

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Développement larvaire et juvénile de *Scaumenacia curta*
(Sarcopterygii : Dipnoi) du Dévonien supérieur de Miguasha,
Québec, Canada**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ISABELLE BÉCHARD

Jun 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

**Nathalie R. Le François, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski,
nle_francois@ville.montreal.qc.ca**

**Richard Cloutier, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski,
richard_cloutier@uqar.qc.ca**

**Philippe Janvier, examinateur externe, Muséum national d'Histoire naturelle de
Paris, UMR 5143 du CNRS, janvier@mnhn.fr**

Dépôt initial le 16 décembre 2010

Dépôt final le 29 juin 2011

REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier ma famille pour le support inconditionnel qu'ils m'ont apporté tout au long de mon retour aux études. Merci à Jean-Marc Phillion, mon conjoint et partenaire de vie, ma mère Madeleine Comtois et mon père Luc Béchard, qui sont toujours là pour moi et qui ont toujours cru en moi. Merci à ma grande copine Cyrena Riley pour son aide et son écoute mais surtout, pour son amitié sans pareille depuis de nombreuses années.

J'aimerais remercier mon directeur de recherche Richard Cloutier. Sans le cours de Chordés, je ne saurais toujours pas que Miguasha existe ! Merci d'avoir partagé ta passion tellement contagieuse pour les fossiles et de m'avoir confié un projet de recherche aussi «cool» ! Merci pour ta confiance, ta disponibilité et pour toute l'aide que tu m'as apportée.

Merci à toute la «gang» du musée de Miguasha et plus particulièrement à Johanne Kerr et Jason Willet qui ont vécu avec moi, l'excitation de toutes mes trouvailles super géniales ainsi que tous mes délires et hallucinations, durant ma prise de données sur la pouponnière. Merci également à Rémi Plourde qui a facilité ma prise de données en me permettant d'avoir ma famille avec moi.

Merci à Denise Machabée alias MamieÔtelesfautes qui a relevé le défi de taille que représentait la correction de ce mémoire. Merci à tous les membres du labo Cloutier et en particulier, les «Wonder women» Laurence et Cyrena. Un gros merci à Alain Caron qui m'a aidée dans mes analyses statistiques; je continue de croire que chaque étudiant des cycles supérieurs à l'UQAR devrait avoir un «petit Alain de poche» qui devient grandeur nature, prêt à répondre à nos questions, lorsque l'on souffle dessus !

Merci à M. Philippe Janvier et Mme Nathalie Le François d'avoir accepté de participer au comité de révision de ce mémoire.

En terminant, j'aimerais remercier tous les organismes subventionnaires qui ont contribué au succès de ce projet de recherche : la Chaire de recherche en paléontologie de biologie évolutive de l'UQAR, le CRSNG, BioNord, le Parc national de Miguasha, les Caisses populaires Desjardins du secteur Chaleur. Et bien sûr, je ne saurais oublier... mes parents (comme organisme subventionnaire)!

RÉSUMÉ

La paléontologie moderne porte un intérêt particulier aux séries ontogénétiques des espèces fossiles car elles permettent de documenter l'évolution du développement dans un contexte temporel. Cependant, il est rare que les premières périodes du développement (embryonnaire, larvaire et juvénile) soient connues pour une espèce fossile. Dans ce mémoire, l'ontogénie du dipneuste *Scaumenacia curta* du Dévonien supérieur de Miguasha (Québec, Canada) a été documentée à l'aide d'une série de tailles incluant entre autres, 151 spécimens provenant d'un assemblage ichthyologique pouvant être interprété comme une pouponnière fossile. Les objectifs de cette étude sont : (1) de documenter la croissance de *S. curta* en terme de taille et de forme, (2) d'établir les patrons d'ossification des éléments postcrâniens et (3) à l'aide des modules développementaux, de discuter les différentes hypothèses évolutives ayant conduit à la morphologie des dipneustes actuels.

La croissance en terme de taille et de forme de *S. curta* se caractérise par de l'allométrie au niveau de (1) la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion de la première nageoire dorsale, (2) la longueur de l'insertion de la première nageoire dorsale, (3) la distance interdorsale et (4) la distance entre l'insertion de la nageoire anale et l'insertion ventrale de la nageoire caudale. L'ossification des éléments s'effectue selon un patron (1) antéro-postérieur pour les supraneuraux, les côtes, les épines hémales, les radiaux ventraux et les radiaux distaux de la nageoire anale, (2) postéro-antérieur pour les épines neurales antérieures et les radiaux proximaux de la nageoire anale, (3) bidirectionnel pour les épines neurales postérieures et les radiaux dorsaux et (4) proximo-distal pour les éléments de soutien de la deuxième nageoire dorsale et de la nageoire anale. L'ossification du squelette postcrânien suit un modèle saltatoire du développement. La présence des modules développementaux préétablis pour les nageoires médianes des actinoptérygiens n'est pas soutenue malgré la présence d'une forte intégration morphologique pour certains caractères. La présence de trois spécimens larvaires soutient la pédomorphose des dipneustes actuels et l'abandon de la métamorphose au cours du Dévonien. *Scaumenacia curta* devient le seul dipneuste fossile dont l'ontogénie est connue pour les périodes larvaire, juvénile et adulte.

Mots clés : dipneuste, *Scaumenacia curta*, ontogénie, ossification, larve, juvénile, croissance, allométrie, pédomorphose

ABSTRACT

Modern paleontology demonstrates a special interest in ontogenetic series of fossil species because they allow the documentation of the evolution of development in a temporal context. However, the first periods of development (embryonic, larval, juvenile) are rarely known in fossil species. In this study, the ontogeny of the lungfish *Scaumenacia curta* of the Upper Devonian of Miguasha (Québec, Canada) has been documented using a size series including 151 specimens taken from a fish assemblage that could be interpreted as a fossilized nursery. The objectives of this study are: (1) to document the growth of *S. curta* in terms of size and shape, (2) to establish the ossification patterns of postcranial elements and (3) to discuss the different evolutionary hypotheses leading to the morphology observed in extant lungfish species with the help of developmental modules.

Growth in terms of size and shape of *S. curta* is characterized by the presence of allometry at the level of (1) the distance between the posterior margin of the operculum and the point of insertion of the first dorsal fin, (2) the length of the insertion of the first dorsal fin, (3) the interdorsal distance and (4) the distance between the insertion of the anal fin and the ventral insertion of the caudal fin. The ossification follows specific patterns: (1) antero-posterior for the supraneurals, the ribs, the hemal spines, the ventral radials and the distal radials of the anal fin, (2) postero-anterior for the anterior neural spines and proximal radials of the anal fin, (3) bidirectional for the posterior neural spines and dorsal radials and (4) proximo-distal for the supporting elements of the second dorsal fin and the anal fin. The ossification of the postcranial skeleton follows a saltatory model of development. The presence of developmental modules is not supported in spite of strong morphological integration for certain characters. The presence of three larval specimens supports paedomorphosis of extant lungfish and the loss of metamorphosis during the Devonian. *Scaumenacia curta* becomes the only fossil lungfish whose ontogeny is known for the larval, juvenile and adult periods.

Keywords: lungfish, *Scaumenacia curta*, ontogeny, ossification, larvae, juvenile, growth, allometry, paedomorphosis

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT	xi
TABLE DES MATIERES	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET JUVÉNILE DE SCAUMENACIA CURTA (SARCOPTERYGII : DIPNOI) DU DÉVONIEN SUPÉRIEUR DE MIGUASHA, QUÉBEC, CANADA	3
1.1 RÉSUMÉ	3
1.2 INTRODUCTION.....	4
1.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES	8
1.3.1 Morphométrie.....	9
1.3.2 Ossification.....	12
1.4 RÉSULTATS	14
1.4.1 Morphométrie.....	14
1.4.2 Ossification.....	17
1.4.3 Courbe de maturité osseuse.....	19
1.4.4 Intégration et modularité	20
1.5 DISCUSSION.....	21
1.5.1 Périodes larvaire, juvénile, adulte et sénescence.....	21

1.5.2 Les séquences d'ossification	23
1.5.3 Les modules développementaux.....	27
1.5.4 Simplification du patron des nageoires et pedomorphose	31
1.5.5 L'ontogénie saltatoire	32
1.6 CONCLUSION	33
1.7 RÉFÉRENCES.....	35
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	59

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1.** Matrice des coefficients de corrélation de Pearson de *Scaumenacia curta* pour sept variables morphométriques mesurées chez les spécimens de référence (au-dessus de la diagonale) et pour les spécimens de la pouponnière (en dessous de la diagonale), *n* et *p* entre parenthèses. 55
- Tableau 2.** Patrons d'ossification des éléments du squelette postcrânien de *Scaumenacia curta*, de *Lepidosiren paradoxa* (Arratia *et al.*, 2001), de *Neoceratodus forsteri* (patron de chondrification tiré de Johanson *et al.*, 2009) et d'*Eusthenopteron foordi* (Côte *et al.*, 2002; Leblanc, 2005; Charest et Cloutier, 2009; Cloutier, 2010)..... 56

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Mesures morphométriques de *Scaumenacia curta* : (LOp) la longueur de l'opercule, (Op-SD1) la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion antérieur de la première nageoire dorsale, (LD1) la longueur de l'insertion de la première nageoire dorsale, (D1D2) la distance interdorsale, soit la distance entre la marge postérieure de la première nageoire dorsale et le point d'insertion antérieur de la deuxième nageoire dorsale, (LD2) la longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale, (An-Cau) la distance entre l'insertion antérieure de la nageoire anale et l'insertion ventrale de la nageoire caudale. Mesure de référence : (Op-SD2) la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion antérieur de la deuxième nageoire dorsale..... 43
- Figure 2.** Spécimen de *Scaumenacia curta*, MHNM 04-1379a (30,79 mm LT_{est.}). Le noir de la silhouette représente les régions manquantes sur le spécimen fossile..... 44
- Figure 3.** Spécimens larvaire et juvéniles de *Scaumenacia curta* : A-B) MHNM 04-1293P13r#13 et sa contrepartie C-D) MHNM 04-1293P15r#13 (11,66 mm LT), E-F) MHNM 04-1293P9r#3 (20,83 mm LT_{est.}), G-H) MHNM 04-1289 (31,13 mm LT_{est.}), I-J) MHNM 04-1288 (31,91 mm LT_{est.}), K-L) MHNM 04-1291b (39,16 mm LT_{est.}) et M-N) MHNM 04-1293P18r#1 (46,66 mm LT_{est.}) [(Anc) anocleithrum, (B-C-E-Z) os B-C-E-Z, (Cl) cleithrum, (Cla) clavicule, (d. Ran) radiaux distaux de la nageoire anale, (Dt) dentaire, (Ept) entoptérygoïde, (Ept. tp) plaque dentaire entoptérygoïdienne, (Gu) plaque gulaire, (hs) épines hémales, (iha) infrahémal, (ns) épines neurales, (Op) opercule, (Pa) pariétal, (Pp) postpariétal, (p. Ran) radiaux proximaux de la nageoire anale, (Pra. tp) plaque dentaire du préarticulaire, (Ps) parasphénoïde, (ri) côtes, (Rn) repli natatoire, (SOp) sous-opercule, (su) supraneuraux, (Sv) sac vitellin, (Vo) vomer, (vra) radiaux ventraux], échelle = 3 mm. 46

- Figure 4.** Régression linéaire de la longueur totale en fonction de la distance Op-SD2 des spécimens de référence de *Scaumenacia curta*.....47
- Figure 5.** Histogramme de distribution de la taille et statistiques descriptives de *Scaumenacia curta* pour les spécimens de la pouponnière, les spécimens de référence et pour l'ensemble des spécimens regroupés. La distribution de fréquence est représentée selon la mesure de référence logOp-SD2.48
- Figure 6.** Graphiques et résultats des ACP pour les spécimens de *Scaumenacia curta* provenant de la pouponnière (A), pour les spécimens de référence (B) et pour l'ensemble des spécimens (C). Graphiques des deux premiers axes et matrices des cosinus directeurs, des valeurs propres et de la fraction de la variance expliquée pour les deux premiers et le sixième axe.49
- Figure 7.** Coefficients d'allométrie multidimensionnelle (●) et intervalles de confiance à 97,5% pour A) les spécimens de la pouponnière (ACP1), B) les spécimens de référence (ACP2) et C) l'ensemble des spécimens de *Scaumenacia curta* (ACP3).....50
- Figure 8.** A) Séquences d'ossification des éléments du squelette postcrânien de *Scaumenacia curta* : (ns) épines neurales, (su) supraneuraux, (dra) radiaux dorsaux, (ri) côtes, (hs) épines hémiales, (vra) radiaux ventraux, (iha) Infracrânien, (p. Ran) radiaux proximaux de la nageoire anale et (d. Ran) radiaux distaux de la nageoire anale. Les flèches sur le spécimen indiquent le sens de l'ossification. B) Histogramme représentant la taille (Op-Sd2) à partir de laquelle chaque élément du squelette postcrânien s'ossifie (modifié de Cloutier, 1996).....51
- Figure 9.** Régressions linéaires du nombre de lépidotriches (Nbr. Lp.) de chacune des nageoires médianes de *Scaumenacia curta* en fonction de leurs mesures morphométriques associées. Ellipse d'équiprobabilité à 95% et moyenne (●).....52
- Figure 10.** Courbe de maturité représentant le nombre d'éléments postcrâniens ossifiés par rapport à la longueur totale estimée des spécimens de *Scaumenacia curta* provenant de

la pouponnière. La zone dégradée de gris représente un intervalle de taille dans lequel aucun spécimen n'a été répertorié jusqu'à ce jour, sur la pouponnière. $n = 23$ 53

Figure 11. Nombre de coefficient de corrélation de Pearson supérieur à 0,8 pour chacune des mesures morphométriques chez les spécimens de *Scaumenacia curta* A) de la pouponnière et B) des spécimens de référence (modifié de Cloutier *et al.*, 2009). 54

LISTE DES ABRÉVIATIONS

ACP	analyse en composantes principales
AMNH	American Museum of Natural History à New York
An-Cau	distance entre l'insertion antérieure de la nageoire anale et l'insertion ventrale de la nageoire caudale
Anc	anocleithrum
B, C, E, Z	os B, os C, os E, os Z
Cl	cleithrum
Cla	clavicule
CMN	Canadian Museum of Nature à Ottawa
d. Ran	radiaux distaux de la nageoire anale
D1D2	distance interdorsale : la distance entre la marge postérieure de la première nageoire dorsale et le point d'insertion antérieur de la deuxième nageoire dorsale
dra	radiaux dorsaux
Dt	dentaire
Ept	entoptérygoïde
Ept. tp	plaque dentaire entoptérygoïdienne

FMNH	Field Museum of Natural History à Chicago
Gu	plaque gulaire
hs	épines hémales
iha	infrahémal
LD1	longueur de l'insertion de la première nageoire dorsale
LD2	longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale
log	\log_{10}
LOp	longueur de l'opercule
LT _{est}	longueur totale estimée
LT	longueur totale
MHNM	Musée d'Histoire naturelle de Miguasha
Nbr. Lp.	nombre de lépidotriches
ns	épines neurales
Op	opercule
Op-An	distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion antérieur de la nageoire anale
Op-Cau	distance entre la marge postérieure de l'opercule et l'insertion ventrale de la nageoire caudale
Op-SD1	distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion antérieur de la première nageoire dorsale

Op-SD2	distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion antérieur de la deuxième nageoire dorsale
p. Ran	radiaux proximaux de la nageoire anale
Pa	pariétal
Pp	postpariétal
Pra. tp	plaque dentaire du préarticulaire
Ps	parasphénoïde
ri	côtes
RM	Redpath Museum de l'Université McGill à Montréal
Rn	repli natatoire
SOp	sous-opercule
su	supraneuraux
Sv	sac vitellin
ULQ	Université Laval à Québec
UQAM	Université du Québec à Montréal
Vo	vomer
vra	radiaux ventraux

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Malgré leur état statique, incomplet ou leur mauvais état de conservation et bien au-delà de la fascination que les organismes fossiles procurent au grand public dans les musées à travers le monde, les fossiles sont de précieux indices pour reconstituer les patrons d'évolution qui ont façonné les organismes vivants de nos jours (Sánchez-Villagra, 2010). En suivant les changements de forme de ces organismes au cours des temps géologiques, ceux-ci montrent l'apparition ou la disparition de certains caractères, organes ou encore tout simplement certaines particularités au cours de l'histoire évolutive d'une même lignée d'organismes.

Cependant, les changements évolutifs ne s'effectuent pas par la transformation directe d'une forme adulte ancestrale en une nouvelle forme adulte descendante (Raff, 2000). Les changements évolutifs se produisent plutôt au cours du développement des organismes et répartis sur plusieurs générations (Raff, 2000). Ainsi les formes adultes fossiles et vivantes ne renseignent que sur l'aboutissement de tout un processus impliquant des changements au cours de l'ontogénie et à travers les temps géologiques.

