

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Paléobiologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier

Patrons allométriques et convergence morphologique chez un organisme éteint

Présentée par Félix NESME

Le 21 mai 2025

Sous la direction de Catherine GIRARD
et Sabrina RENAUD

Devant le jury composé de

Emilia JAROCHOWSKA, Assistant professor, Université d'Utrecht (NL)

Nicolas GOUEMAND, Professeur, ENS de Lyon

Carine RANDON, Maitre de Conférences, Sorbonne Université

Pierre Olivier ANTOINE, Professeur, Université de Montpellier

Catherine GIRARD, Chargée de Recherche, Université de Montpellier

Sabrina RENAUD, Directrice de Recherche CNRS, Université Lyon 1

Rapportrice

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

Directrice de thèse

Directrice de thèse



UNIVERSITÉ DE
MONTPELLIER

Celui qui trouve sans chercher est celui qui a longtemps cherché sans trouver - Gaston Bachelard

Remerciements

Cette thèse est l'aboutissement d'un rêve qui a commencé il y a plus de 24 ans, à une époque dont je ne peux même pas me souvenir. Aussi, dresser une liste exhaustive de toutes les personnes m'ayant aidé à arriver où j'en suis aujourd'hui me serait impossible. Je me dois tout de même de remercier ma famille, qui a su me pousser à travailler et me soutenir, l'école n'ayant jamais été mon amie ; je n'aurais jamais pu arriver aussi loin sans eux. Parmi eux, je remercie tout spécialement feu mes grands-parents, qui ont directement participé à nourrir ma curiosité et ma passion pour la paléontologie en enregistrant les émissions sur la nature qui passaient à la télévision. Je souhaite également remercier mes amis de longue date Morgan, Louis, David et Rémi qui m'ont accompagné durant presque toute ma vie. Je suis profondément reconnaissant envers mes amis de licence, Erwan en tête, pour m'avoir pendant ces presque dix ans motivé, aidé en cours et poussé à continuer mes études malgré mes tentatives répétées d'abandonner la paléontologie pour aller ramasser des salades. Pour les mêmes raisons je veux remercier mes amis de master, et tout particulièrement Léa qui m'a poussé à croire en moi et en ma capacité à devenir chercheur. Merci beaucoup à Jika et Kévin pour le soutien moral que vous m'avez apporté à travers nos soirées jeux en ligne. Merci beaucoup à mes amis de thèse, qui m'ont aidé à tenir et joué avec moi aux jeux de société. Merci beaucoup à mon grand frère de thèse Alex qui m'a accompagné et beaucoup aidé pendant ces trois ans et demi. Plus prosaïquement, j'aimerais remercier mes directrices, Catherine et Sabrina, pour avoir su me supporter (dans tous les sens du terme), pour m'avoir conseillé, écouté, aiguillé et ce malgré ma capacité naturelle à être une sacrée tête de mule. Un grand merci également à Raimund, dont l'aide précieuse et l'expérience m'ont beaucoup aidé. Merci à Jérémy et Mathieu, qui m'ont appris à travailler dur et à supporter la pression. Enfin, j'aimerais remercier Dennisse et Bohémond, mes sources quotidiennes de bonheur, ainsi que mon chien Vodka qui, lorsqu'elle était encore là, m'a réconforté pendant les moments où j'étais au plus bas.

Table des matières

Remerciements

Introduction.....1

Chapitre 1. Convergent allometric trajectories in Devonian–Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts

Résumé..... 12

Article : Nesme et al. (2025) <https://doi.org/10.4202/app.01198.2024>..... 13

Appendice Chapitre 1..... 30

Article : Nesme et al. (2025) <https://doi.org/10.18563/journal.m3.254>..... 31

Chapitre 2. Environmental variations modulate allometric trajectories in unornamented Carboniferous *Polygnathus* conodonts

Résumé..... 35

Manuscrit : Environmental variations modulate allometric trajectories in unornamented Carboniferous *Polygnathus* conodonts..... 37

Supplementary Tables..... 73

Chapitre 3. Variations de la relation entre la forme de *Polygnathus* et l’environnement du Frasnien au Carbonifère..... 79

Tableaux supplémentaires..... 122

Conclusions et Perspectives..... 125

Abstract..... 130

Introduction

Pour qu'un organisme puisse avoir une descendance et transmettre ses gènes, contribuant ainsi à la perpétuation du processus évolutif, il doit d'abord atteindre l'âge adulte. Pour cela il est nécessaire que l'organisme soit adapté à son environnement durant toutes les phases de son développement. Les contraintes appliquées par l'environnement étant propres à chaque stade de l'ontogénie, cela peut amener les organismes à changer de morphologie lorsque leur taille augmente, relation appelé allométrie.

