	0	0	0	25
	653	DR	0	0	0	0	0	0	50
	701	DR	0	0	0	25	0	0	0
	702	DR	0	0	0	0	0	0	0
	704	DR	0	0	0	0	0	0	0
	705	DR	0	0	0	0	0	0	10
	706	DR	0	0	0	0	0	0	10
	707	DR	0	0	0	0	0	0	0
	708	DR	0	0	0	0	0	0	0
	710	DR	0	0	0	0	0	0	0
	711	DR	0	0	10	0	0	0	10
MH	729	DR	0	10	0	0	0	0	25
	730	DR	0	10	0	0	0	0	25
	731	DR	0	10	0	0	0	0	25
	732	DR	0	10	10	10	0	0	10
	733	DR	0	0	10	0	0	0	25
	739	DR	0	0	0	0	0	0	0
	742	DR	0	0	35	0	0	35	10
	746	DR	0	0	10	0	10	50	10
	748	DR	0	20	25	25	0	0	0
	758	DR	0	0	10	0	0	0	25
	765	DR	0	10	35	0	0	50	10
	766	DR	0	0	25	0	0	60	0
	767	DR	0	0	35	0	0	0	10
	770	DR	0	10	25	10	0	10	0
	778	DR	0	10	25	25	0	0	25
	783	DR	0	10	25	10	0	10	10
	800	DR	0	0	25	0	0	10	0
	801	DR	0	0	25	0	0	0	0
	802	DR	0	0	25	0	0	0	0
	806	DR	0	10	##	0	0	35	0
	808	DR	0	20	0	10	0	0	10
	809	DR	0	10	10	10	0	0	10
	811	DR	0	0	0	0	0	0	0
	815	DR	0	25	60	0	0	25	0
	816	DR	10	10	35	10	0	25	10

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
	817	DR	0	10	25	25	0	0	10
	819	DR	0	0	25	10	0	0	0
	821	DR	0	20	25	10	0	0	10
	822	DR	0	20	25	25	0	0	0
	823	DR	0	10	10	10	0	0	0
	825	DR	0	20	25	35	0	10	0
	826	DR	10	10	25	0	0	0	10
	827	DR	0	60	10	10	0	0	10
	828	DR	0	0	0	0	0	50	0
	829	DR	0	10	10	0	0	0	10
	830	DR	0	20	10	10	0	0	10
	832	DR	0	10	0	10	10	0	10
	834	DR	0	20	25	10	0	0	10
	835	DR	10	10	25	10	0	0	10
	836	DR	0	10	10	0	0	0	10
	841	DR	10	20	25	10	0	0	10
	842	DR	10	10	25	10	0	0	10
	843	DR	10	10	0	10	0	0	10
	844	DR	10	10	0	10	0	0	10
	846	DR	0	0	0	50	0	0	10
	848	DR	0	0	0	0	0	0	10
	852	DR	0	10	0	0	0	25	10
	853	DR	0	20	25	0	0	0	10
MH	854	DR	0	20	10	10	0	0	0
	855	DR	0	20	10	0	0	0	0
	860	DR	0	0	0	0	0	0	25
	871	DR	10	10	25	0	0	0	10
	872	DR	0	10	25	50	0	0	0
	873	DR	0	20	10	10	0	0	10
	888	DR	0	0	0	0	0	0	0
	893	DR	10	0	0	0	0	0	0
	894	DR	0	0	0	0	0	0	0
	895	DR	10	0	0	0	0	0	0
	897	DR	0	0	0	0	0	0	10
	898	DR	25	10	0	0	10	0	10
	901	DR	0	0	0	0	0	0	0
	905	DR	10	0	0	0	0	0	0
	906	DR	25	0	0	0	0	0	0
	907	DR	0	10	0	0	0	0	0
	908	DR	0	10	0	10	0	10	25
	917	DR	10	0	10	10	10	0	10
	920	DR	10	10	10	10	10	0	10
	921	DR	0	10	25	25	10	0	0
	924	DR	10	10	10	0	10	0	0
	925	DR	10	10	0	0	10	0	10
	926	DR	0	0	0	0	10	0	0
	932	DR	0	10	10	0	0	0	0