Heureusement, le registre fossile des vertébrés ne compte pas seulement des formes adultes. Certains organismes fossiles sont connus à l'état juvénile, larvaire et parfois même, embryonnaire (Cloutier *et al.*, 2009; Cloutier 2010; Delfino et Sánchez-Villagra, 2010; Fröbisch *et al.*, 2010; Sánchez-Villagra, 2010). Cependant les spécimens représentant ces premières périodes du développement sont beaucoup plus rares car la fragilité des organismes durant ces périodes de vie ainsi que le faible nombre d'éléments complètement ossifiés ne favorise pas la fossilisation. Par contre, pour les espèces dont ces spécimens sont disponibles, ceux-ci offrent la possibilité d'étudier les patrons de leur développement par la réalisation d'une série ontogénétique fossile (Cloutier, 2010).

Les dipneustes font partie de ces organismes dont l'histoire évolutive reste incomplète sans la contribution des ontogénies fossiles (Bemis, 1984). Possédant un registre fossile parmi les plus complets à travers les temps géologiques (Cloutier, 2010), les différents spécimens adultes de dipneustes fossiles montrent une diminution du nombre de nageoires médianes au cours de l'évolution (Dollo, 1895; Bemis, 1984; Long, 1995; Johanson *et al.*, 2009; Cloutier, 2010). Au Dévonien, les dipneustes basaux possédaient deux nageoires dorsales étroites, une nageoire caudale hétérocerque et une nageoire anale étroite. À la fin du Dévonien, ce patron s'est simplifié à une seule grande nageoire dorsale fusionnée à la nageoire caudale. Au Carbonifère, la nageoire anale s'est fusionnée à la nageoire caudale formant ainsi une seule nageoire médiane, le patron final que l'on observe chez les six espèces vivantes de dipneustes. Cette nageoire unique semblable au repli natatoire larvaire est à l'origine de l'hypothèse de la pédomorphose chez les dipneustes actuels qui s'expliquerait par l'abandon de la métamorphose larvaire au cours du Dévonien (Bemis, 1984; Joss, 1998). Afin de pouvoir résoudre cette hypothèse, il faut connaître l'ontogénie des dipneustes fossiles.

Le dipneuste *Scaumenacia curta* du Dévonien supérieur de Miguasha (Québec, Canada) est une des rares espèces dont l'inventaire de spécimens fossiles permet une étude détaillée de son développement. Grâce à sa grande abondance (plus de 3000 spécimens), à son large inventaire de tailles (11,66 à 650 mm de longueur totale) et à son excellent état de conservation, quatre (larvaire, juvénile, adulte et sénescence) des cinq périodes de son développement sont connues. La série de croissance présentée dans ce mémoire est la série ontogénétique fossile la plus complète jusqu'à présent, pour un dipneuste fossile. Le développement de *S. curta* offre donc une incursion dans le développement d'une espèce pouvant fournir plusieurs éléments de réponse à l'histoire évolutive des dipneustes.

*DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET JUVÉNILE DE SCAUMENACIA CURTA
(SARCOPTERYGII : DIPNOI) DU DÉVONIEN SUPÉRIEUR DE MIGUASHA,
QUÉBEC, CANADA*

Isabelle Béchard^{a,*} et Richard Cloutier^a

^aChaire de recherche en paléontologie et biologie évolutive, Université du Québec à
Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada

*Auteure de correspondance (isabelle.bechard@uqar.qc.ca)

1.1 RÉSUMÉ

L'ontogénie du dipneuste *Scaumenacia curta* du Dévonien supérieur de Miguasha (Québec, Canada) a été documentée à l'aide d'une série de tailles incluant 151 spécimens (entre 11,66 et 99,38 mm de longueur totale) provenant d'un assemblage ichthyologique pouvant être interprété comme une pouponnière fossile. Comparé à un deuxième échantillon principalement composé de spécimens adultes, la croissance en terme de taille et de forme de *S. curta* se caractérise par de l'allométrie au niveau de (1) la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion de la première nageoire dorsale, (2) la longueur de l'insertion de la première nageoire dorsale, (3) la distance interdorsale et (4) la distance entre l'insertion de la nageoire anale et l'insertion ventrale de la nageoire caudale. L'ossification des éléments s'effectue selon un patron (1) antéro-postérieur pour les supraneuraux, les côtes, les épines hémales, les radiaux ventraux et les radiaux distaux de la nageoire anale, (2) postéro-antérieur pour les épines neurales antérieures et les radiaux proximaux de la nageoire anale, (3) bidirectionnel pour les épines neurales postérieures et les radiaux dorsaux et (4) proximo-distal pour les éléments de soutien de la deuxième nageoire dorsale et de la nageoire anale. L'ossification du squelette postcrânien suit un modèle saltatoire du développement. La présence des modules développementaux des nageoires médianes définis chez les actinoptérygiens n'est pas soutenue malgré la présence d'une forte intégration morphologique pour certains caractères. La présence de trois spécimens larvaires soutient la pedomorphose des dipneustes actuels et l'abandon de la métamorphose au cours du Dévonien.

1.2 INTRODUCTION

Depuis l'essor de la biologie évolutive du développement, la paléontologie moderne porte un intérêt particulier aux séries ontogénétiques des taxons fossiles car elles permettent de documenter l'évolution du développement dans un contexte temporel (Raff, 2000; Cloutier, 2010; Delfino et Sánchez-Villagra, 2010; Fröbisch *et al.*, 2010; Sánchez-Villagra, 2010). Toutefois, l'établissement d'une série ontogénétique avec des spécimens fossiles doit répondre à certains critères. Pour une espèce donnée, les spécimens doivent provenir d'une même localité géographique et idéalement, du même horizon stratigraphique afin de s'assurer qu'il s'agit d'une même population ou, du moins, d'une même espèce (Schultze, 1984). De plus, comme les séries ontogénétiques fossiles doivent être interprétées à partir de séries de tailles, il est donc impératif de posséder pour une même espèce, une grande quantité de fossiles bien conservés ainsi qu'un inventaire de tailles variées pouvant représenter idéalement toutes les périodes du développement (Schultze, 1984; Cloutier, 2010). Une série de conditions somme toute relativement rares et exceptionnelles.

Selon Cloutier (2010, fig. 2), de tous les vertébrés, les dipneustes possèdent le registre des ontogénies fossiles le plus complet en terme de représentativité temporelle depuis le Dévonien. Parmi les quelques 280 espèces de dipneustes fossiles (Cloutier et Ahlberg, 1996), le dipneuste *Scaumenacia curta* du Dévonien supérieur de la Formation d'Escuminac (Miguasha, Québec, Canada) est une espèce abondante, avec plus de 3000 spécimens de tailles variées (11,66 à 650 mm de longueur totale) (nombre et taille des spécimens mis à jour à partir de Cloutier *et al.*, 2009). La morphologie de *S. curta* est relativement bien connue, incluant certaines caractéristiques de son ontogénie (Béchar et Cloutier, 2008; Cloutier, 1996, 1997, 2010; Cloutier *et al.*, 2009). L'étendue de tailles, la quantité de spécimens et l'état de conservation des fossiles suggèrent que plusieurs périodes du développement pourraient être connues chez *S. curta* et, non seulement à partir d'éléments osseux désarticulés, mais bien à partir de spécimens complets articulés. Cependant, aucune série ontogénétique complète du corps (morphologie et squelette

postcrâniens) n'a été élaborée jusqu'à maintenant. La découverte récente d'un horizon hautement fossilifère de la Formation d'Escuminac, riche en spécimens de petite taille, vient d'accroître de plusieurs milliers de spécimens, vraisemblablement larvaires et juvéniles, l'inventaire des spécimens de *S. curta*. Cependant, l'attribution de ces petits spécimens à une période du développement demeure problématique (Cloutier *et al.*, 2009; Cloutier, 2010).

Chez les poissons récents et fossiles, l'ontogénie se divise en cinq périodes au cours du développement : embryonnaire, larvaire, juvénile, adulte et sénescence (Balon, 1981, 1999, 2004). Tel que mentionné par Cloutier (2010), les séries de tailles les plus complètes réalisées jusqu'à ce jour pour des poissons fossiles comptent habituellement une et plus rarement deux périodes du développement. Effectivement, les périodes embryonnaire, larvaire et juvénile sont rarement conservées à l'état fossile entre autres, à cause de la fragilité des structures anatomiques des individus.

La période embryonnaire qui se termine habituellement par l'éclosion ou encore par le début de l'alimentation exogène, est très peu connue à l'état fossile (Urho, 2002; Cloutier *et al.*, 2009; Cloutier, 2010). Aucun spécimen embryonnaire n'est d'ailleurs connu chez les dipneustes fossiles. Bien que la période larvaire soit difficilement définissable selon des caractères morphologiques exclusifs, il est généralement admis qu'elle se caractérise par la présence de structures corporelles temporaires tels que le sac vitellin et le repli natatoire ainsi que par l'absence des écailles dermiques et la différenciation incomplète des rayons des nageoires (Urho, 2002; Cloutier *et al.*, 2009; Cloutier, 2010). Indépendamment du groupe taxonomique, peu de larves fossiles ont été identifiées à ce jour (Cloutier, 2010). Aucune larve de dipneuste n'a été identifiée de manière non-ambiguë [le statut de *Palaeospondylus gunni* du Dévonien d'Écosse étant largement contesté (Thomson, 1992, 2004; Thomson *et al.*, 2003; Joss et Johanson, 2007; Newman et den Blaauwen, 2008;

Cloutier, 2010; Johanson *et al.* 2010) de même que le statut d'*Esconichthys apopyris* du Carbonifère de l'Illinois (États-Unis) (Bardack, 1974; Cloutier, 2010)].

Selon Balon (1999), la période juvénile se caractérise par la dégénérescence ou la disparition des structures larvaires temporaires et la formation des structures adultes permanentes (organes et appendices). Durant la période juvénile, le patron des écailles peut être incomplet et l'ossification du squelette est en cours (Balon, 1999). Outre l'accroissement de la taille, cette période de transition est souvent caractérisée par une croissance allométrique (Balon, 1999, 2004). Parmi le registre fossile des dipneustes, des spécimens incomplets et des fragments de spécimens interprétés comme juvéniles sont connus pour plusieurs espèces (Ahlberg *et al.*, 2006; Arratia *et al.*, 2001; Campbell et Smith, 1987; Campbell *et al.*, 2000; Cloutier *et al.*, 2009; Kemp, 1994, 1998, 2000; Krupina, 1992; Krupina *et al.*, 2001; Lund, 1973; Newman et den Blaauwen, 2008; Schultze, 1994; Smith et Krupina, 2001; Smith *et al.*, 2002; Reisz et Smith, 2001). Cependant, leur faible abondance rend l'élaboration d'une série de tailles relativement complète difficile, voire parfois même impossible (Cloutier, 2010). Généralement, les plus petits représentants d'une espèce sont attribués par défaut à la période juvénile sans démonstration non équivoque.

À l'aide des changements ontogénétiques de taille et de forme et des séquences d'ossification, les séries de tailles fossiles peuvent également permettre l'étude des modules phénotypiques du développement (Mabee *et al.*, 2002; Charest et Cloutier 2008; Cloutier, 2010). Selon Mabee *et al.* (2002), le développement des nageoires médianes [dorsale(s) et anale] des poissons actinoptérygiens actuels suggèrent un développement modulaire expliquant les similitudes dans le positionnement des nageoires ainsi que dans la mise en place (chondrification et ossification) des structures de soutien entre les nageoires et au sein d'une même nageoire. À part les actinoptérygiens actuels, la présence ou non d'un développement modulaire n'a été suggéré que chez de rares formes fossiles (Cloutier,

2010). Ainsi, la présence ou non des modules phénotypiques du développement dans l'histoire évolutive d'un groupe peut permettre la compréhension d'évènements évolutifs telle que la simplification du patron des nageoires médianes chez les dipneustes.

Les changements évolutifs du patron des nageoires chez les dipneustes est un modèle bien connu (Dollo, 1895; Bemis, 1984; Long, 1995; Johanson *et al.*, 2009; Cloutier, 2010). Au cours de leur évolution, les dipneustes présentent un patron de simplification des nageoires médianes (Dollo, 1895; Bemis, 1984; Long, 1995; Cloutier, 2010). Au Dévonien, les dipneustes basaux possédaient un patron plésiomorphe pour les ostéichthyens basaux soit : deux nageoires dorsales étroites, une nageoire caudale hétérocerque et une nageoire anale étroite. Dès la fin du Dévonien, ce patron s'est simplifié à une seule grande nageoire dorsale fusionnée à la nageoire caudale. Au Carbonifère, la nageoire anale s'est fusionnée pour former une seule nageoire médiane, le patron final que l'on observe chez les six espèces vivantes de dipneustes. La présence de cette nageoire unique semblable au repli natatoire larvaire est à l'origine de l'hypothèse de la pédomorphose chez les dipneustes actuels (Joss, 1998; Bemis, 1984). L'état pédomorphe des dipneustes actuels serait expliqué par l'abandon de la métamorphose larvaire au cours du Dévonien. Selon Bemis (1984), la seule explication valable, afin de résoudre cette hypothèse, se trouve dans l'ontogénie d'une espèce fossile au développement indirect, passant par une période larvaire pourvue d'un repli natatoire. Le matériel immature de *S. curta* offre une opportunité exceptionnelle d'étudier cette transition évolutive dans une perspective développementale.

Les nouveaux spécimens de *S. curta* serviront à établir une série de tailles pour cette espèce fossile afin de répondre à trois objectifs principaux : (1) quantifier la croissance de *S. curta* en termes de taille et de forme, (2) décrire les séquences d'ossification du squelette postcrânien et (3) à l'aide des modules développementaux, discuter des différentes hypothèses évolutives ayant conduit à la morphologie des dipneustes actuels.

1.3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

Tous les spécimens du dipneuste *Scaumenacia curta* proviennent de la Formation d'Escuminac (Dévonien supérieur de Miguasha, Québec, Canada) et sont considérés comme provenant d'une même population statistique (Cloutier, 1997). Des spécimens de *S. curta* ont été retrouvés de la base au sommet de la Formation d'Escuminac (Cloutier *et al.*, 1996).

Une lentille située au niveau du lit 366 de la Formation d'Escuminac dans le secteur 32 [voir Parent et Cloutier (1996) et Cloutier *et al.* (1996) pour ce qui à trait aux lits et secteurs] a livré plusieurs centaines de petits spécimens de *S. curta*. Le lit 366 repose sur un «bone bed» à placoderme *Bothriolepis canadensis* (lit 365) qui se termine avec une couche de 1 cm de shale. La base du lit 366 (10-20 cm) est formée d'un shale silteux. Une surface d'érosion sépare ce niveau basal d'une couche de 30 cm composée d'un conglomérat gradant en grès très fin (S. Desbiens 2006, communication personnelle). La lentille a été échantillonnée sur une largeur d'environ 3 m à l'été 2006. La lentille s'amincit vers l'ouest et des fragments, provenant du même lit et ayant été retrouvés plus à l'est du secteur de fouille, laissent croire que la lentille pourrait s'étendre sur plusieurs mètres (J. Willet 2010, communication personnelle).

Cette lentille est interprétée comme une pouponnière ou un habitat effectif à juvéniles, puisqu'elle renferme des spécimens qui sont majoritairement de petite taille et pouvant être interprétés comme des spécimens juvéniles voire même larvaires (Beck *et al.*, 2001; Dahlgren *et al.*, 2006). De plus, on retrouve dans la pouponnière, sept des 20 espèces composant l'ichthyofaune de la Formation d'Escuminac (I. Béchar, R. Cloutier et J. Kerr, observations personnelles). Outre le dipneuste *Scaumenacia curta* qui est l'espèce la plus abondante, on y retrouve également l'ostéolépiforme *Eusthenopteron foordi*, le placoderme *Bothriolepis canadensis*, le dipneuste *Fleurantia denticulata*, l'ostéostracé *Escuminaspis laticeps*, un porolépiforme indet. ainsi qu'un aiguillon d'acanthodien indet. Un spécimen de

petite taille (~ 6 mm) du millipède *Zanclodesmus willetti* à également été découvert (I. Béchard et R. Cloutier, observations personnelles). Des débris de plantes et des fragments de chitine d'arthropodes sont également abondants.

Plus de 650 petits spécimens de *S. curta* ont été répertoriés dans la pouponnière. Les données de *S. curta* proviennent de deux bases de données distinctes : (1) 151 spécimens de petite taille (entre 11,66 mm et 99,38 mm de longueur totale estimée) provenant exclusivement du site de la pouponnière [collection du Musée d'Histoire naturelle de Miguasha (MHNM)], et (2) 116 spécimens de tailles variées (entre 34,16 mm et 450 mm de longueur totale mesurée) provenant d'un échantillonnage à plus grande échelle (données assemblées par R. Cloutier) et appartenant à plusieurs collections [MHNM, American Museum of Natural History à New York (AMNH), Université Laval à Québec (ULQ), Field Museum of Natural History à Chicago (FMNH), Canadian Museum of Nature à Ottawa (CMN), Redpath Museum de l'Université McGill à Montréal (RM) et Université du Québec à Montréal (UQAM)]. Afin de distinguer les deux bases de données, les petits spécimens seront les spécimens de la pouponnière et les autres spécimens seront les spécimens de référence.