Cette interaction entre contraintes environnementales et allométrie peut amener des organismes morphologiquement distincts à converger vers des morphologies similaires lors de l'ontogénie (Adams and Nistri, 2010; Klingenberg, 2010). De la même manière que les contraintes environnementales changent au cours de l'ontogénie, elles peuvent varier au cours du temps. Cela amène chaque stade du développement à être adapté à des conditions différentes de ceux de la génération précédente et entraîne des changements allométriques au cours du temps. Sur le temps long, des variations environnementales similaires peuvent se répéter, conduisant ces changements allométriques à se répéter également.

Les variations à long terme de ces liens entre changements allométriques et variations environnementales ne peuvent être étudiées que sur un temps long, ce que permet le registre fossile. L'effet de l'allométrie dans les processus évolutifs a déjà été largement exploré à travers l'étude des fossiles (e.g Gerber, 2011; Gerber et al., 2007; Girard et al., 2022; Mazza and Martinez-Perez, 2016; Werdelin and Long, 1986), tout comme l'influence de l'environnement (e.g Renaud et al., 2021; Teusch and Guralnick, 2003; van Asperen, 2010; Webber and Hunda, 2007). Mais malgré l'importance qu'elles revêtent dans les processus de convergence, les contraintes à long terme appliquées par les variations environnementales sur les patrons allométriques restent peu étudiées.

Les études présentées au cours de cette thèse auront donc pour objectif d'étudier le rôle de l'interaction entre les variations environnementales et l'allométrie dans les processus de convergence morphologique.

De telles études requièrent (1) un taxon fossile avec un nombre élevé de spécimens tout au long d'une longue séquence stratigraphique et (2) une séquence stratigraphique s'étant déposée lors d'une période présentant des variations environnementales répétées.

Les conodontes

Les conodontes étaient des animaux vermiformes marins certainement affiliés aux vertébrés (Donoghue et al., 2000). Sans équivalents actuels, ils sont apparus au Cambrien (-500 Ma) et ont disparu près de la limite entre le Trias et le Jurassique (Briggs et al., 1983; Du et al., 2023). Ils sont principalement connus par leurs éléments buccaux phosphatés fossiles, organisés en appareil buccal, qui constituaient leurs seuls tissus minéralisés (Sweet, 1988). Leur grande diversité, l'évolution rapide de leur morphologie et leur répartition globale font de ces fossiles un formidable outil stratigraphique pour le Paléozoïque et le Trias (Sweet, 1988). Les éléments conodontes sont également un excellent outil pour reconstruire les paléotempératures via la composition isotopique de l'oxygène contenu dans l'apatite qui les compose (Joachimski et al., 2009; Joachimski and Buggisch, 2002; Luz et al., 1984). Les genres de conodontes ayant des préférences de bathymétrie différentes, l'abondance relative de chaque genre de conodonte (i.e. le biofaciès à conodontes) est utilisé pour reconstruire les tendances bathymétriques du Paléozoïque jusqu'à la fin du Trias (e.g Girard, 1994; Krystyn et al., 2003; Sandberg, 1976; Wu et al., 2014).

Comme peut le laisser penser leur nom, ces éléments sont considérés comme ayant une fonction analogue à celle des dents des autres vertébrés (Donoghue and Purnell, 1999). Ils s'en distinguent cependant entre autres par leur mode de croissance. En effet, chose inédite chez les

vertébrés, les éléments conodontes croissaient tout au long de la vie de l'animal par accrétion de lamelles concentriques à la surface de l'élément (Donoghue and Purnell, 1999; Jeppsson, 1979; Shirley et al., 2018). Cette particularité implique que ou bien les éléments étaient recouverts de tissus en permanence, ou bien qu'ils alternaient entre épisodes d'éruption des éléments en dehors des tissus et de rétractation (Jeppsson, 1979; Shirley et al., 2018). Ce mode de croissance unique permet de suivre de façon détaillée les changements de forme liés à l'allométrie, et a rendu possible l'étude de l'ontogénie de plusieurs genres de conodontes (e.g Dzik, 2006; Girard et al., 2022, 2007; Souquet et al., 2022; Zhuravlev et al., 2021).