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
MH	935	DR	0	10	0	0	10	0	25
	937	DR	10	10	10	0	10	0	10
	941	DR	0	10	0	0	0	0	10
	944	DR	0	20	10	0	0	0	10
	945	DR	0	0	10	0	0	0	10
	946	DR	0	0	25	0	0	0	10
	950	DR	0	0	0	0	0	0	0
	951	DR	0	0	0	0	0	0	0
	952	DR	0	0	0	0	0	0	0

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
HA	150	B	0	0	10	0	0	0	0
	151	B	0	0	10	0	0	0	0
	152	B	0	0	0	0	0	0	0
	173	B	10	20	10	0	0	0	0
3F	243	B	0	10	10	10	0	50	10
	244	B	0	20	10	0	0	50	10
	245	B	0	10	10	0	0	35	0
	246	B	0	0	10	10	0	35	10
	249	B	0	0	10	0	0	10	10
	251	B	0	0	10	0	0	##	0
	252	B	0	20	10	10	0	50	10
	253	B	0	10	10	10	0	10	10
	254	B	0	20	0	0	0	10	10
	257	B	0	10	10	0	0	10	10
	260B	B	0	0	10	0	0	25	0
	260C	B	0	0	10	0	0	20	0
	260D	B	0	0	10	0	0	75	0
	260E	B	0	0	10	0	0	35	0
	300	B	0	60	0	0	0	10	0
	302	B	0	0	0	0	0	0	0
	303	B	0	0	0	0	0	25	0
	320	B	10	0	10	0	10	0	0
	321	B	0	0	10	0	0	10	0
TH	601	B	0	0	25	0	0	0	0
	602	B	0	0	0	0	0	10	0
	603	B	0	10	0	0	0	35	10
	604	B	0	10	50	0	0	25	10
	605	B	0	10	25	0	0	##	10
	607	B	0	10	25	0	0	25	10
	610	B	0	10	35	0	0	60	10
	611	B	0	10	35	0	0	10	10
	613	B	0	0	10	0	0	0	0
	620	B	0	0	20	0	0	25	0
	632	B	0	10	50	0	0	50	0
	636	B	0	0	50	0	0	50	0
	637	B	0	0	60	10	0	50	0
	642	B	10	10	25	0	0	50	0
MH	735	B	0	0	0	0	0	10	10
	736	B	0	0	50	0	0	25	0
	738	B	0	0	0	0	0	0	0
	740	B	0	0	0	0	0	10	0
	744	B	0	0	0	0	0	0	0
	745	B	0	0	0	0	0	50	10
	747	B	0	0	25	0	0	0	10
	749	B	0	10	35	0	0	60	0
	752	B	0	0	0	0	0	50	0
	756	B	10	0	0	0	0	0	10

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
MH	757	B	10	10	0	0	0	50	10
	761	B	0	10	0	0	0	50	0
	762	B	0	0	0	0	0	0	0
	769	B	0	0	0	0	0	50	0
	773	B	0	10	0	0	0	0	10
	774	B	0	0	0	0	0	0	10
	786	B	0	0	0	0	0	0	0
	787	B	0	0	0	0	0	0	0
	788	B	0	0	0	0	0	0	0
	789	B	0	0	0	0	0	50	0
	804	B	0	0	0	0	0	0	0
	858	B	10	0	0	0	0	0	10
	859	B	10	0	0	10	0	0	25
	862	B	0	0	0	0	0	20	0
	875	B	0	0	0	0	0	35	0
	883	B	0	0	0	0	0	0	0
	884	B	0	0	0	0	0	0	0
	885	B	0	0	0	0	0	25	0
	889	B	0	0	0	0	0	0	0
	890	B	0	0	0	0	0	0	0
	892	B	0	0	0	0	0	0	0
	903	B	0	0	0	0	0	20	0
	910	B	0	0	0	0	0	0	0
	911	B	10	10	0	0	0	0	0
	927	B	0	0	0	0	0	0	0
	931	B	0	0	0	0	0	0	0
	936	B	0	0	0	0	0	0	0
	938	B	0	0	10	0	0	10	0
	939	B	0	0	10	0	0	0	0
	940	B	0	0	0	0	0	10	0
	942	B	0	0	0	0	10	0	0
	947	B	0	0	10	0	0	0	0
	948	B	0	0	10	0	0	0	0
	949	B	0	10	25	0	0	50	0