1.3.1 Morphométrie

Les mesures morphométriques des spécimens de la pouponnière ont été récoltées à l'aide de points de référence dessinés à la chambre claire (binoculaire Leica MZ 9.5) et mesurées à l'aide d'un vernier (précision de 0,01 mm). Les spécimens de référence ont été mesurés à même les spécimens à l'aide d'un vernier (précision de 0,01 mm).

Chez la majorité des spécimens de *S. curta*, la mesure de la longueur totale (LT) ou de la longueur standard n'est pas possible car la partie antérieure du toit crânien n'est pas conservée et/ou la partie terminale de la nageoire caudale est manquante. Puisqu'il est difficile d'avoir une mesure de longueur totale précise avec *S. curta*, une variable de référence sera utilisée dans tout l'article afin de caractériser la longueur des spécimens. La variable de référence est la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion antérieur de la deuxième nageoire dorsale (Op-SD2) (fig. 1) et représente la mesure morphométrique disponible pour le plus grand nombre de spécimens échantillonnés ($n = 184$). Pour donner une idée de la taille des spécimens, une régression linéaire simple a été effectuée dans le but d'estimer la longueur totale (LT_{est}) des spécimens de la pouponnière à partir de cette variable de référence. La régression a été réalisée sur les données non transformées des spécimens de référence.

Des histogrammes de fréquences ont été réalisés dans le but d'explorer l'ensemble des données. La normalité des distributions propre à chaque groupe a été vérifiée à l'aide du test de Shapiro-Wilk. Un test de t pour échantillons indépendants a été réalisé afin de comparer les moyennes. La multimodalité a été testée à l'aide du test proposé par Du (2002).

La variation morphométrique a été explorée à l'aide de trois analyses en composantes principales (ACP). Seuls les spécimens possédant toutes les mesures requises ont été retenus pour ces analyses. La première analyse (ACP1) regroupe 20 spécimens de la pouponnière, la deuxième analyse (ACP2) regroupe 44 spécimens de référence et la troisième analyse (ACP3) regroupe l'ensemble des spécimens inclus dans l'ACP1 et l'ACP2 ($n = 64$). Les analyses ont été effectuées sur une matrice de covariance utilisant six variables morphométriques (fig. 1). Les variables ont été choisies afin de pouvoir décrire le positionnement ainsi que les proportions des quatre nageoires médianes (deux dorsales,

anale et caudale) tout en minimisant la redondance mathématique. Afin de rendre les distributions le plus près de la normalité, les données ont été transformées en \log_{10} (l'expression log désigne \log_{10}) à l'exception de la variable D1D2 (la distance interdorsale) dont les données ont été transformées selon la formule $\log(x + 1)$ afin d'éliminer les valeurs négatives. La normalité de chacune des variables a été testée à l'aide du test de Shapiro-Wilk et la multinormalité a été testée à l'aide du test proposé par Szekely et Rizzo (2005). Bien que la majorité des variables ne soit pas distribuée normalement, la multinormalité est acceptée ($p < 0,05$) pour les trois analyses. Les résultats seront utilisés en prenant en considération les recommandations de Jolicoeur (1998) concernant le non-respect de la normalité.

Le choix des axes a été réalisé à l'aide de la méthode du «scree plot» en retenant le nombre d'axes définis par le point d'inflexion. Les deux premiers axes seront donc présentés ainsi que le dernier axe puisque celui-ci représente la plus faible source de variation et donc les relations les plus stables. Tel que mentionné par Jolicoeur (1963, 1998) et Cloutier (1997), en analyse de morphométrie, il est généralement admis que le premier axe d'une ACP représente les changements de taille et de forme liés à la taille tandis que le deuxième axe ainsi que les suivants expliquent les changements de forme. Des coefficients d'allométrie multidimensionnelle ainsi que leurs intervalles de confiance ont également été calculés pour le premier axe de chacune des ACP (Kowalewski *et al.*, 1997).

L'intégration des modules développementaux sera évaluée à l'aide des coefficients de corrélation de Pearson. Les corrélations ont été calculées pour sept variables morphométriques : les six mêmes variables utilisées pour les ACP (fig. 1) en plus de la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion de la nageoire anale (Op-An). Les variables ont été transformées en \log_{10} (l'expression log désigne \log_{10}) à l'exception des variables D1D2 et An-Cau (la distance entre l'insertion de la nageoire anale

et l'insertion ventrale de la nageoire caudale) dont les données ont été transformées selon la formule $\log(x + 1)$ pour éliminer les valeurs négatives. Les corrélations ont été calculées pour les spécimens de la pouponnière ($n = 149$) et pour les spécimens de référence ($n = 117$).

1.3.2 Ossification

La séquence d'ossification des éléments endosquelettiques du squelette postcrânien a été établie à partir des spécimens de la pouponnière. Les spécimens ont été observés à l'aide d'un binoculaire Leica MZ 9.5. La présence ou l'absence de 132 éléments postcrâniens du squelette de *S. curta* a été notée. Les spécimens ont été classés par ordre croissant de longueur à l'aide de la variable de référence (Op-SD2). Le temps d'ossification de chacun des éléments a été déterminé à partir de la plus petite taille où l'élément est présent. La nomenclature des différents éléments squelettiques suit Arratia *et al.* (2001; fig. 27A) avec les précisions suivantes tirées de Cloutier (1996), pour les éléments situés en dessous des épines hémiales : pour la nageoire anale, celle-ci est soutenue par un infrahémal auquel s'articulent trois radiaux proximaux suivis distalement de deux radiaux distaux et pour la nageoire caudale, les dernières épines hémiales sont suivies distalement par la présence de 13 radiaux ventraux.

Tel que réalisé par Cloutier (2010; fig. 9) pour l'ostéolépiforme *Eusthenopteron foordi*, une courbe de maturité osseuse pour *S. curta* a été évaluée en mettant en relation le nombre d'éléments ossifiés du squelette postcrânien (excluant les lépidotriches) par rapport à la longueur totale des spécimens.

Le nombre de lépidotriches pour chacune des nageoires médianes a été compté. Afin de maximiser le nombre de données utilisées, le nombre de lépidotriches a été mis en relation avec une mesure morphométrique exprimant si possible, la longueur d'insertion de chacune des nageoires : pour les deux nageoires dorsales, le nombre de lépidotriches a été mis en relation avec la longueur d'insertion de chacune des nageoires (LD1 et LD2), pour la nageoire anale, le nombre de lépidotriches a été mis en relation avec la distance entre la marge postérieure de l'opercule et l'insertion de la nageoire anale (Op-An) et pour la nageoire caudale, le nombre de lépidotriches a été mis en relation avec la distance entre la marge postérieure de l'opercule et l'insertion de la nageoire caudale (Op-Cau). Les lépidotriches épichordaux de la nageoire caudale n'ont pas été inclus dans les analyses car ils ont pu être dénombrés seulement sur quatre spécimens.

Le spécimen MHNM 04-1379a a été soustrait des séries de croissance puisque l'état de préservation exceptionnelle du spécimen ne permet pas, pour l'instant, d'évaluer la nature des structures conservées (os, cartilage ou muscle) (fig. 2).

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R 2.11.1 GUI 1.34 Leopard build 32-bit à l'exception des coefficients d'allométrie qui ont été calculés à l'aide du logiciel PAST version 2.04. Les ACP, les tests de multimodalité et les corrélations ont été respectivement réalisées à l'aide des bibliothèques Vegan, Mixdist et Hmisc de la plateforme R. Les séquences d'ossification, le diagramme à bande de la figure 8 et la figure 10 ont été réalisés à l'aide de Microsoft Excel 2008 pour Mac version 12.2.6.

1.4 RÉSULTATS

Les trois plus petits spécimens de *S. curta* de la pouponnière mesurent 11,66 mm (MHNM 04-1293p13r&p15r#13), 11,84 mm (MHNM 04-1293p17r#1) et 13,06 mm LT (MHNM 04-1293p13r&p15r #14). Ces trois spécimens possèdent un sac vitellin et un repli natatoire, les écailles sont absentes, les rayons de toutes les nageoires sont non différenciées, aucune flexion dorsale du lobe caudal n'est visible et aucune structure du squelette endosquelettique n'est ossifiée (fig. 3A-D). Ces trois spécimens sont vraisemblablement des larves. Ces spécimens n'ont pas été incorporés dans les analyses morphométriques puisque les nageoires médianes sont non différenciées. Le reste des spécimens observés sur la pouponnière possède plutôt des caractéristiques de la période juvénile : aucune structure larvaire temporaire n'est visible sur les spécimens de taille supérieure à 20,82 mm LT_{est} et l'ossification du squelette est en cours pour tous les spécimens dont la taille se situe entre 20,82 mm et 63,21 mm LT_{est} (fig. 3E-N).

1.4.1 Morphométrie

La régression linéaire de la longueur totale en fonction de la variable de référence Op-SD2 a permis d'estimer la longueur totale des spécimens incomplets (fig. 4). La longueur totale estimée des spécimens de la pouponnière inclus dans les analyses varie entre 20,82 mm (MHNM 04-1293P9r#3 ; Op-SD2 = 4,00 mm) et 99,38 mm (MHNM 04-1293P18r#3 ; Op-SD2 = 30,43 mm). La régression est hautement significative ($p < 2,2e-16$) et possède un fort pouvoir explicatif ($R^2 = 0,95$). D'après l'équation obtenue, la valeur de l'ordonnée à l'origine donne une estimation de la plus petite taille au temps₀ soit une longueur totale de 8,9401 mm (fig. 4). Cette valeur est similaire à la taille des plus petits spécimens présents dans la pouponnière (MHNM 04-1293p13r&p15r#13, #14 et MHNM 04-1293p17r#1).

La distribution des fréquences de la variable logOp-SD2 est bimodale [$\chi^2_{(0,05; 27)} = 46,175$; $p = 0,0122$] (fig. 5) : un mode correspondant aux spécimens de la pouponnière (logOp-SD2 = 1,00) et un second mode pour les spécimens de référence (logOp-SD2 = 1,75). Chacun des deux groupes de spécimens possède une distribution unimodale (pouponnière : $\chi^2_{(0,05; 16)} = 63,521$; $p = 1,32e-07$; et spécimens de référence : $\chi^2_{(0,05; 22)} = 36,553$; $p = 0,0265$) et suit une distribution normale (pouponnière : $p = 0,0035$) ou différent peu de la normalité (spécimens de référence : $p = 0,0558$). Les moyennes des deux groupes sont significativement différentes (pouponnière = $1,0572 \pm 0,17$ et spécimens de référence = $1,6549 \pm 0,24$, $t = -19,2609$, $dl = 160$, $p = 2,2e-16$).

Pour les ACP, l'intervalle de taille des spécimens de la pouponnière utilisés dans l'ACP1 varie entre 30,79 mm et 63,21 mm LT_{est} , l'intervalle de taille des spécimens de référence de l'ACP2 varie entre 46,54 mm et 300,00 mm LT et l'intervalle de taille couvert par l'ensemble des spécimens utilisés pour l'ACP3 varie entre 30,79 mm LT_{est} et 300,00 mm LT.

Les changements de taille et de forme liés à la taille de l'ACP1 (spécimens de la pouponnière) expliquent 55,6% de la variance tandis que 19,37% de la variance s'explique par les changements de forme de l'axe 2 (fig. 6A). Ce pourcentage de variance expliquée pour l'axe 1 de l'ACP1 est plus faible, par rapport aux ACP2 et ACP3; ceci est vraisemblablement dû au fait que l'intervalle de taille des spécimens utilisés est plus petit pour l'ACP1. L'axe 1 représente donc davantage les changements de forme liés à la taille que les changements de taille. Il n'y a aucune allométrie multidimensionnelle sur l'axe 1 de l'ACP1 (fig. 7A). Toutefois, les changements de forme liés à la taille sont marqués par une tendance vers l'allométrie positive pour la longueur d'insertion entre l'anale et la caudale

(logAn-Cau) tandis que la distance interdorsale [$\log(D1D2+1)$] tend vers une allométrie négative (fig. 7A). Au niveau graphique de l'ACP1, les longueurs d'insertion des trois nageoires médianes (logLD1, logLD2 et logAn-Cau) se regroupent pour varier dans un même sens sur l'axe 2 (changements de forme) en opposition à la distance entre la marge postérieure de l'opercule et l'insertion antérieure de la première nageoire dorsale. Pour le sixième axe (axe 6) représentant seulement 1,3% de la variance, la longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale (logLD2) est l'élément le plus stable par rapport aux autres.

Pour l'ACP2 (spécimens de référence), le pourcentage de la variance expliquée par les changements de taille et de forme liés à la taille est élevé par rapport aux changements de forme (81,4% sur l'axe 1 et 10,1% sur l'axe 2) (fig. 6B). Trois coefficients d'allométrie multidimensionnelle sont significatifs (fig. 7B) : la longueur de l'opercule (logLOp) et la distance interdorsale [$\log(D1D2+1)$] ont une relation négative et la distance entre l'insertion de la nageoire anale et de la nageoire caudale (logAn-Cau) a une relation positive. Au niveau graphique de l'ACP2, seule la distance entre l'insertion de la nageoire anale et la nageoire caudale (logAn-Cau) s'oppose aux autres quant au sens de sa variation dans les changements de forme (fig. 6B). Au niveau de l'axe 6 (0,6% de la variance expliquée), tout comme pour les spécimens de la pouponnière, c'est la longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale (logLD2) qui est l'élément le plus stable.

Pour l'ensemble des spécimens (ACP3), les changements de taille et de forme liés à la taille expliquent 89% de la variation tandis que les changements de forme expliquent 4,8% de la variation sur l'axe 2 (fig. 6C). L'allométrie suggérée par cette analyse s'exprime plus fortement et de façon différente des ACP1 et ACP2 (fig. 7C). La longueur de l'insertion des deux nageoires dorsales (logLD1 et logLD2) présente une allométrie positive significative tandis que, la distance entre la marge postérieure de l'opercule et

l'insertion antérieure de la première nageoire dorsale ($\log Op-SD1$) et la distance interdorsale [$\log(D1D2+1)$] présentent une allométrie négative significative. Au niveau graphique, la distance entre l'insertion de la nageoire anale et de la nageoire caudale ($\log An-Cau$) est la seule variable qui s'oppose aux autres quant au sens de sa variation dans les changements de forme de l'axe 2 (fig. 6C). Pour l'axe 6 (0,6% de la variance expliquée), la longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale ($\log LD2$) représente l'élément le plus stable par rapport aux autres, tout comme pour les ACP1 et ACP2.

1.4.2 Ossification

Chez les trois plus petits spécimens [MHNM 04-1293p13r&15r#13 : 11,66 mm LT, #14 : 13,06 mm LT et MHNM 04-1293p17r#1 : 11,84 mm LT) les premiers éléments à s'ossifier sont les plaques dentaires (entoptérygoïdiennes et préarticulaires), le palais (entoptérygoïdes et parasphénoïde), le dentaire, la série operculaire (opercule et sous-opercule) et les plaques gulaires. L'ossification de la ceinture pectorale (cleithrum) et du toit crânien (B, C et possiblement les postpariétaux) est également amorcée (figure 3A-D). Pour les spécimens de taille supérieure à 20,83 mm (LT_{est} , MHNM 04-1293p9r#3), plusieurs os dermiques du toit crânien (B, C, E, Z et les pariétaux), la ceinture pectorale (anocleithrum, cleithrum et clavicule) et les lépidotriches sont ossifiés (fig. 3E-N). Les écailles sont présentes et leur recouvrement du corps est complet. C'est à partir de cette taille que la présence des éléments sériés du squelette postcrânien débute. Aucun corps vertébral ne s'ossifie, même dans les spécimens de grande taille.

L'ossification du squelette postcrânien débute avec l'ossification des épines neurales et des supraneuraux de la deuxième nageoire dorsale (fig. 8). L'ossification des épines neurales débute de façon simultanée dans deux secteurs : au niveau des épines neurales antérieures à la deuxième nageoire dorsale et au niveau des épines neurales postérieures qui

participent au soutien de la deuxième nageoire dorsale. Les épines neurales antérieures s'ossifient selon un patron postéro-antérieur à partir des épines neurales 7 à 17, tandis que les épines neurales postérieures s'ossifient bidirectionnellement à partir des épines neurales 21 à 27.

Rapidement après l'ossification des épines neurales postérieures, les supraneuraux de la deuxième nageoire dorsale s'ossifient suivant un patron antéro-postérieur à partir des éléments 1 à 19. Pour la deuxième nageoire dorsale, l'ossification des éléments de soutien se termine avec l'ossification bidirectionnelle des radiaux dorsaux à partir des éléments 9 à 11 (fig. 8). L'ossification des éléments de soutien de la deuxième nageoire dorsale suit donc une direction proximo-distale : épines neurales, supraneuraux et radiaux dorsaux.