Les éléments les plus robustes de l'appareil, les éléments pectiniformes (P₁), situés à l'arrière de l'appareil buccal, avaient un rôle dans la comminution des particules alimentaires, comme le montre l'occurrence de traces d'usure (Martinez-Pérez et al., 2014b, 2016). Les conodontes étaient probablement des consommateurs primaires (Balter et al., 2019) et bien qu'on ignore exactement ce dont ils se nourrissaient, certains indices semblent indiquer une partition écologique entre les genres de conodontes (Assemat et al., 2023; Terrill et al., 2022) et un changement d'habitudes alimentaires au cours de l'ontogénie (Shirley et al., 2018; Terrill et al., 2022).

Pour réduire les particules alimentaires, les éléments P₁ de certains genres de conodontes, tel que *Polygnathus*, entraient en occlusion (Donoghue and Purnell, 1999; Martinez-Pérez et al., 2016, 2014a). Cependant, contrairement à l'immense majorité des vertébrés où l'occlusion se fait par un mouvement vertical, l'occlusion de ces conodontes opposait éléments P₁ dextre et senestre (Purnell and Donoghue, 1997; Purnell, 1995). L'emboîtement était vraisemblablement favorisé dans cette organisation particulière par une asymétrie entre les éléments droits et gauches (Donoghue and Purnell, 1999; Purnell, 1995).

Cette asymétrie de l'élément P₁ a déjà été étudiée chez le genre *Polygnathus* au Famennien, le dernier étage du Dévonien (Renaud et al., 2021). Cette étude avait pu mettre en évidence une asymétrie bilatérale directionnelle des éléments P₁ et une corrélation entre leurs changements morphologiques au cours du temps et les variations du biofaciès à conodontes.

Le genre *Polygnathus* (Hinde, 1879) a une distribution temporelle allant du Praguien, dans le Dévonien Inférieur, jusqu'au Tournaisien, dans le Carbonifère Inférieur (Becker, 2012; Ziegler, 1973), pendant laquelle il est très abondant dans les niveaux calcaires. *Polygnathus* est un taxon fossile avec un nombre élevé de spécimens tout au long d'une longue séquence stratigraphique.

La période du Dévonien supérieur au Carbonifère inférieur

Le Famennien, le dernier étage géologique du Dévonien, est une période particulièrement instable en ce qui concerne les conditions environnementales, comme en témoignent les crises d'extinction globale du Kellwasser, à la limite Frasnien – Famennien et de l'évènement Hangenberg, qui se déroule peu avant la limite Famennien - Tournaisien (Carbonifère Inférieur) (Kaiser et al., 2016; Walliser, 1996).

La crise du Kellwasser, une des plus grandes crises d'extinction du Phanérozoïque, coïncide avec deux périodes d'anoxie à la fin du Frasnien, le Kellwasser inférieur (LKW) et le Kellwasser supérieur (UKW) (Schindler, 1990; Walliser, 1996). La crise du Hangenberg, qui se déroule à la fin du Famennien, coïncide également avec un évènement d'anoxie. Ces périodes d'anoxie, matérialisées par des niveaux de schistes noirs, se seraient produites lors d'épisodes de transgression-régression rapides du niveau marin (Walliser, 1996). En plus de ces deux crises, le Famennien compte également d'autres évènements d'anoxie globaux de moindre importance, les évènements d'anoxie de l'*annulata* et du Dasberg (Becker, 1993; House, 1985; Walliser, 1983). Bien que les causes exactes des périodes d'anoxie du Famennien soient encore

débatues et qu'elles puissent différer d'un évènement à l'autre, ces évènements témoignent de variations environnementales répétées dans cet intervalle.