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
HA	141	RM	0	30	10	10	0	10	10
	142	RM	0	10	25	10	0	0	10
	143	RM	0	70	50	10	0	0	10
	144	RM	10	0	10	0	0	0	10
	145	RM	0	20	25	0	0	0	10
	146	RM	0	0	10	0	0	0	25
	147	RM	0	35	25	20	0	0	10
	148	RM	0	0	0	0	0	0	0
	149	RM	0	0	0	0	0	0	0
	161	RM	10	10	50	0	0	0	10
	162	RM	0	10	10	0	0	10	10
	163	RM	0	30	10	10	0	0	10
	164	RM	0	20	0	0	0	0	10
	165	RM	0	20	10	20	0	0	10
	166	RM	0	10	25	0	0	10	10
	167	RM	0	0	10	0	0	0	10
	168	RM	0	10	10	0	0	10	10
	169	RM	0	0	10	0	0	0	10
	170	RM	10	20	10	10	10	0	25
	171	RM	0	0	0	0	0	0	0
	172	RM	0	10	10	0	10	0	10
	174	RM	0	10	10	0	0	10	0
	175	RM	0	10	10	10	0	0	10
	176	RM	0	10	10	0	10	10	10
	177	RM	0	0	10	10	0	0	10
	181	RM	0	10	10	20	0	10	10
	182	RM	0	10	10	0	0	0	25
	232	RM	10	0	10	10	0	0	25
	234	RM	10	30	50	0	0	10	10
3F	235	RM	10	10	10	0	0	0	10
	236A	RM	0	10	10	10	0	20	10
	236B	RM	0	10	10	10	10	10	0
	237	RM	0	10	10	0	10	0	10
	238A	RM	0	10	10	10	0	0	10
	238B	RM	0	10	25	0	10	0	10
	240	RM	0	25	50	10	10	0	0
	261	RM	0	10	10	0	0	0	10
	262	RM	25	10	0	0	25	0	10
	263	RM	25	10	0	0	25	0	10
	264	RM	25	10	0	0	10	0	10
	265	RM	0	0	0	0	0	0	0
	266	RM	25	0	10	0	10	0	0
	267	RM	25	0	10	0	0	10	0
	268	RM	25	0	25	0	10	0	10
	269	RM	25	0	25	0	0	50	0
	270	RM	10	10	20	20	0	10	0
	301	RM	0	20	35	0	0	0	10