Les côtes s'ossifient suivant un patron antéro-postérieur à partir des éléments 1 et 2 (fig. 8). Les épines hémiales s'ossifient dans un premier temps, suivies des radiaux ventraux. Les épines hémiales (à partir des éléments 1 à 3) et les radiaux ventraux (à partir des éléments 1 à 3) suivent un patron d'ossification antéro-postérieur.

Au niveau de la nageoire anale, les différents éléments s'ossifient selon une direction proximo-distale avec l'ossification de l'infrahémal, des radiaux proximaux et des radiaux distaux. Les radiaux proximaux (à partir des éléments 3 et 4) s'ossifient suivant un patron postéro-antérieur et les radiaux distaux (à partir du 1^{er} élément) suivent un patron antéro-postérieur.

Dans l'ensemble du squelette postcrânien, la longueur des éléments d'une même série d'éléments itératifs semble refléter la séquence d'ossification *i.e.* les éléments les plus longs s'ossifient avant les plus courts à l'exception des radiaux distaux de la nageoire anale.

Les régressions linéaires réalisées avec le nombre de lépidotriches dénombrés pour chaque nageoire médiane montrent une tendance générale de l'augmentation du nombre de lépidotriches suivant l'augmentation de la taille (fig. 9). La variation interindividuelle du nombre de lépidotriches est importante pour les quatre nageoires médianes et ce, pour les tailles étudiées. Les valeurs de R^2 sont faibles pour les nageoires dorsales et anales; il est possible qu'un modèle linéaire ne soit pas le plus approprié pour décrire adéquatement la formation des lépidotriches.

1.4.3 Courbe de maturité osseuse

La courbe de maturité osseuse pour les éléments endosquelettiques postcrâniens de *S. curta* se décompose en une alternance de périodes durant lesquelles l'augmentation du nombre d'éléments ossifiés s'effectue à des rythmes différents (fig. 10). La courbe se divise visuellement en sept périodes : trois seuils et quatre plateaux. Les périodes 2, 4 et 6 correspondent à trois seuils : de courtes périodes durant lesquelles le nombre d'éléments ossifiés augmente rapidement. Ces seuils sont intercalées entre de plus longs intervalles de taille où le nombre d'éléments ossifiés augmente à un rythme plus lent (plateaux 1, 3, 5 et 7). L'alternance de ces événements est caractéristique d'une ontogénie saltatoire.

La trajectoire débute par un plateau relativement long suivi du seuil 2 correspondant à l'ossification de la majeure partie des éléments soutenant la deuxième nageoire dorsale (les épines neurales 18 à 31 et les supraneuraux 1 à 23) et une partie des épines neurales antérieures (7 à 17). Le plateau 3 correspond à l'ossification des côtes 1 à 12, des épines neurales 1 à 6 et de l'infrahémal. Durant le seuil 4, s'ossifient le reste des épines neurales

soutenant la dorsale (32 à 38), les radiaux distaux du centre de la dorsale (9 à 15), les premières épines hémiales (1 à 3) et les radiaux ventraux (1 à 10). Le plateau 5 fait référence à l'ossification de l'épine hémiale 4. Lors du dernier seuil (seuil 6), le reste des épines hémiales (5 à 12), les premiers éléments de soutien de la nageoire anale (radiaux proximaux 3 et 4 et radiaux distaux 1) et le reste des radiaux dorsaux (1 à 8 et 16 à 19) s'ossifient. L'ossification du squelette postcrânien se termine avec les dernières côtes (13 à 20) et les derniers radiaux proximaux et distaux de la nageoire anale (radiaux proximaux 1 et 2 et radiaux distaux 2) au cours du dernier plateau (plateau 7).

1.4.4 Intégration et modularité

Chez *S. curta*, la deuxième nageoire dorsale et la nageoire anale sont différentes en terme de longueur d'insertion (exemple : MHNM 04-1293P18r#1, deuxième dorsale = 9,17 mm et nageoire anale = 1,06 mm) et au niveau du nombre d'éléments de soutien. Alors que la deuxième nageoire dorsale est associée à 21 épines neurales, 23 supraneuraux et 19 radiaux dorsaux, la nageoire anale est soutenue par un infrahémal, quatre radiaux proximaux et deux radiaux distaux.

Pour chaque paire de variables incluant sept mesures morphométriques, les coefficients de corrélation sont tous plus élevés pour les spécimens de référence que pour les spécimens de la pouponnière (tableau 1). Tous les coefficients pour les spécimens de référence diffèrent significativement de 0, alors que trois des coefficients pour les spécimens de la pouponnière sont non significatifs [tous en relation avec $\log(D1D2+1)$]. Cinq des 21 coefficients pour les spécimens de la pouponnière sont supérieurs à 0,8, alors que 14 le sont pour les spécimens de référence suggérant une plus forte intégration chez les plus grands spécimens (tableau 1, fig. 11).

Trois relations possèdent des coefficients plus élevés pour les deux groupes de spécimens (pouponnière et spécimens de référence) : la longueur de l'insertion de la première nageoire dorsale et de la deuxième nageoire dorsale ($\log LD1$ et $\log LD2$), la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion de la nageoire anale et la longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale ($\log Op-An$ et $\log LD2$) et la distance entre l'insertion de la nageoire anale et la nageoire caudale et la longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale [$\log (An-Cau+1)$ et $\log LD2$]. Les coefficients les plus faibles se retrouvent majoritairement dans les relations impliquant la longueur interdorsale [$\log (D1D2+1)$] des spécimens de la pouponnière et particulièrement en relation avec la longueur d'insertion de la première et de la deuxième nageoire dorsale ($\log LD1$ et $\log LD2$).

1.5 DISCUSSION

1.5.1 Périodes larvaire, juvénile, adulte et sénescence

Quatre des cinq périodes du développement ont été retrouvées pour *S. curta* : larvaire, juvénile, adulte et sénescence. La série de tailles utilisée pour cette étude en compte trois : larvaire, juvénile et adulte. Les trois larves présentes dans l'échantillonnage sont identifiables selon les critères de Urho (2002), Cloutier *et al.* (2009) et Cloutier (2010). Ces trois larves présentent des structures temporaires tel que le sac vitellin et le repli natatoire médian, leurs écailles dermiques sont absentes et la différenciation des rayons de leurs nageoires est incomplète (fig. 3A-D). De plus, aucun élément du squelette postcrânien n'est présent et les nageoires médianes sont indifférenciées (fig. 3A-D). La région caudale de ces trois larves démontre aucune flexion dorsale, suggérant que la flexion de la notochorde n'a pas encore eu lieu (fig. 3A-D). Les juvéniles (fig. 3E-N) se caractérisent par l'absence des structures larvaires temporaires (sac vitellin et repli natatoire), une minime flexion dorsale (si présente) du lobe caudale (fig. 3M-N), par l'ossification incomplète du squelette, par le nombre incomplet de lépidotriches pour les deux nageoires dorsales [première dorsale, 59 sur 80 chez l'adulte; deuxième dorsale, 171 sur environ 180 chez l'adulte (Cloutier, 1996)],

par leurs proportions corporelles différentes des spécimens adultes ainsi que par une croissance allométrique des différentes structures postcrâniennes. Ainsi tous les spécimens de la pouponnière (autres que les trois larves) sont de période juvénile selon les critères suggérés par Balon (1999), Cloutier *et al.* (2009) et Cloutier (2010). Les juvéniles sont représentés par le premier mode de l'histogramme de distribution de fréquences de tailles (fig. 5) tandis que les adultes sont représentés par le deuxième mode de l'histogramme. Les adultes sont identifiables par leur squelette complètement ossifié et composent la majeure partie des spécimens de référence. La présence de l'allométrie chez les spécimens de référence est vraisemblablement associée à la présence de juvéniles au sein de ce groupe de spécimens. Non inclus dans la présente étude, de rares spécimens de *S. curta* sont connus pour représenter des tailles allant jusqu'à 650 mm LT (MHNM 04-464a et b) (Cloutier *et al.*, 2009). Ces gros spécimens sont considérés comme des représentants de la période de sénescence.

La courbe de maturité osseuse démontre bien la présence des larves et des juvéniles parmi les spécimens de la pouponnière. Les trois larves se retrouvent au plateau initial de la courbe et le reste des spécimens juvéniles à partir du premier seuil. Le développement des spécimens entre 13,06 mm et 20,83 mm LT qui décrit la métamorphose de la forme larvaire avec repli natatoire et sac vitellin vers la forme juvénile à nageoires médianes définies demeure inconnue. Puisque cette période critique du développement n'est pas représentée par les spécimens de la pouponnière, l'allométrie présentée par ces spécimens est exclusivement liée à la période juvénile et non au remodelage du repli natatoire.

Cloutier *et al.* (2009, fig. 6G-I) et Cloutier (2010, fig. 6C-E) décrivent les changements de proportions du corps entre un spécimen juvénile et un spécimen adulte de *S. curta* en utilisant une grille et des vecteurs de déformation. Les changements observés par Cloutier *et al.* (2009) et Cloutier (2010) diffèrent quelque peu des résultats obtenus avec

les coefficients d'allométrie multidimensionnelle. Le léger déplacement dorso-postérieur de la première nageoire dorsale n'est pas entièrement conforme à l'allométrie négative observée pour la distance entre la marge postérieure de l'opercule et l'insertion antérieure de la première nageoire dorsale (logOp-SD1). La différence tient du fait que la présente analyse implique uniquement des changements de proportions à partir de distances linéaires et non pas un changement de géométrie morphométrique du poisson. Toutefois, l'allométrie positive de la longueur d'insertion des deux nageoire dorsales (logLD1, logLD2) combinée à l'allométrie négative de la distance interdorsale (logD1D2) précisent le vecteur associé à la marge antérieure de la deuxième nageoire dorsale (Cloutier et al., 2009; Cloutier, 2010). La diminution de la longueur de la tête (Cloutier *et al.*, 2009; Cloutier, 2010) est corroborée par l'allométrie négative de la largeur de l'opercule (logLOp). Chez les spécimens juvéniles de *S. curta* ainsi que chez bien d'autres espèces tel que démontré par Cloutier *et al.* (2009), les proportions de la tête, incluant les dimensions de l'opercule diminuent avec l'augmentation de la taille. L'opercule, qui est l'un des premiers éléments à s'ossifier, voit donc sa croissance ralentir suite à l'augmentation de la taille. Il en va de même avec l'allométrie négative observée pour la région entre l'opercule et l'insertion de la première dorsale (logOp-SD1), région dans laquelle l'ossification de la ceinture pectorale s'effectue très tôt ainsi que l'ossification des premières côtes (côtes crâniennes) associées à la respiration pulmonaire chez les espèces de dipneustes capables de déglutition d'air tel que *S. curta* (Long, 1993).

1.5.2 Les séquences d'ossification

Malgré la disponibilité du matériel vivant pouvant composer des séries ontogénétiques complètes pour les six espèces de dipneustes actuels, les données publiées sur le développement du squelette postcrânien des espèces actuelles sont rares (Holmgren, 1949; Arratia *et al.*, 2001; Johanson *et al.*, 2004, 2005, 2009). Les descriptions les plus complètes ont été réalisées pour l'ossification du squelette postcrânien de *Lepidosiren paradoxa* (Arratia *et al.*, 2001) et pour la chondrification du squelette postcrânien de

Neoceratodus forsteri (Johanson *et al.*, 2009). Paradoxalement, la séquence d'ossification du squelette postcrânien de *S. curta* constitue à l'heure actuelle, la séquence d'ossification la plus complète pour un dipneuste vivant ou fossile.

La présente étude complète et corrige les observations préliminaires des patrons d'ossification du squelette postcrânien de *S. curta* présentées par Béchard et Cloutier (2008) et Cloutier (2010, fig. 7B). L'ossification des épines neurales sous la dorsale s'effectue bidirectionnellement plutôt qu'antéropostérieurement et les supraneuraux s'ossifient antéropostérieurement plutôt que bidirectionnellement. De plus, les observations préliminaires sur l'ossification des crânes larvaires et juvéniles de *S. curta* complètent la description des changements morphométriques au cours de l'ontogénie de *S. curta* (Cloutier 1997, 2010).

Chez les espèces fossiles, les patrons d'ossification connues sont rares (Cloutier, 2010). L'ostéolépiforme dévonien *Eusthenopteron foordi* fournit la série de tailles et l'ontogénie les plus complètes auxquelles il est possible de se référer (Côte *et al.*, 2002; Leblanc, 2005; Cloutier, 2010). Les patrons d'ossification des éléments postcrâniens de *S. curta* peuvent être comparés avec les patrons des éléments homologues de *L. paradoxa* et d'*E. foordi* (tableau 2). Les patrons d'ossification de *S. curta* sont également comparés aux patrons de chondrification des éléments homologues du squelette postcrânien de *N. forsteri* tout en prenant en considération que ces derniers ne reflètent pas nécessairement les patrons d'ossification (Grünbaum *et al.*, 2003). Bien que ces quatre espèces présentent des morphologies différentes les unes des autres, certaines similitudes sont observables au niveau des directions d'ossification. Ces similitudes peuvent provenir soit (1) de contraintes phylogénétiques, (2) de contraintes développementales et/ou (3) de contraintes biomécaniques.

En émettant comme hypothèse que la musculature liée à la nage influence vraisemblablement l'ossification des éléments squelettiques associés à la locomotion (Cloutier *et al.*, 2010), les similitudes entre les modes de nage chez ces quatre espèces amènent également des similitudes au niveau des patrons d'ossification. Avec son corps allongé et ses nageoires médianes regroupées à l'arrière du corps tel que présenté par le téléostéen actuel *Esox lucius* (brochet), *E. foordi* est décrit comme un prédateur embusqué, spécialiste de l'accélération (Belles-Isles, 1992) tandis que la nage anguilliforme de *L. paradoxa*, tiens plus du type «spécialiste de la manœuvrabilité». Outre le type longiligne caractéristique des nageurs anguilliformes tel que *L. paradoxa*, les spécialistes de la manœuvrabilité peuvent également être de forme plus trapue avec des nageoires paires très mobiles tel que les poissons de récifs coralliens (Belles-Isles, 1992). Avec sa hauteur de corps et sa longue deuxième nageoire dorsale, *S. curta* devait être un bon spécialiste de la manœuvrabilité (Belles-Isles, 1992) tout comme *L. paradoxa*. Par contre, sa forme plutôt allongée et ses nageoires médianes regroupées à l'arrière du corps devaient lui permettre aussi d'assurer de bonnes accélérations (Belles-Isles, 1992) comme pour l'*E. foordi*. Différemment du type longiligne et du mode de nage anguilliforme de *L. paradoxa*, la morphologie et le mode de nage de *N. forsteri* possèdent plutôt des similarités avec *S. curta*. La hauteur du corps et la mobilité des nageoires paires font de *N. forsteri* un spécialiste de la manœuvrabilité tandis que la rigidité de son corps et la grande taille de sa nageoire médiane lui permettent d'assurer de bonnes accélérations (Kemp, 1986).

Les particularités de l'environnement (exemples : le courant, les marées, la profondeur) dans lequel ces différentes espèces évoluent ou ont évolué influent également sur le type de nage et les contraintes mécaniques associées tel que proposé par Côte *et al.* (2002), en comparant l'environnement d'*E. foordi* à celui du brochet. Effectivement, le paléoestuaire à influence marine, exposé aux marées (Cloutier *et al.*, 1996; Matton *et al.*, 2008) dans lequel *E. foordi* et *S. curta* ont évolué (Cloutier *et al.*, en préparation), est un milieu totalement différent des zones peu profondes en eau stagnante et marécageuse

sujettes au dessèchement dans lequel vit *L. paradoxa* (Carter et Beadle, 1929) et des larges rivières à courant relativement faibles dans lequel vit *N. forsteri* (Kemp, 1986).

L'ossification, débutant simultanément selon deux origines distinctes au niveau des épines neurales, s'observe chez *S. curta* et *E. foordi* (tableau 2) (Côte *et al.*, 2002; Cloutier et Leblanc, 2006; Cloutier, 2010). L'ossification hâtive des éléments au niveau caudal chez *E. foordi* et sous la deuxième nageoire dorsale chez *S. curta* avant la partie antérieure du corps, correspond aux régions du corps les plus sollicitées lors de la nage en accélération, contrairement au mode anguilliforme de *L. paradoxa* qui requiert l'ondulation de tout le corps. Alors que les épines neurales s'ossifient antéropostérieurement chez *L. paradoxa* (Arratiau *et al.*, 2001), chez *N. forsteri*, la chondrification de ces éléments suit plutôt un patron bidirectionnel débutant dans la région antérieure du corps (Johanson *et al.*, 2009). Le patron bidirectionnel est également observé pour les épines neurales des régions soutenant la nage chez *E. foordi* (Côte *et al.*, 2002; Cloutier, 2010) et *S. curta*.