Hypothèses

Pour cette thèse, quatre hypothèses ont été formulées :

H1) Chez les vertébrés, la morphologie des structures en lien avec l'alimentation, telles que les dents, est considéré comme étant influencée en premier lieu par l'occlusion et le régime alimentaire (D'Amore, 2015; Davis, 2011; Frédérick and Vandewalle, 2011; Polly, 2015; Smits and Evans, 2012). Si juvéniles et adultes n'ont pas les mêmes habitudes alimentaires, alors **des changements de morphologie devraient être visibles au cours de l'ontogénie.**

H2) L'asymétrie mise en évidence chez les conodontes est considérée comme permettant d'améliorer l'occlusion (Hogancamp et al., 2017; Hogancamp and Barrick, 2018). **Dans ce cas, une stabilité du patron d'asymétrie au cours du temps est attendue.**

H3) Les ressources alimentaires étant elles-mêmes dépendantes des conditions environnementales, les structures morphologiques impliquée dans d'alimentation, telles que les dents, sont indirectement soumises à des pressions sélectives liées à l'environnement (e.g Polly, 2015; Polly et al., 2011). **Une relation entre la forme des éléments conodontes et les variations environnementales devrait donc être décelable et celle-ci devrait varier avec l'ontogénie.**

H4) Les évènements d'anoxie correspondent à des épisodes de variations brutales de l'environnement, qui entraînent des remodelages des écosystèmes et des réseaux trophiques. Ces changements impactant les morphologies des organismes, **des changements importants de forme en lien avec les évènements d'anoxie sont donc attendus.**

Résumé des méthodes

Pour tester ces hypothèses, trois coupes géologiques situées en Montagne Noire ont été étudiées pour documenter trois étages différents : Coumiac Carrière Supérieure pour le Frasnien, le Col des Tribes pour le Famennien et le Puech de la Suque pour le Tournaisien. Des techniques complémentaires d'imagerie 2D et 3D ont été mises en œuvre afin de caractériser la forme des éléments P₁ de *Polygnathus*. Compte-tenu de la spécificité de l'échantillonnage des analyses 2D et 3D, les problématiques abordées sont légèrement différentes. L'approche 2D a été utilisée pour suivre l'évolution de la forme du contour de la plateforme au cours du temps et en fonction des variations environnementales. L'approche 3D a été employée pour caractériser l'ontogénie et les patrons d'asymétrie dans un sous-échantillonnage correspondant à des tranches de temps et/ou unités taxonomiques cibles. Dans les deux cas, la forme des *Polygnathus* a été quantifiée au moyen de méthodes de morphométrie géométrique, basées sur un ensemble de points de repères (« landmarks »). La taxonomie des conodontes est essentiellement basée sur la morphologie des éléments de grande taille, dit « adultes », en conséquence de quoi il est souvent compliqué d'identifier les spécimens de petite taille au niveau spécifique, car ils n'ont pas encore les caractères taxonomiques typiques des adultes. Pour contourner ce problème, étant donné le caractère indispensable des petits spécimens dans la caractérisation de l'allométrie, les échantillons ont été traités à l'échelle du genre, sans distinction entre les espèces.

Structure de la thèse

Dans le **premier chapitre** sont abordées les questions des changements de morphologie au cours de l'ontogénie et de la stabilité des patrons d'asymétrie. La morphologie des éléments P₁ de *Polygnathus*, provenant de dix niveaux du Puech de la Suque, a été caractérisée à l'aide de landmarks 3D. Les résultats montrent que malgré des changements de morphologie au cours du temps, l'asymétrie reste stable au cours du temps et de l'ontogénie. Bien que basée sur un

échantillon restreint mais avec le détail de la 3D, cette étude a mis en évidence des trajectoires allométriques qui changeaient d'orientation au cours du temps.

Dans le **second chapitre**, il est question d'explorer si les variations des trajectoires au chapitre 1 sont dues à un forçage des variations environnementales. Pour cela des techniques de landmarks 2D, permettant un plus grand échantillonnage, ont permis de caractériser la morphologie des *Polygnathus* provenant de 19 niveaux du Puech de la Suque. Les variations de la morphologie ont été comparées à trois estimateurs environnementaux : les isotopes de l'oxygène de l'apatite des conodontes, estimateur des paléotempératures (Joachimski et al., 2009), le biofaciès à conodontes et le microfaciès, qui se base sur l'observation microscopique de lames minces, tous deux estimateurs de la bathymétrie (Flügel, 2010; Seddon and Sweet, 1971). La morphologie des petits spécimens change au cours du temps en fonction du biofaciès, avec un élargissement de la plateforme lorsque la profondeur d'eau augmente. Cette relation ne semblant pas en accord avec les résultats d'une étude précédente sur le Famennien, l'objectif du **troisième chapitre** a été de déterminer les facteurs biotiques et abiotiques pouvant expliquer cette différence. Pour cela les éléments P₁ de *Polygnathus* provenant de Coumiac Carrière Supérieure, du Col des Tribes et du Puech de la Suque ont été analysés ensemble. Les variations de la morphologie, caractérisée par les landmarks 2D, sont corrélées aux variations du biofaciès durant les périodes séparant les évènements d'anoxie. L'orientation de la relation entre la forme et le biofaciès est similaire dans les périodes inter-évènements et change lors des évènements d'anoxie.