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
3F	309	RM	25	10	0	10	0	0	0
	310	RM	25	0	0	0	10	0	0
	312	RM	0	0	25	0	0	25	0
	314	RM	25	0	10	0	10	10	0
	315	RM	10	0	10	0	10	0	10
	317	RM	0	10	25	0	0	50	10
	318	RM	25	0	10	10	25	10	10
	319	RM	10	10	35	0	10	10	10
	322	RM	0	0	0	0	10	0	0
	323	RM	0	0	25	0	0	0	0
	403	RM	10	10	0	10	25	0	10
	407	RM	10	0	0	0	10	0	10
	427	RM	10	0	0	0	0	0	10
	433	RM	25	10	10	0	10	0	10
	434	RM	0	10	10	0	0	0	10
	435	RM	0	10	10	0	0	0	10
	455	RM	0	20	10	10	0	0	0
	456	RM	0	10	0	0	0	0	0
	460	RM	0	35	0	10	0	0	0
	461	RM	0	25	0	0	0	0	10
	462	RM	0	60	0	0	0	0	0
	463	RM	0	25	0	0	0	0	0
	464	RM	25	35	0	10	0	0	0
	467	RM	25	50	0	10	0	0	0
	475	RM	10	20	10	20	0	0	10
	480	RM	0	0	25	25	0	0	0
TH	489	RM	0	10	10	0	25	0	25
	490	RM	0	20	25	10	10	10	10
	491	RM	0	10	10	10	25	35	10
	500	RM	10	10	10	10	25	0	10
	501	RM	10	0	10	20	10	0	25
	506	RM	0	0	25	10	10	0	25
	508	RM	0	60	25	10	0	0	25
	510	RM	0	35	10	20	10	10	10
	520	RM	25	20	10	0	0	0	25
	521	RM	10	0	10	0	0	0	10
	524	RM	0	10	25	25	0	0	0
	525	RM	0	25	25	10	0	0	10
	526	RM	10	10	25	10	10	0	25
	529	RM	0	10	25	10	10	0	10
	530	RM	25	10	25	10	25	0	10
	533	RM	25	10	10	0	10	0	10
	536	RM	10	20	10	10	10	0	10
	540	RM	10	10	25	0	10	0	10
	541	RM	0	10	10	20	10	0	10
	542	RM	25	10	10	25	0	0	10
	543	RM	25	10	10	35	0	0	10

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
TH	544	RM	25	10	10	25	0	0	10
	545	RM	10	10	10	25	0	0	10
	547	RM	10	10	10	25	0	0	10
	549	RM	10	10	10	10	10	0	25
	557	RM	0	10	25	20	0	0	10
	559	RM	10	10	10	10	0	0	10
	581	RM	0	10	0	35	0	0	0
	600	RM	0	20	50	0	0	0	10
	608	RM	0	0	0	0	0	0	0
	609	RM	0	0	0	0	0	0	0
	614	RM	0	10	50	0	0	0	0
	615	RM	0	0	50	0	0	0	0
	619	RM	0	10	25	10	0	10	0
	624	RM	0	10	10	10	0	0	10
	625	RM	0	20	10	0	0	0	0
	627	RM	0	20	10	0	0	10	10
	628	RM	0	20	10	0	0	0	0
	629	RM	0	10	10	10	0	0	10
	630	RM	0	10	25	10	0	0	0
	635	RM	0	30	25	10	0	0	0
	641	RM	0	10	25	10	0	0	0
	644	RM	0	10	25	0	0	0	10
	713	RM	0	10	10	0	0	0	10
	714	RM	0	0	25	10	0	0	10
	716	RM	0	25	25	10	0	10	25
	718	RM	0	10	10	0	0	10	10
	719	RM	0	10	10	10	0	20	10
	720	RM	0	10	10	0	0	0	10
	721	RM	0	0	10	0	0	10	25
MH	722	RM	0	10	25	0	0	0	25
	723	RM	0	10	35	0	0	0	10
	726	RM	0	10	10	10	0	25	10
	727	RM	0	10	0	0	10	35	10
	728	RM	0	10	10	0	0	10	10
	743	RM	0	0	0	0	0	10	10
	750	RM	0	0	25	10	0	10	10
	751	RM	0	0	25	0	0	0	10
	753	RM	0	10	35	0	0	10	0
	754	RM	0	10	20	0	0	0	0
	755	RM	0	20	35	0	0	25	10
	764	RM	10	0	10	10	0	0	10
	768	RM	0	0	20	0	0	10	10
	771	RM	0	10	10	0	0	0	0
	772	RM	0	0	10	0	0	0	10
	775	RM	0	10	35	0	0	20	0
	776	RM	0	10	35	0	0	50	0
	777	RM	0	0	25	0	0	20	10

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Thèse de Arnaud Bignon, Lille 1, 2011