Le patron d'ossification postéro-antérieur des éléments de soutien de la nageoire anale d'*E. foordi* est le même pour les radiaux proximaux de la nageoire anale de *S. curta* (tableau 2). L'ossification de la deuxième nageoire dorsale et de la nageoire anale est simultanée chez *E. foordi* (R. Cloutier 2010, communication personnelle). Cette observation est contraire à ce qui est observé chez *S. curta* avec une ossification rapide des éléments de soutien de la deuxième nageoire dorsale (deuxième nageoire dorsale : 20,82 mm à 39,97 mm LT_{est} et nageoire anale 24,04 mm et 63,21 mm LT_{est}). Cette différence est vraisemblablement due à la longueur d'insertion différente entre les deux nageoires et à la grande implication du mouvement ondulatoire dans le mode de nage que devait avoir la deuxième nageoire dorsale de *S. curta* (Belles-Isles, 1992).

Au niveau de l'ossification des épines hémiales, il est difficile de comparer le patron d'ossification (ou de chondrification) unidirectionnel antéro-postérieur de *S. curta*, *L. paradoxa* et *N. forsteri* avec le patron à deux centres d'ossification d'*E. foordi*. Par contre, il est possible de comparer leur ordre d'ossification par rapport aux autres éléments. Chez *E. foordi* et *L. paradoxa*, les épines hémiales de la région caudale font partie des premiers éléments à s'ossifier (Côte *et al.*, 2002; Arratia *et al.*, 2001) alors qu'ils font plutôt partie des derniers éléments à se chondrifier chez *N. forsteri* (Johanson *et al.*, 2009) et à s'ossifier pour *S. curta*. Cette disparité est vraisemblablement liée aux degrés différents d'implication de ces diverses régions du corps pour la nage. Les nageoires anale et caudale étant moins impliquées que la deuxième nageoire dorsale chez *S. curta*.

Bien que *S. curta*, *N. forsteri* et *L. paradoxa* soient caractérisés de spécialistes de la manœuvrabilité (Kemp, 1986; Belles-Îles, 1992), leurs morphologies très différentes (plutôt trapus versus longiligne) ainsi que leurs différents modes de nage suggèrent plutôt une origine développementale et phylogénétique pour caractériser les similitudes observées pour les patrons d'ossification/chondrification chez les dipneustes. Même si la morphologie d'*E. foordi* est également très différente de celle de *S. curta*, ces deux espèces du Dévonien de Miguasha possèdent toutes deux des similitudes intéressantes au niveau du timing et de la régionalisation de l'ossification des éléments squelettiques soutenant la nage en accélération pour un même paléoenvironnement. Ainsi les similitudes entre *E. foordi* et *S. curta* seraient plutôt d'ordre biomécanique.

1.5.3 Les modules développementaux

Le développement modulaire des nageoires médianes [dorsale(s) et anale] proposé par Mabee *et al.* (2002) ainsi que l'intégration morphologique sont des mécanismes structurants du développement qui peuvent être évalués chez les espèces fossiles (Cloutier, 2010). Mabee *et al.* (2002) suggèrent que les similitudes dans le positionnement des nageoires ainsi que dans la mise en place (chondrification et ossification) des structures de

soutien entre les nageoires et au sein d'une même nageoire s'expliqueraient par la présence entre autres d'un module développemental de positionnement et d'un module développemental de patron.

Si le module de patron dorsale-anale déterminé chez les actinoptérygiens vivants (Mabee et al., 2002) et un ostéolépiforme du Dévonien (*Eusthenopteron foordi*) (Charest et Cloutier, 2008; Cloutier, 2010) est présent chez *S. curta*, on s'attend à (1) une similarité anatomique entre la deuxième nageoire dorsale et la nageoire anale, (2) une similarité dans les directions d'ossification pour les supraneuraux et les radiaux dorsaux de la deuxième nageoire dorsale avec les radiaux proximaux et distaux de la nageoire anale, (3) une similarité des changements de taille et de forme entre la deuxième nageoire dorsale et la nageoire anale et (4) une plus forte corrélation ou intégration (Wagner *et al.*, 2007) entre les mesures des deux nageoires. De façon similaire, si le module de position dorsale-anale également déterminé chez les actinoptérygiens vivants et *E. foordi* (Mabee *et al.*, 2002; Charest et Cloutier, 2008; Cloutier, 2010) est présent chez *S. curta*, on s'attend à (1) un positionnement symétrique de la deuxième nageoire dorsale et de la nageoire anale et (2) à une similarité des changements de taille et de forme entre la deuxième nageoire dorsale et la nageoire anale. Bien que le module de position reflète un changement synchrone dans la position des deux nageoires au cours de la phylogénie, un changement synchrone durant l'ontogénie peut être indicatif du changement phylogénétique (Gould, 1977).

Chez *S. curta*, il est difficile de soutenir la présence des modules développementaux tels qu'ils sont décrits par Mabee *et al.* (2002). La trop grande différence de longueur d'insertion et du nombre d'éléments de soutien entre les deux nageoires, une disparité dans les patrons d'ossification entre les éléments de soutien de chaque nageoire et entre les deux nageoires ainsi que la relation allométrique positive de la longueur d'insertion de la deuxième nageoire dorsale (logLD2) ne permettent pas d'affirmer la présence du module

de patron dorsale-anale et du module de positionnement dorsale-anale. Cependant, les forts coefficients de corrélation et l'augmentation de ceux-ci entre les spécimens de la pouponnière et les spécimens de référence pour les relations impliquant la longueur d'insertion de la deuxième nageoire dorsale avec la distance entre la marge postérieure de l'opercule et l'insertion antérieure de la nageoire anale (logOp-An) et avec la distance entre l'insertion antérieure de la nageoire anale démontre une augmentation de l'intégration de ces caractères morphologiques. Ainsi un lien entre ces nageoires est toujours présent dans le développement de *S. curta*.

Pour le module exosquelette-endosquelette, aucune information concernant les lépidotriches (mis à part leur nombre) n'a été récoltée dans la présente étude afin de pouvoir confirmer ou non sa présence. Plusieurs spécimens de la pouponnière tendent à soutenir la présence des lépidotriches avant l'ossification des éléments de soutien de la deuxième nageoire dorsale. Béchard et Cloutier (2008) ont également observé de la segmentation au niveau des lépidotriches sur un spécimen faisant partie des plus petites tailles (MHNM 04-1289 : 31,13 mm LT_{est}, fig. 3G-H) et ne démontrant aucun élément de soutien ossifié au niveau de la deuxième nageoire dorsale.

Charest et Cloutier (2009) infèrent le caractère plésiomorphe du module de patron des nageoires dorsale et anale au groupe des ostéichthyens puisque dans leur étude, la présence du module de patron est confirmée pour l'actinoptérygien carbonifère *Elonichthys peltigerus* ainsi que pour l'ostéolépiforme dévonien *E. foordi*. La dissociation de ce module pour *S. curta* et l'absence de résultats concluants pour le dipneuste dévonien *Dipterus valenciennesi* par Charest et Cloutier (2009) ne confirment pas nécessairement son absence chez les dipneustes. D'ailleurs, l'augmentation de la corrélation entre certains caractères morphométriques (LD1, LD2, Op-An et An-Cau) de *S. curta* tend à démontrer

l'augmentation de l'intégration de ces caractères morphologiques liés à la présence d'un développement modulaire (tableau 1).

Selon une hypothèse de Mabee *et al.* (2002), le point de départ de l'expression génique responsable du développement des nageoires serait un centre de stabilité. La variabilité serait ainsi observée à la frontière d'expression de ces gènes. Dans cet ordre d'idées, la variable la plus stable démontrée par le sixième axe des trois ACP est la longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale (logLD2) dont les premiers éléments à s'ossifier sont entre autres, les épines neurales situées au centre de la nageoire. Le centre de la deuxième nageoire dorsale est donc plus stable que ses marges. D'ailleurs, la distance interdorsale qui est par le fait même, la marge postérieure de la première nageoire dorsale et la marge antérieure de la deuxième nageoire dorsale est la zone morphométriquement la plus variable. La distance interdorsale est une zone propice à la variation puisqu'elle délimite les deux nageoires dorsales ainsi que les limites d'expression génique. Cette variation s'exprime par les faibles corrélations de cette variable (tableau 1).

De plus, Cloutier (1996) a noté que la partie antérieure de la deuxième nageoire dorsale est variable au niveau de la concordance entre les éléments de support (relation 1 : 1, 1 : 2 entre les épines neurales et les supraneuraux). Par contre, l'ossification des supraneuraux s'effectue selon un patron antéro-postérieur (fig. 8A). La marge antérieure de la deuxième dorsale au niveau des supraneuraux ne concorde donc pas avec une limite d'expression génique dans les termes invoqués par Mabee *et al.* (2002) mais plutôt avec un point de départ dans l'expression. Cette interprétation est valide seulement si les directions d'ossification reflètent les directions de formation des précurseurs à l'ossification (condensation mésenchymateuse, cartilage) (Grünbaum *et al.*, 2003) et des expressions des gènes associés (Reno *et al.*, 2008; Blomquist, 2009). Cependant, tel que démontré par la zone dégradée de gris à la figure 10 ainsi que par le grand nombre de supraneuraux à faire leur apparition simultanément à 4,00 mm d'Op-SD2 (fig. 8B), des spécimens de plus petite

taille (manquants dans l'échantillonnage effectué pour la présente étude) pourraient fournir une toute autre information pour le patron d'ossification des supraneuraux.

Puisque *S. curta* avait un développement indirect passant par un stade larvaire avec repli natatoire, il n'est pas surprenant d'observer de la variation dans les endroits propices au remodelage des différentes nageoires médianes tel que la distance entre la marge postérieure de l'opercule et l'insertion de la première nageoire dorsale (Op-SD1), la longueur d'insertion des deux nageoires dorsales (LD1 et LD2), la distance interdorsale (D1D2) ainsi que pour la distance entre l'insertion de la nageoire anale et l'insertion de la nageoire caudale (An-Cau). La distance interdorsale à la limite de deux zones d'expression génique (pour le développement des deux nageoires dorsales) concorde également avec la limite de développement du squelette axial au niveau des épines neurales (changement de direction d'ossification) et des radiaux dorsaux de la deuxième nageoire dorsale. La disparition de la différenciation des deux nageoires dorsales au cours de la croissance dans l'évolution des dipneustes a donc peut être débuté dans la région correspondante à la distance interdorsale. De plus, la grande variation du centre d'ossification des radiaux dorsaux chez *Lepidosiren paradoxa* (Arratia *et al.*, 2001) ainsi que la zone de disparité entre les épines neurales et les supraneuraux de *N. forsteri* (Johanson *et al.*, 2009) sont peut-être des vestiges de la distance interdorsale et une trace de ce remodelage dans l'évolution.

1.5.4 Simplification du patron des nageoires et pédomorphose

Au cours de leur évolution, les dipneustes ont eu plusieurs formes et patrons des nageoires médianes (Dollo, 1895; Bemis, 1984; Long, 1995; Johanson *et al.*, 2009; Cloutier, 2010). Cette transformation évolutive révèle une diminution du nombre de nageoires médianes au cours du Dévonien vers une seule nageoire médiane du Carbonifère à aujourd'hui. Bien que la phylogénie des dipneustes ne soit pas encore entièrement résolue (Schultze et Chorn, 1997; Ahlberg *et al.*, 2006), la réduction du nombre de nageoires

médianes est relativement congruente au patron phylogénétique. Chez *S. curta*, la variation observée pour les différentes marges des nageoires médianes en plus de la présence d'une forme larvaire avec un repli natatoire médian favorise l'hypothèse de la pédomorphose chez les dipneustes actuels, par l'abandon de la métamorphose larvaire après le Dévonien (Joss 1998; Bemis, 1984).

Bemis (1984) soutient que la pédomorphose des dipneustes actuels s'explique entre autre par la perte du caractère hétérocerque et la rétention du caractère protocerque (gephyrocerque selon Arratia *et al.*, 2001) de la nageoire caudale juvénile et ainsi que par la réduction du nombre de nageoire médiane par la rétention du repli natatoire embryonnaire. Bemis (1984) mentionne également qu'une connaissance complète de l'ontogénie des formes ancestrales est nécessaire afin de pouvoir inférer la pédomorphose au cours de l'évolution. Les trois spécimens larvaires de *S. curta* ne démontrent pas de flexion dorsale au niveau de la région caudale (suggérant une notochorde non fléchie). Cette flexion s'effectue au courant de la période juvénile. Ce qui soutient donc l'hypothèse du caractère pédomorphe de la nageoire caudale protocerque. La présence de la nageoire continue chez les dipneustes actuels s'explique par deux hypothèses : soit une fusion des nageoires médianes suite à l'augmentation des longueurs d'insertions ou par la rétention du repli natatoire (Bemis, 1984). La présence du repli natatoire chez les trois larves de *S. curta* soutient la présence de ce caractère au cours du Dévonien et suggère la perte de la métamorphose au cours de l'évolution.

1.5.5 L'ontogénie saltatoire

De récentes études sur l'ontogénie de l'ostéolépiforme *Eusthenopteron foordi* démontrent que l'ossification du squelette postcrânien s'effectue selon une alternance de seuils et de plateaux caractéristique d'une ontogénie saltatoire (Cloutier et Leblanc, 2006;

Cloutier, 2010). L'ontogénie saltatoire est également observable au cours du développement chez certains poissons actuels (Balon, 1981). Ce type d'ontogénie est également observé pour *S. curta* (fig. 10). D'ailleurs, la courbe de l'ontogénie saltatoire de *S. curta* est divisée de la même façon que celle de *E. foordi*, *i.e* débutant par un plateau et décrivant au total quatre plateaux séparés par trois seuils (Cloutier, 2010, fig. 9). Cloutier et Leblanc (2006) et Cloutier (2010) relient les deux premiers seuils à l'ossification du système propulseur pour la nage *i.e* la deuxième nageoire dorsale, la nageoire anale et la nageoire caudale (seuil 2) suivis par l'ossification de la partie antérieure de la colonne vertébrale (seuil 4). Des observations similaires s'appliquent à *S. curta* avec l'ossification des éléments de soutien des nageoires médianes lors des seuils de l'ontogénie. De plus, l'ordre de l'ossification suit l'ordre d'importance des structures dans le mode de propulsion tel qu'observé chez *E. foordi*. L'ontogénie saltatoire est donc désormais observée chez un deuxième sarcoptérygien fossile.

1.6 CONCLUSION

La présence de spécimens larvaires et juvéniles est donc confirmée parmi les spécimens de *S. curta* de la pouponnière de la Formation d'Escuminac. Mis à part les trois larves, la majorité des spécimens représente la période juvénile. Quatre des cinq périodes du développement de *S. curta* sont maintenant connus : larvaire, juvénile, adulte et sénescence et la série ontogénétique fossile de *S. curta* réalisée dans la présente étude décrit trois périodes du développement : larvaire, juvénile et adulte. La croissance, au cours de l'ossification du squelette postcrânien de *S. curta*, se caractérise par des relations allométriques. Le développement du squelette postcrânien de *S. curta* présente des similitudes d'ordre phylogénétique et développemental avec les dipneustes actuels *Lepidosiren paradoxa* et *Neoceratodus forsteri* et d'ordre biomécanique avec l'ostéolépiforme du Dévonien de Miguasha *Eusthenopteron foordi*. Tel qu'observable chez *E. foordi* ainsi que chez certains poissons actuels, l'ontogénie de *S. curta* s'effectue selon

un modèle saltatoire. La présence du développement modulaire chez *S. curta* est difficile à soutenir. Cependant, l'augmentation de l'intégration de certains caractères morphométriques avec la taille des spécimens pourrait être interprété comme le vestige d'un lien «modulaire» au cours du développement des nageoires médianes.

Enfin, la présence irréfutable de trois spécimens larvaires affichant un repli natatoire médian ainsi qu'un sac vitellin soutiennent l'abandon de la métamorphose larvaire suivant le Dévonien et la pédomorphose comme mécanisme potentiel dans la modification des nageoires médianes au cours de l'évolution des dipneustes.

1.7 RÉFÉRENCES

- Ahlberg, P. E., M. M., Smith, et Z., Johanson, 2006. Developmental plasticity and disparity in early dipnoan (lungfish) dentitions. *Evolution and Development* 8(4) : 331-349.
- Arratia, G., H.-P. Schultze, et J. Casciotta, 2001. Vertebral column and associated elements in dipnoans and comparison with other fishes: development and homology. *Journal of Morphology* 250 : 101-172.
- Balon, E. K., 1981. Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *American Zoologist*, 21 : 573-596.
- Balon, E. K., 1999. Alternative ways to become a juvenile or a definitive phenotype (and some persisting linguistic offenses). *Environmental Biology of Fishes*, 56 : 17-38.
- Balon, E. K., 2004. Evolution by epigenesis: farewell to darwinism, neo- and otherwise. *Rivista di Biologia*, 97(2) : 269-312.
- Bardack, D., 1974. A larval fish from the Pennsylvanian of Illinois. *Journal of Paleontology*, 48(5) : 988-993.
- Béchar, I. et R. Cloutier, 2008. Unambiguous, larval and juvenile Devonian dipnoans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3) : 49A.
- Beck, M. W., K. L. Heck, K. W. Able, D. L. Childers, D. B. Eggleston, B. M. Gillanders, B. Halpern, C. G. Hays, K. Hoshino, T. J. Minelo, R. J. Orth, P. F. Sheridan et M. P. Weinstein, 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates, *BioScience* 51(8) : 633-641.
- Belles-Isles, M., 1992. The modes of swimming of sarcopterygians. *Fossil Fishes as Living Animals*. E. Mark-Kurik (éd.), Academy of Sciences of Estonia, Tallinn, pp. 117-130.
- Bemis, W. E., 1984. Paedomorphosis and the evolution of the Dipnoi. *Palaeobiology*, 10(3) : 293-307.