Références

- Adams, D.C., Nistri, A., 2010. Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: *Plethodontidae*). *BMC Evolutionary Biology* 10, 216. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-216>
- Assemat, A., Thiery, G., Lieffroy, T., Girard, C., 2023. Shape diversity in conodont elements, a quantitative study using 3D topography. *Marine Micropaleontology* 184, 102292. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2023.102292>

- Balter, V., Martin, J.E., Tacail, T., Suan, G., Renaud, S., Girard, C., 2019. Calcium stable isotopes place Devonian conodonts as first level consumers. *Geochemical Perspectives Letters* 36–39. <https://doi.org/10.7185/geochemlet.1912>
- Becker, R., 2012. The uncounted species of *Polygnathus* – Plea for clear tracks through a taxonomic jungle. *SDS Newsletter* 27, 42–48.
- Becker, R., 1993. Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to Lowermost Carboniferous global ammonoid diversity, in: *The Ammonoidea: Environment, Ecology, and Evolutionary Change*. pp. 105–164.
- Briggs, D.E.G., Clarkson, E.N.K., Aldridge, R.J., 1983. The conodont animal. *Lethaia* 16, 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1983.tb01993.x>
- D’Amore, D.C., 2015. Illustrating ontogenetic change in the dentition of the Nile monitor lizard, *Varanus niloticus*: a case study in the application of geometric morphometric methods for the quantification of shape–size heterodonty. *Journal of Anatomy* 226, 403–419. <https://doi.org/10.1111/joa.12293>
- Davis, B.M., 2011. Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the “Dual-Origin” hypothesis. *J Mammal Evol* 18, 227–244. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9168-8>
- Donoghue, P.C., Forey, P.L., Aldridge, R.J., 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* 75, 191–251. <https://doi.org/10.1017/s0006323199005472>
- Donoghue, P.C.J., Purnell, M.A., 1999. Mammal-like occlusion in conodonts. *Paleobiology* 25, 58–74. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(1999\)025<0058:MOIC>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(1999)025<0058:MOIC>2.3.CO;2)
- Du, Y., Onoue, T., Tomimatsu, Y., Wu, Q., Rigo, M., 2023. Lower Jurassic conodonts from the Inuyama area of Japan: implications for conodont extinction. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11, 1135789. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1135789>
- Dzik, J., 2006. The Famennian “Golden Age” of conodonts and ammonoids in the Polish part of the Variscan sea. *Palaeontologia Polonica* 63, 1–360.
- Flügel, E., 2010. *Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-03796-2>
- Frédérich, B., Vandewalle, P., 2011. Bipartite life cycle of coral reef fishes promotes increasing shape disparity of the head skeleton during ontogeny: an example from damselfishes (*Pomacentridae*). *BMC Evol Biol* 11, 82. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-82>
- Gerber, S., 2011. Comparing the differential filling of morphospace and allometric space through time: The morphological and developmental dynamics of Early Jurassic ammonoids. *Paleobiology* 37, 369–382. <https://doi.org/10.2307/23014728>
- Gerber, S., Neige, P., Eble, G., 2007. Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity: a study of Early Jurassic ammonites. *Evolution & development* 9, 472–82. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2007.00185.x>
- Girard, C., 1994. Conodont biofacies and event stratigraphy across the D/C boundary in the stratotype area (Montagne Noire, France). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 168, 299–309.
- Girard, C., Charruault, A.-L., Gluck, T., Corradini, C., Renaud, S., 2022. Deciphering the morphological variation and its ontogenetic dynamics in the Late Devonian conodont *Icriodus alternatus*. *Fossil Record* 25, 25–41. <https://doi.org/10.3897/fr.25.80211>
- Girard, C., Renaud, S., Feist, R., 2007. Morphometrics of the Late Devonian conodont genus *Palmatolepis*: Phylogenetic, geographical and ecological contributions of a generic approach. *Journal of Micropalaeontology* 26, 61–72. <https://doi.org/10.1144/jm.26.1.61>
- Hinde, G.J., 1879. On conodonts from the Chazy and Cincinnati group of the Cambro-Silurian, and from the Hamilton and Genesee-shale divisions of the Devonian, in Canada and the