Formation	Niveau	Environnement	AFBN	SSBN	SFHN	DA	AP	CB	SA
MH	780	RM	0	10	25	0	0	25	10
	785	RM	0	10	50	0	0	0	0
	803	RM	0	0	25	0	0	0	0
	807	RM	0	20	10	10	0	0	25
	810	RM	0	20	0	0	0	0	25
	820	RM	10	10	25	25	0	0	10
	824	RM	0	20	25	25	0	0	10
	856	RM	10	10	0	10	0	0	10
	857	RM	0	0	10	0	0	50	10
	868	RM	10	10	10	0	0	10	0
	870	RM	0	10	10	0	0	25	10
	877	RM	0	10	0	0	0	0	0
	878	RM	50	25	0	0	0	0	10
	899	RM	25	0	0	0	25	0	10
	900	RM	10	10	0	0	10	0	10
	902	RM	0	0	10	0	10	0	0
	909	RM	25	25	0	0	25	0	0
	914	RM	0	10	25	0	0	10	0
	918	RM	0	10	10	0	0	0	10
	919	RM	10	10	10	0	0	0	10

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr

Résumé L'étude des trilobites du Dévonien moyen et supérieur du Massif de l'Ardenne et du Boulonnais contribue de multiples façons à l'amélioration de notre compréhension de l'histoire de la Vie et de la Terre à cette époque. Leur biodiversité a été explorée à partir d'analyses statistiques multivariées, mettant en évidence une complexification de la structure de leurs communautés au cours du temps. En effet, dans un même contexte de plate-forme barrée, une seule association est présente dans l'ensemble des environnements du Givétien tandis que deux associations ont été identifiées au Frasnien, l'une restreinte aux constructions récifales et l'autre aux milieux périrécifaux. Une analyse des mégaguildes du Givétien souligne le caractère particulier des milieux récifaux par rapport à l'ensemble des environnements de la plateforme. La description du développement de trois espèces appartenant au genre Dechenella, via une analyse de morphométrie géométrique, a permis ensuite d'identifier une combinaison de plusieurs changements évolutifs de l'ontogenèse sur leur céphalon et pygidium. Ce travail souligne la complexité et le rôle important des modifications de l'ontogenèse dans la production de nouvelles morphologies. Enfin, l'étude phylogénétique des Asteropyginae nous permet de proposer une nouvelle vision de leur histoire évolutive : 1) traditionnellement divisée en deux clades, une évolution plus graduelle en un seul clade est ici privilégiée et 2) une nouvelle origine est suggérée à travers le genre Destombesina. A partir des résultats de cette analyse, les modèles de pygidiums et de céphalons, à la base de la systématique de ce groupe, ont également été redéfinis.

Abstract The study of trilobites of Middle and Upper Devonian from Ardenne Massif and Boulonnais contributes in multiple ways to the improvement of our understanding of the Life and Earth's history of this period. Their biodiversity has been explored from multivariate statistical analyses. A gradually organisation of the structure of their communities has been evidenced. Indeed, in the same reefal platform context, only one association is presented in whole Givetian environments, whereas two associations have been identified at the Frasnian, the one confined to reefal build-ups and the other to perireefal facies. An analysis of Givetian megaguilds underlines the particularity of reefal environments compared to the other ones of the platform. Developmental description of three Dechenella species, through a geometric morphometry analysis, allows us to identify several evolutionary changes of ontogeny on cephala and pygidia. This work illustrates the complexity and the importance of ontogenetic changes in new morphology production. Phylogenetic study of Asteropyginae allow us to propose a new vision of their evolutive history. Traditionally splitted in two separate clades, the cladistic analysis of this subfamily shows a more progressive evolution in one clade. Moreover, a new origin has been suggested through the genus Destombesina. From these results, pygidial and cephalic patterns, at the base of the systematic of this group, have been redefined.

© 2012 Tous droits réservés.

http://doc.univ-lille1.fr