- Blomquist, G. E., 2009. Methods of sequence heterochrony for describing modular developmental changes in human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 138 : 231-238.
- Cambell, K. S. W., R. E. Barwick et I. D. Lindley, 2000. New data on the structure of Early Devonian lungfish, *Dipnorhynchus*. *Alcheringa*, 24(3-4) : 277-298.
- Cambell, K. S. W. et M. M. Smith, 1987. The Devonian dipnoan *Holodipterus*: dental form variation and remodelling growth mechanisms. *Records of the Australian Museum*, 39 : 131-167.
- Carter, G. S. et L. C. Beadle, 1929. Notes on the habitat and development of *Lepidosiren paradoxa*. *Journal of the Linnaean Society, Zoology*, 37 : 197-203.
- Charest, F. et R. Cloutier, 2008. Evolution of median fins modularity in osteichthyans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3) : 63A.
- Charest, F. et R. Cloutier, 2009. Evolution of median fin modularity in osteichthyans. *Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski*, 114 p.
- Cloutier, R., 1996. Dipnoi (Akinetia: Sarcopterygii). *Devonian fishes and plants of Miguasha, Québec, Canada*. H.-P. Schultze et R. Cloutier (éd.), München, Pfeil, pp. 198-226.
- Cloutier, R., 1997. Morphologie et variations du toit crânien du dipneuste *Scaumenacia curta* (Whiteaves) (Sarcopterygii), du Dévonien supérieur du Québec. *Geodiversitas*, 19(1) : 61-105.
- Cloutier, R., 2010. The fossil record of fish ontogenies: insights into developmental patterns and processes. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 400-413.
- Cloutier, R., A. Caron, T. Grünbaum et N. R. Le François, 2010. Effect of water velocity on the timing of skeletogenesis in the Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* (Salmoniformes: Teleostei): an empirical case of developmental plasticity. *International Journal of Zoology*, 2011 : article ID 470546.

- Cloutier, R., I. Béchar, F. Charest et O. Matton, 2009. La contribution des poissons fossiles de Miguasha à la biologie évolutive du développement. *Le Naturaliste Canadien*, 133 : 84-95.
- Cloutier, R. et J. Leblanc, 2006. Saltatory ontogeny and developmental modularity in the Late Devonian osteolepiform *Eusthenopteron foordi*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3) : 51A.
- Cloutier, R., J.-N. Proust et B. Tessier, soumis. The Miguasha Fossil-Fish-Lagerstätte: a consequence of the Devonian land-sea interactions. *Palaeodiversity and Palaeoenvironment*.
- Cloutier, R. et P. E. Ahlberg, 1996. Morphology, characters, and the interrelationships of basal sarcopterygians. *Interrelationships of Fishes*. L. J. Stiassny, L. R. Parenti et G. D. Johnson (éd.), Academic Press, pp. 445-479.
- Cloutier, R., S. Loboziak, A.-M. Candilier et A. Bliok, 1996. Biostratigraphy of the Upper Devonian Escuminac Formation, eastern Québec, Canada: a comparative study based on miospores and fishes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 93 : 191-215
- Cote, S., R., Carroll, R., Cloutier, et L., Bar-Sagi, 2002. Vertebral development in the Devonian sarcopterygian fish *Eusthenopteron foordi* and the polarity of the vertebral evolution in non-amniotes tetrapods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3) : 487-502.
- Dahlgren, C. P., G. T. Kellison, A. J. Adams, B. M. Gillanders, M. S. Kendall, C. A. Layman, J. A. Ley, I. Nagelkerken et J. E. Serafy, 2006. Marine nurseries and juvenile habitats: concepts and applications. *Marine Ecology Progress Series*, 312 : 291-295.
- Delfino, M. et M. R. Sánchez-Villagra, 2010. A survey of the rock record of reptilian ontogeny. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 432-440.
- Dollo, L., 1895. Sur la phylogénie des Dipneustes. *Bulletin de la Société Belge de Géologie Paléontologie Hydrologie*, 9 : 79-128.

- Du, J., 2002. Combine algorithms for fitting finite mixture distribution. McMaster University unpublished M. Sc. Project.
- Fröbisch, N. B., J. C. Olori, R. R. Schoch et F. Witzmann, 2010. Amphibian development in the fossil record. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 424-431.
- Gould, S. J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap press of Harvard University press, Cambridge, 501 p.
- Grünbaum, T., R. Cloutier et P. Dumont, 2003. Congruence between chondrification and ossification sequences during caudal skeleton development: a *Moxostomatini* case study. *The Big Fish Bang*. H. I. Browman et A. B. Skiftesvik (éd.), Bergen: LFC/ Institute of Marine Research, pp. 161-176.
- Holmgren, N., 1949. Contribution to the question of the origin of tetrapods. *Acta Zoologica*, 30(3) : 459-484.
- Johanson, Z., A. Kearsley, J. den Blaauwen, M. Newman et M. M. Smith, 2010. No bones about it: an enigmatic Devonian fossil reveals a new skeletal framework — a potential role of loss of gene regulation. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 414-423.
- Johanson, Z., J. Joss et D. Wood, 2004. The scapulocoracoid of the Queensland lungfish *Neoceratodus forsteri* (Dipnoi: Sarcopterygii): morphology, development and evolutionary implications for bony fishes (Osteichthyes). *Zoology*, 107 : 93-109.
- Johanson, Z., M. Sutija et J. Joss, 2005. Regionalization of axial skeleton in the lungfish *Neoceratodus forsteri* (Dipnoi). *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 304B : 229-237.
- Johanson, Z., R. Ericsson, J. Long, F. Evans et J. Joss, 2009. Development of the axial skeleton and median fin in Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*. *The Open Zoology Journal*, 2 : 91-101.
- Jolicoeur, P., 1963. Bilateral symmetry and asymmetry in limb bones of *Martes americana* and man. *Reviews of Canadian Biology*, 22 : 409-432.

- Jolicoeur, P., 1998. Introduction à la biométrie, 4^e éd., Décarie, Montréal, 508p.
- Joss, J. M. P., 1998. Are extant lungfish neotenic? *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, 25 : 733-735.
- Joss, J. et Z. Johanson, 2007. Is *Palaeospondylus gunni* a fossil lungfish? Insights from *Neoceratodus forsteri* development. *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)*, 306B: DOI 10.1002.
- Kemp, A., 1986. The biology of the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Kreffft 1870). *Journal of Morphology Supplement*, 1 : 181-198.
- Kemp, A., 1998. On the generic status of *Palaeophichthys parvulus* Eastman 1908 and *Monongahela stenodonta* Lund 1970 (Osteichthyes: Dipnoi). *Annals of Canergie Museum*, 67(3) : 225-243.
- Kemp, A., 1994. Australian Triassic lungfish skulls. *Journal of Paleontology*, 68(3) : 647-654.
- Kemp, A., 2000. *Chirodipterus potteri*, a new Devonian lungfish from New South Wales, Australia: and the ontogeny of chirodipterid tooth plates. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(4) : 665-674.
- Kowalewski, M., E. Dyreson, J. D. Marcot, J. A. Vargas, K. W. Flessa et D. P. Hallmann, 1997. Phenetic discrimination of biometric simpletons: paleobiological implications of morphospecies in the lingulid brachiopod *Glottidia*. *Paleobiology*, 23 : 444-469.
- Krupina, N. I., 1992. Some data on the ontogeny of Devonian dipnoans. *Fossil Fishes as Living Animals*, E. Mark-Kurik (éd.), Academy of Sciences of Estonia, Tallinn, pp. 215-222.
- Krupina, N.I., R. R., Reisz, et D., Scott, 2001. The skull and tooth of *Orlovichthys limnatis*, a Late Devonian dipnoan from Russia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38 : 1301-1311.

- Leblanc, J., 2005. Précisions sur l'anatomie de l'ostéolépiforme *Eusthenopteron foordi* du Dévonien supérieur de Miguasha, Québec. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 86 p.
- Long, J. A., 1993. Cranial ribs in Devonian lungfishes and the origin of the dipnoan air-breathing. *Memoirs of the Australian Association of Palaeontologists*, 15 : 199-209.
- Long, J. A., 1995. *The Rise of Fishes: 500 Million Years of Evolution*. John Hopkins University Press, Baltimore, 223 p.
- Lund, R., 1973. Fossil fishes from southwestern Pennsylvania. Part II. *Monongahela dunkardensis*, new species, (Dipnoi: Lepidosirenidae) from the Dunkard Group. *Annals of Carnegie Museum*, 44 : 71-101.
- Mabee, P. M., P. L. Croftwell, N. C. Bird et A. C. Burke, 2002. Evolution of median fin modules in the axial skeleton of fishes. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 294 : 77-90.
- Matton, O., R. Cloutier et R. Stevenson, 2008. Recovering paleoenvironmental data hidden in bioapatites: geochemistry of fish remains from the Upper Devonien Escuminac Formation (Miguasha, Québec). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3) : 114A.
- Newman, M. J. et J. L. den Blaauwen, 2008. New information on the enigmatic Devonian vertebrate *Palaeospondylus gunni*. *Scottish Journal of Geology*, 44 : 89-91.
- Parent, N. et R. Cloutier, 1996. Distribution and preservation of fossils in the Escuminac Formation. *Devonian Fishes and Plants of Miguasha, Québec, Canada*. H.-P. Schultze et R. Cloutier (éd.), München, Pfeil, pp. 54-78.
- Raff, R. A., 2000. Evo-devo: the evolution of a new discipline. *Nature*, 1 : 74-79.
- Reisz, R. R. et M. M. Smith, 2001. Lungfish dental pattern conserved for 360 million years. *Nature*, 411 : 548-550.

- Reno P. L., M. A. McCollum, M. J. Cohn, R. S. Meindl, M. Hamrick et C. O. Lovejoy, 2008. Patterns of correlation and covariation of anthropoid distal forelimb segments correspond to Hoxd expression territories. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 310B : 240-258.
- Sánchez-Villagra, M. R., 2010. Contributions on fossilised ontogenies: the rock record of vertebrate development. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 399.
- Schultze, H-P., 1984. Juvenile specimens of *Eusthenopteron fordi* Whiteaves, 1881 (osteolepiform rhipidistian, Pisces) from the Late Devonian of Miguasha, Québec, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(1) : 1-16.
- Schultze, H-P., 1994. *Palaeophichthys parvulus* Eastman, 1908, a gnathorhizid dipnoan from Middle Pennsylvanian of Illinois, USA. *Annals of Carnegie Museum*, 63(2) : 105-113.
- Schultze, H-P. et J. Chorn, 1997. The Permo-Carboniferous genus *Sagenodus* and the beginning of modern lungfish. *Contributions to Zoology*, 67(1) : 9-70.
- Smith, M. M., N. I. Krupina et J. Joss, 2002. Developmental constraints conserve evolutionary pattern in an osteichthyan dentition. *Connective Tissue Research*, 43 : 113-119.
- Smith, M. M. et N. I. Krupina, 2001. Conserved developmental processes constrain evolution of lungfish dentitions. *Journal of Anatomy*, 199 : 161-168.
- Szekely, G. L. et M. L. Rizzo, 2005. A new test for multivariate normality. *Journal of Multivariate Analysis*, 93(1) : 58-80.
- Thomson, K. S., 1992. The puzzle of *Palaeospondylus*. *American Scientist*, 80 : 216-219.
- Thomson, K. S., 2004. A paleontological puzzle solved? *American Scientist*, 92 : 209-211.
- Thomson, K. S., M. Sutton, et B. Thomas, 2003. A larval Devonian lungfish. *Nature*, 426 : 834-834.

Urho, L., 2002. Characters of larvae — what are they? *Folia Zoologica*, 51 : 161-186.

Wagner, G. P., M. Palicev et J. M. Cheverud, 2007. The road to modularity. *Nature*, 8(12) : 921-931.

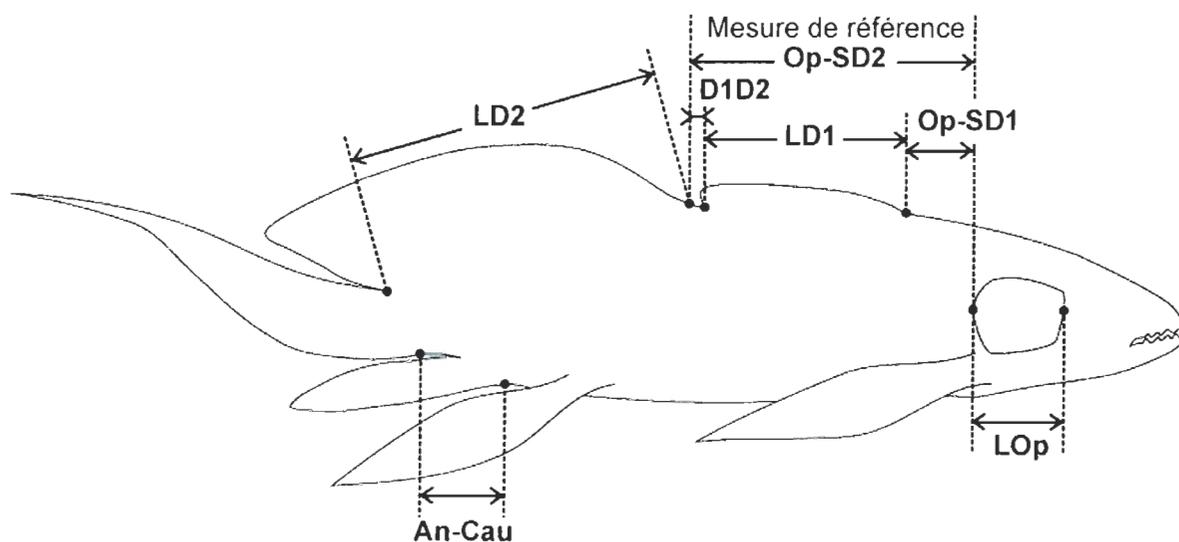


Figure 1. Mesures morphométriques de *Scaumenacia curta* : (LOp) la longueur de l'opercule, (Op-SD1) la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion antérieur de la première nageoire dorsale, (LD1) la longueur de l'insertion de la première nageoire dorsale, (D1D2) la distance interdorsale, soit la distance entre la marge postérieure de la première nageoire dorsale et le point d'insertion antérieur de la deuxième nageoire dorsale, (LD2) la longueur de l'insertion de la deuxième nageoire dorsale, (An-Cau) la distance entre l'insertion antérieure de la nageoire anale et l'insertion ventrale de la nageoire caudale. Mesure de référence : (Op-SD2) la distance entre la marge postérieure de l'opercule et le point d'insertion antérieur de la deuxième nageoire dorsale.

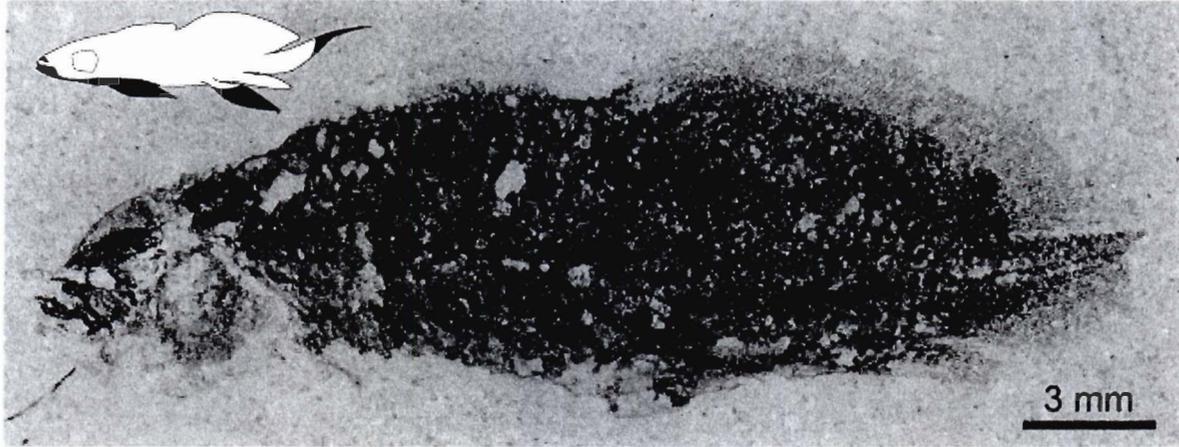


Figure 2. Spécimen de *Scaumenacia curta*, MHNM 04-1379a (30,79 mm LT_{est.}). Le noir de la silhouette représente les régions manquantes sur le spécimen fossile.

Figure 3. Spécimens larvaire et juvénile de *Scaumenacia curta* : A-B) MHNM 04-1293P13r#13 et sa contrepartie C-D) MHNM 04-1293P15r#13 (11,66 mm LT), E-F) MHNM 04-1293P9r#3 (20,83 mm LT_{est}), G-H) MHNM 04-1289 (31,13 mm LT_{est}), I-J) MHNM 04-1288 (31,91 mm LT_{est}), K-L) MHNM 04-1291b (39,16 mm LT_{est}) et M-N) MHNM 04-1293P18r#1 (46,66 mm LT_{est}) [(Anc) anocleithrum, (B-C-E-Z) os B-C-E-Z, (Cl) cleithrum, (Cla) clavicule, (d. Ran) radiaux distaux de la nageoire anale, (Dt) dentaire, (Ept) entoptérygoïde, (Ept. tp) plaque dentaire entoptérygoïdienne, (Gu) plaque gulaire, (hs) épines hémales, (iha) infrahémal, (ns) épines neurales, (Op) opercule, (Pa) pariétal, (Pp) postpariétal, (p. Ran) radiaux proximaux de la nageoire anale, (Pra. tp) plaque dentaire du préarticulaire, (Ps) parasphénoïde, (ri) côtes, (Rn) repli natatoire, (SOp) sous-opercule, (su) supraneuraux, (Sv) sac vitellin, (Vo) vomer, (vra) radiaux ventraux], échelle = 3 mm.

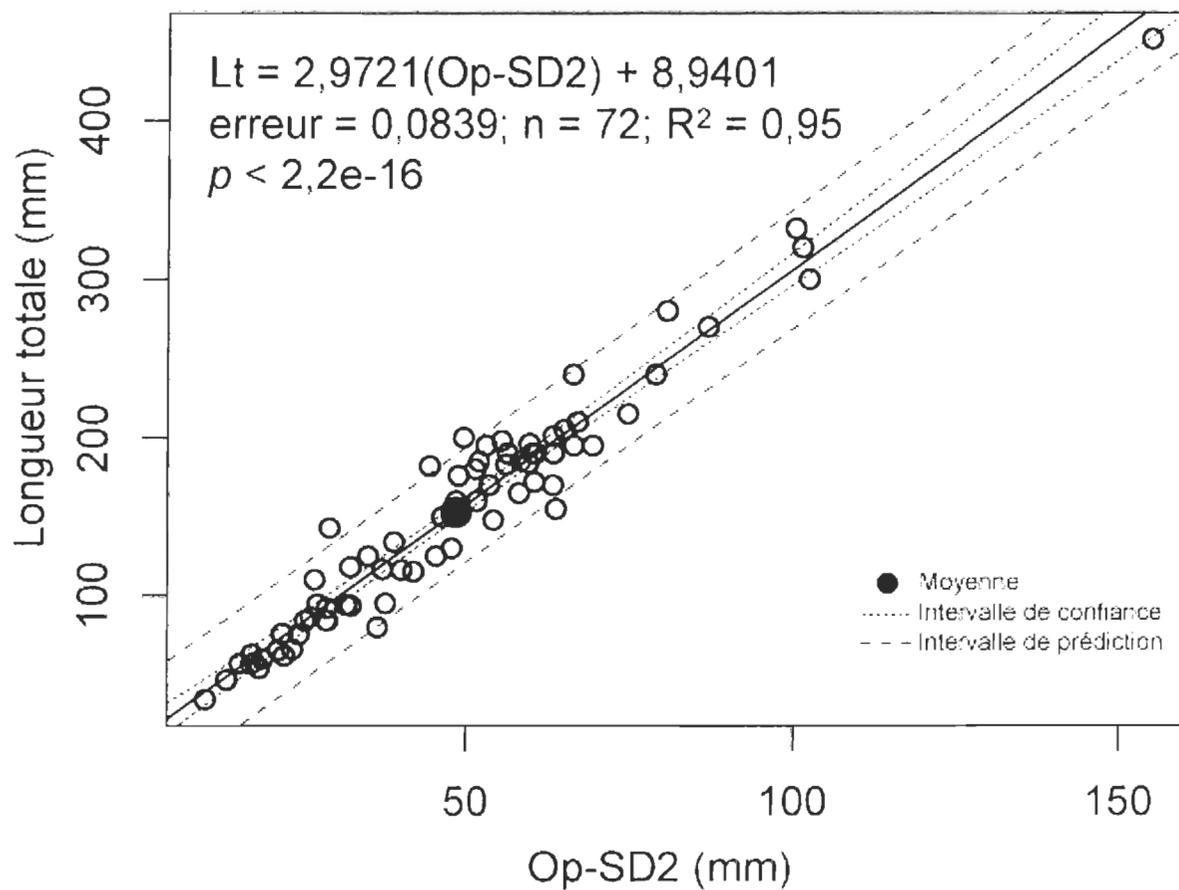


Figure 4. Régression linéaire de la longueur totale en fonction de la distance Op-SD2 des spécimens de référence de *Scaumenacia curta*.

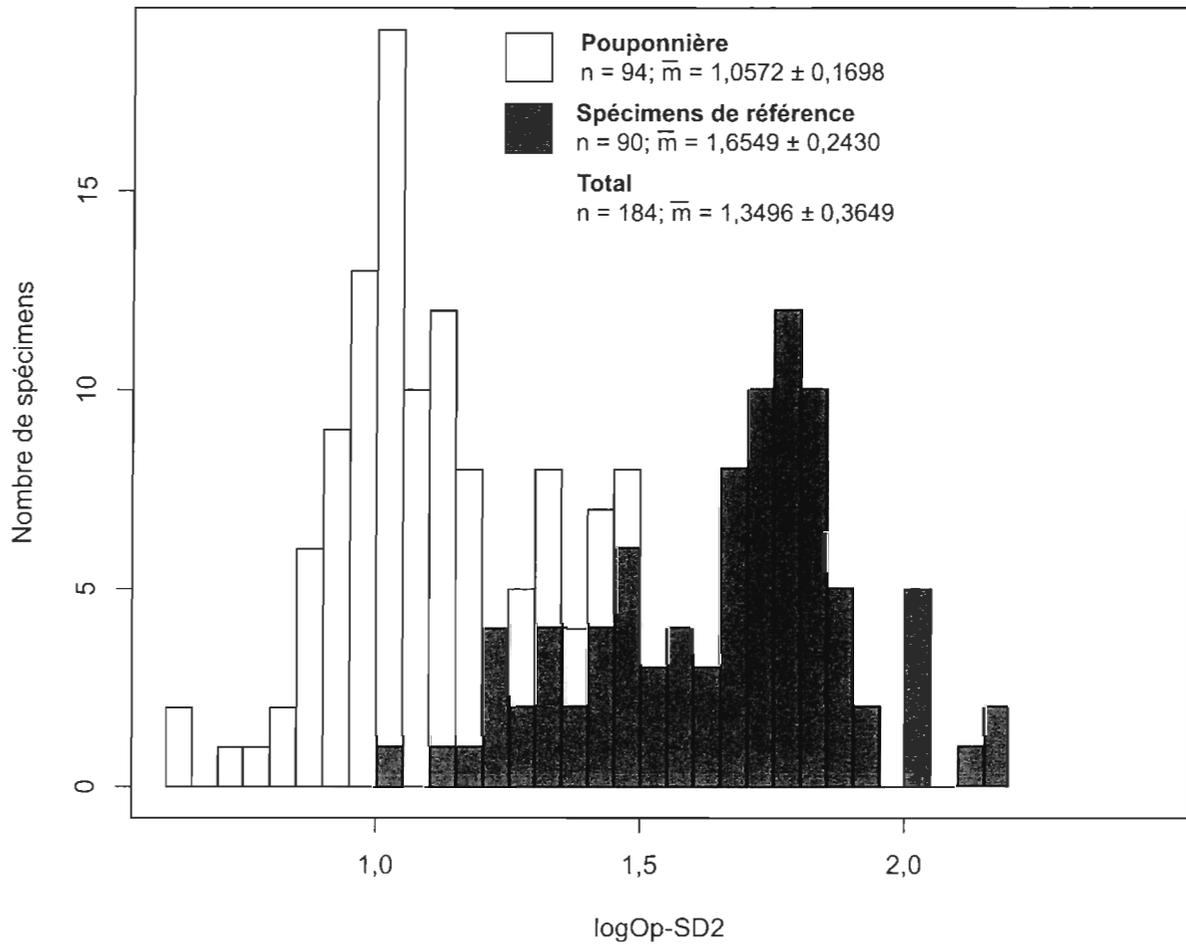


Figure 5. Histogramme de distribution de la taille et statistiques descriptives de *Scaumenacia curta* pour les spécimens de la pouponnière, les spécimens de référence et pour l'ensemble des spécimens regroupés. La distribution de fréquence est représentée selon la mesure de référence logOp-SD2.

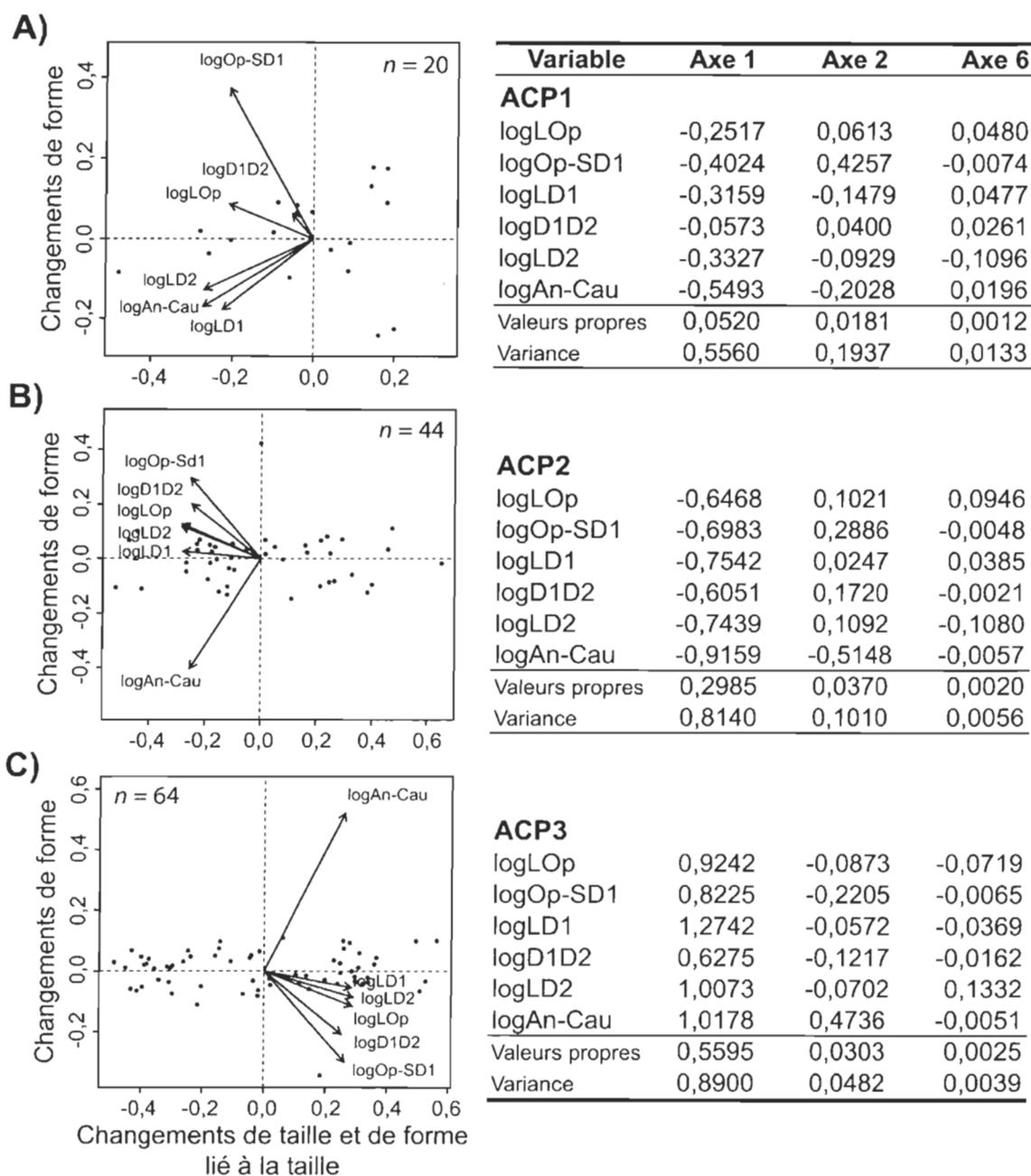


Figure 6. Graphiques et résultats des ACP pour les spécimens de *Scaumenacia curta* provenant de la pouponnière (A), pour les spécimens de référence (B) et pour l'ensemble des spécimens (C). Graphiques des deux premiers axes et matrices des cosinus directeurs, des valeurs propres et de la fraction de la variance expliquée pour les deux premiers et le sixième axe.

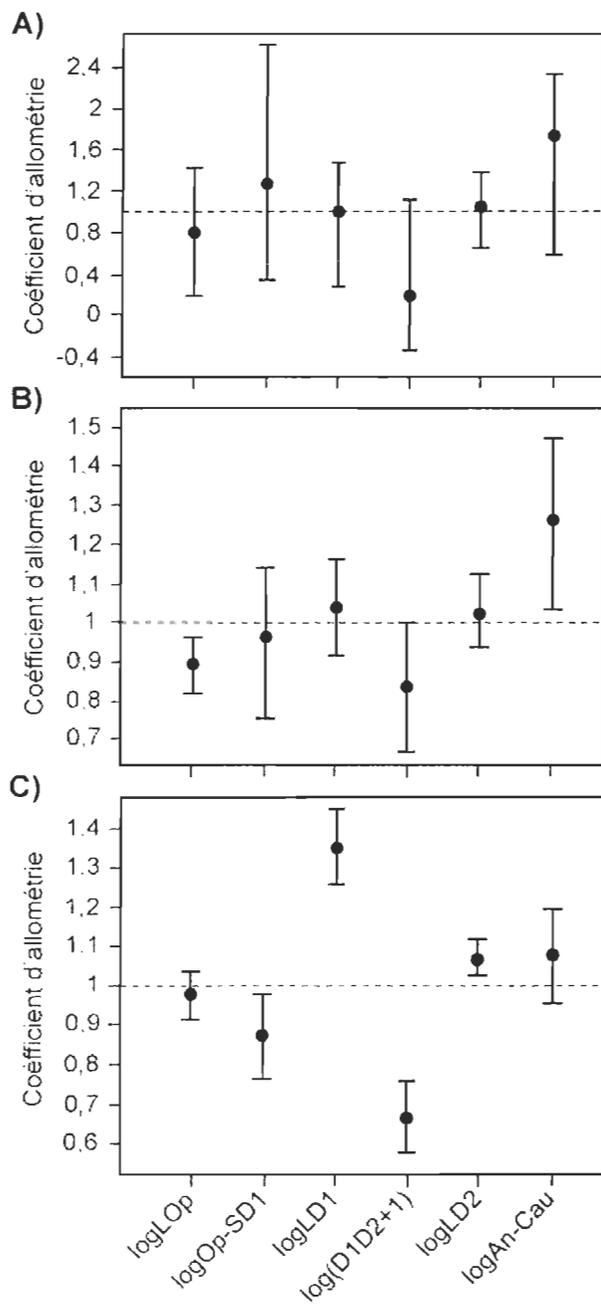


Figure 7. Coefficients d'allométrie multidimensionnelle (●) et intervalles de confiance à 97,5% pour A) les spécimens de la pouponnière (ACPI), B) les spécimens de référence (ACP2) et C) l'ensemble des spécimens de *Scaumenacia curta* (ACP3).

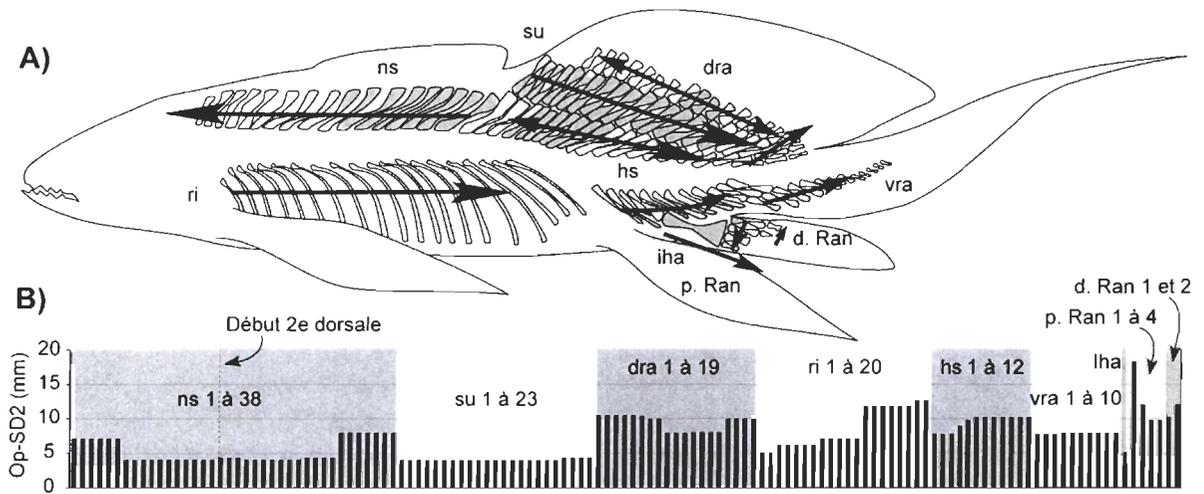


Figure 8. A) Séquences d'ossification des éléments du squelette postcrânien de *Scaumenacia curta* : (ns) épines neurales, (su) supraneurales, (dra) radiaux dorsaux, (ri) côtes, (hs) épines hémales, (vra) radiaux ventraux, (iha) infrahémal, (p. Ran) radiaux proximaux de la nageoire anale et (d. Ran) radiaux distaux de la nageoire anale. Les flèches sur le spécimen indiquent le sens de l'ossification. B) Histogramme représentant la taille (Op-Sd2) à partir de laquelle chaque élément du squelette postcrânien s'ossifie. Squelette modifié de Cloutier (1996).

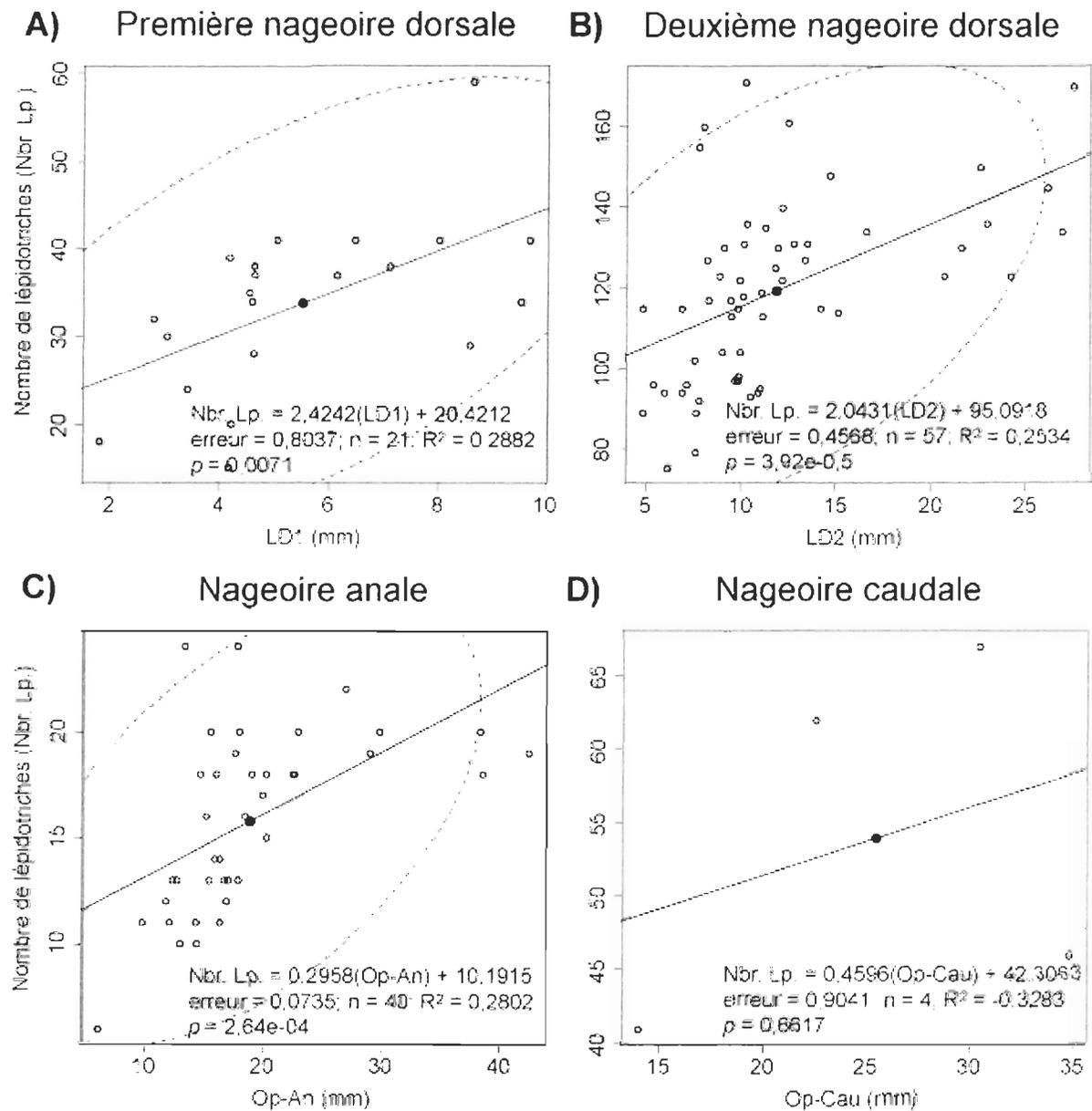


Figure 9. Régressions linéaires du nombre de lépidotriches (Nbr. Lp.) de chacune des nageoires médianes de *Scaumenacia curta* en fonction de leurs mesures morphométriques associées. Ellipse d'équiprobabilité à 95% et moyenne (●).

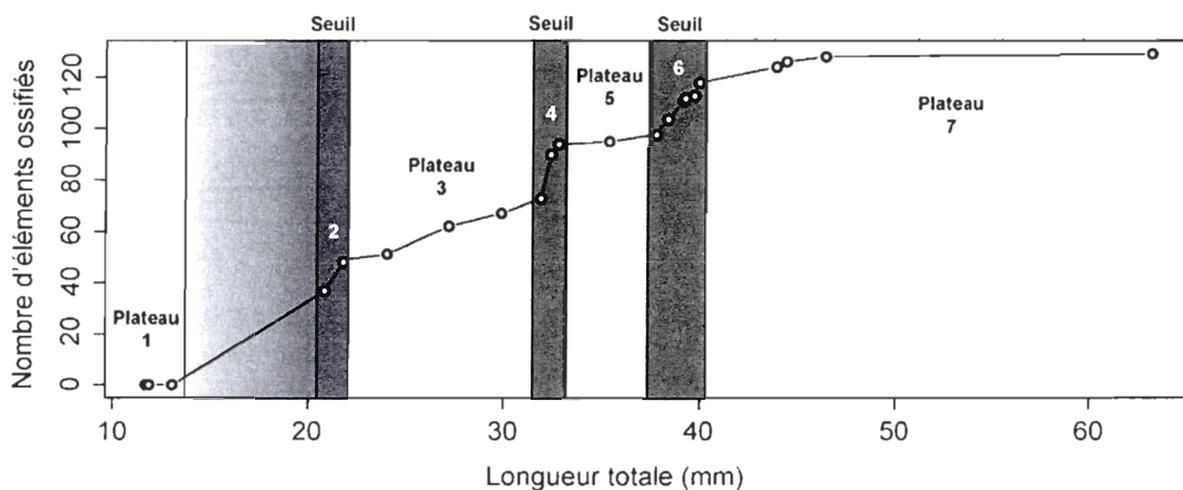


Figure 10. Courbe de maturité représentant le nombre d'éléments postcrâniens ossifiés par rapport à la longueur totale estimée des spécimens de *Scaumenacia curta* provenant de la pouponnière. La zone dégradée de gris représente un intervalle de taille dans lequel aucun spécimen n'a été répertorié jusqu'à ce jour, sur la pouponnière. $n = 23$

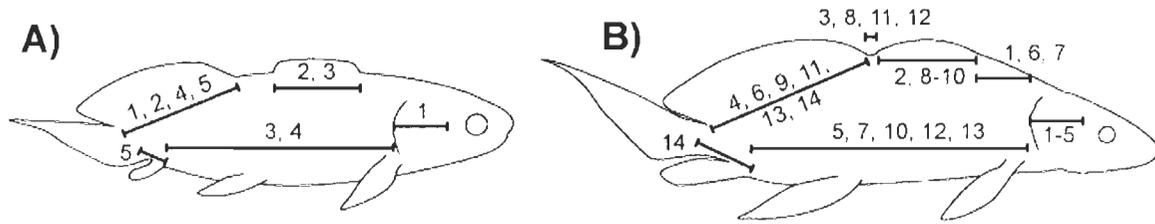


Figure 11. Nombre de coefficient de corrélation de Pearson supérieur à 0,8 pour chacune des mesures morphométriques chez les spécimens de *Scaumenacia curta* A) de la pouponnière et B) des spécimens de référence (modifié de Cloutier *et al.*, 2009).

Tableau 1. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson de *Scaumenacia curta* pour sept variables morphométriques mesurées chez les spécimens de référence (au-dessus de la diagonale) et pour les spécimens de la pouponnière (en dessous de la diagonale), n et p entre parenthèses.

	logLOp	logOp-SD1	logLD1	log(D1D2+1)	logLD2	logOp-An	log(An-Cau+1)
logLOp		0,8746 (62; 0,000)	0,9274 (60; 0,000)	0,8268 (60; 0,000)	0,9590 (59; 0,000)	0,9629 (60; 0,000)	0,7824 (52; 0,000)
logOp-SD1	0,7162 (34; 0,000)		0,7538 (81; 0,000)	0,7161 (77; 0,000)	0,8330 (71; 0,000)	0,8866 (73; 0,000)	0,6164 (63; 0,000)
logLD1	0,6331 (34; 0,000)	0,4303 (47; 0,003)		0,8132 (77; 0,000)	0,9524 (69; 0,000)	0,9464 (69; 0,000)	0,7984 (62; 0,000)
log(D1D2+1)	0,3130 (37; 0,059)	-0,0921 (42; 0,562)	0,3362 (42; 0,030)		0,8606 (74; 0,000)	0,8317 (72; 0,000)	0,6855 (66; 0,000)
logLD2	0,8535 (55; 0,000)	0,4206 (34; 0,013)	0,9146 (35; 0,000)	0,3593 (37; 0,029)		0,9776 (74; 0,000)	0,8198 (70; 0,000)
logOp-An	0,7254 (57; 0,000)	0,8175 (36; 0,000)	0,8627 (36; 0,000)	0,4699 (36; 0,004)	0,9380 (56; 0,000)		0,7866 (73; 0,000)
log(An-Cau+1)	0,6860 (55; 0,000)	0,4830 (35; 0,003)	0,6325 (35; 0,000)	-0,0987 (35; 0,573)	0,8106 (56; 0,000)	0,6663 (71; 0,000)	

Tableau 2. Patrons d'ossification des éléments du squelette postcrânien de *Scaumenacia curta*, de *Lepidosiren paradoxa* (Arratia *et al.*, 2001), de *Neoceratodus forsteri* (patron de chondrification tiré de Johanson *et al.*, 2009) et d'*Eusthenopteron foordi* (Côte *et al.*, 2002; Leblanc, 2005; Charest et Cloutier, 2009; Cloutier, 2010). Observation non applicable (N/A) et non disponible (N/D).

	<i>S. curta</i>		<i>L. paradoxa</i>	<i>N. forsteri</i>	<i>E. foordi</i>	
Épines neurales						
2 secteurs d'ossification	oui		non	non	oui	
Patron	avant du corps : postéro-antérieur	sous la dorsale : bidirectionnel	antéro-postérieur	avant du corps bidirectionnel	avant du corps : antéro-postérieur	région caudale : bidirectionnel
Supraneuraux						
Patron	antéro-postérieur		bidirectionnel	bidirectionnel	N/A	
Radiaux dorsaux D2						
Patron	bidirectionnel		bidirectionnel	bidirectionnel	postéro-antérieur	
Éléments de soutien de la dorsale						
Patron	proximo-distal		proximo-distal	proximo-distal	distal-proximal	
Épines hémiales						
2 secteurs d'ossification	non		non	non	oui	
Patron	antéro-postérieur		antéro-postérieur	antéro-postérieur	avant du corps : postéro-antérieur	région caudale : bidirectionnel
Infrahémaux						
Patron	N/A		antéro-postérieur	bidirectionnel	N/A	
Radiaux ventraux						
Patron	antéro-postérieur		bidirectionnel	bidirectionnel	bidirectionnel	
Radiaux de l'anale						
Patron	Radiaux proximaux postéro-antérieur	Radiaux distaux antéro-postérieur	N/A	N/A	postéro-antérieur	
Éléments de soutien de l'anale						
Patron	proximo-distal		N/A	N/A	distal-proximal	
Côtes						
Patron	antéro-postérieur		N/D	antéro-postérieur	N/D	

CONCLUSION

La série de tailles du dipneuste dévonien *Scaumenacia curta* élaborée dans le cadre de la présente étude, fournit pour la première fois, une série ontogénétique couvrant trois périodes du développement (larvaire, juvénile et adulte) pour une espèce de poisson fossile. Avec sa grande abondance de petits spécimens bien conservés, la pouponnière fossile de la Formation d'Escuminac a également permis de remplir tous les critères d'élaboration d'une série de tailles (Schultze, 1984; Cloutier 2010), y compris le critère voulant que les spécimens proviennent tous du même horizon. L'opportunité offerte par les spécimens de *S. curta* n'est qu'un exemple de ce que pourront fournir les milliers d'autres spécimens des six autres espèces fossiles présentes sur la pouponnière.

Malgré les quelques 600 spécimens observés au cours de la présente étude, plusieurs centaines de spécimens n'ont toujours pas fait l'objet d'observations attentives. Bien que la série ontogénétique fournie par la pouponnière inclue trois périodes du développement, il reste tout de même un intervalle de taille, dans le développement de *S. curta*, qui n'est pas documenté, soit le remodelage du repli natatoire médian. L'absence des spécimens représentant cette étape du développement et le petit nombre de spécimens larvaires échantillonnés sont-ils des indices que l'habitat pré-métamorphose de *S. curta* n'était pas le même que celui des juvéniles? Est-ce que ce qu'on appelle communément la «pouponnière» en est vraiment une pour *S. curta*?

La pauvreté des données disponibles sur l'ontogénie et le développement (notamment au niveau des patrons d'ossification des éléments postcrâniens) des dipneustes actuels souligne une grande lacune dans l'étude du développement de ces espèces actuelles. Pour les trois espèces menacées de *Protopterus* (*P. amphibius*, *P. annectens* et *P. dolloi*) (Goudswaard *et al.*, 2002; IUCN, 2010), une connaissance approfondie de leurs ontogénies

pourrait permettre de souligner les périodes de changements critiques, (période de seuil dans une ontogénie saltatoire, par exemple) dans leur développement pour mettre en valeur des mesures appropriées afin de favoriser leur survie. Ainsi, dans un cadre de biologie évolutive du développement, une étude en paléontologie met ici en lumière une lacune à l'accès des connaissances pouvant avoir des répercussions en biologie de la conservation.

Une fois de plus, une espèce paléoichthyenne du Dévonien supérieur de Miguasha se démarque dans une étude en biologie du développement.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEMIS, W. E., 1984. Paedomorphosis and the evolution of the Dipnoi. *Palaeobiology*, 10(3) : 293-307.
- CLOUTIER, R., I. BECHARD, F. CHAREST et O. MATTON, 2009. La contribution des poissons fossiles de Miguasha à la biologie évolutive du développement. *Le Naturaliste Canadien*, 133 : 84-95.
- CLOUTIER, R., 2010. The fossil record of fish ontogenies: insights into developmental patterns and processes. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 400-413
- DELFINO, M. et M. R. SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2010. A survey of the rock record of reptilian ontogeny. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 432-440.
- DOLLO, L., 1895. Sur la phylogénie des Dipneustes. *Bulletin de la Société Belge de Géologie Paléontologie Hydrologie*, 9: 79-128.
- FRÖBISCH, N. B., J. C. OLORI, R. R. SCHOCH et F. WITZMANN, 2010. Amphibian development in the fossil record. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 424-431.
- GOUDSWAARD, K. P. C., F. WITTE et L. J. CHAPMAN, 2002. Decline of the African lungfish (*Protopterus aethiopicus*) in Lake Victoria (East Africa). *East African Wild Life Society, African Journal of Ecology*, 40 : 42-52.
- IUCN, page consultée le 15 décembre 2010. IUCN Red List of Threatened Species. [En ligne], URL : <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>
- JOSS, J. M. P., 1998. Are extant lungfish neotenic? *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, 25 : 733-735.

LONG, J. A., 1995. The rise of fishes: 500 million years of evolution. John Hopkins University Press, Baltimore, 223 p.

RAFF, R. A., 2000. Evo-devo: the evolution of a new discipline. *Nature*, 1 : 74-79.

SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R., 2010. Contributions on fossilised ontogenies: the rock record of vertebrate development. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 : 399

SCHULTZE, H.-P., 1984. Juvenile specimens of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1881 (osteolepiform rhipidistian, Pisces) from the Late Devonian of Miguasha, Quebec, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(1) : 1-16.