- United States. Quarterly Journal of the Geological Society 35, 351–369. <https://doi.org/10.1144/GSL.JGS.1879.035.01-04.23>
- Hogancamp, N., Barrick, J., 2018. The application of geometric morphometric analysis to resolve morphological variation and interpret evolutionary patterns in the Upper Pennsylvanian asymmetrical *Idiognathodus* clade. <https://doi.org/10.1130/abs/2018NC-311976>
- Hogancamp, N., Rosscoe, S., Barrick, J., 2017. Geometric morphometric analysis of P₁ element asymmetry in the Late Pennsylvanian conodont *Idiognathodus magnificus* Stauffer and Plummer 1932. Stratigraphy 14, 179–196. <https://doi.org/10.29041/strat.14.1-4.179-196>
- House, M.R., 1985. Correlation of mid-Palaeozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations. Nature 313, 17–22. <https://doi.org/10.1038/313017a0>
- Jeppsson, L., 1979. Conodont element function. Lethaia 12, 153–170. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1979.tb00994.x>
- Joachimski, M.M., Breisig, S., Buggisch, W., Talent, J.A., Mawson, R., Gereke, M., Morrow, J.R., Day, J., Weddige, K., 2009. Devonian climate and reef evolution: insights from oxygen isotopes in apatite. Earth and Planetary Science Letters 284, 599–609. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2009.05.028>
- Joachimski, M.M., Buggisch, W., 2002. Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. Geology 30, 711–714. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0711:CAOSIC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0711:CAOSIC>2.0.CO;2)
- Kaiser, S.I., Aretz, M., Becker, Ralph Thomas, 2016. The global Hangenberg crisis (Devonian–Carboniferous transition): review of a first-order mass extinction, in: Becker, R. T., Königshof, P., Brett, C.E. (Eds.), Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events. Geological Society of London, pp. 387–437. <https://doi.org/10.1144/SP423.9>
- Klingenberg, C.P., 2010. There's something afoot in the evolution of ontogenies. BMC Evolutionary Biology 10, 221. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-221>
- Krystyn, L., Richoz, S., Baud, A., Twitchett, R.J., 2003. A unique Permian–Triassic boundary section from the Neotethyan Hawasina Basin, Central Oman Mountains. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Pangea Special Issue - Selected papers from the Pangea Symposium, Muscat, January 2001 191, 329–344. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00670-3](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00670-3)
- Luz, B., Kolodny, Y., Kovach, J., 1984. Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, III. Conodonts. Earth and Planetary Science Letters 69, 255–262. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(84\)90185-7](https://doi.org/10.1016/0012-821X(84)90185-7)
- Martinez-Pérez, C., Plasencia, P., Jones, D., Kolar-Jurkovšek, T., Sha, J., Botella, H., Donoghue, P., 2014a. There is no general model for occlusal kinematics in conodonts. Lethaia. <https://doi.org/10.1111/let.12080>
- Martinez-Pérez, C., Rayfield, E., Botella, H., Donoghue, P., 2016. Translating taxonomy into the evolution of conodont feeding ecology. Geology 44, 247–250. <https://doi.org/10.1130/G37547.1>
- Martinez-Pérez, C., Rayfield, E., Purnell, M., Donoghue, P., 2014b. Finite element, occlusal, microwear and microstructural analyses indicate that conodont microstructure is adapted to dental function. Palaeontology 57. <https://doi.org/10.1111/pala.12102>
- Mazza, M., Martinez-Perez, C., 2016. Evolutionary convergence in conodonts revealed by Synchrotron-based Tomographic Microscopy. Palaeontologia Electronica 19. <https://doi.org/10.26879/681>
- Polly, P.D., 2015. Gene networks, occlusal clocks, and functional patches: new understanding of pattern and process in the evolution of the dentition. Odontology 103, 117–125. <https://doi.org/10.1007/s10266-015-0208-3>

- Polly, P.D., Eronen, J.T., Fred, M., Dietl, G.P., Mosbrugger, V., Scheidegger, C., Frank, D.C., Damuth, J., Stenseth, N.C., Fortelius, M., 2011. History matters: ecometrics and integrative climate change biology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278, 1131–1140. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2233>
- Purnell, M., Donoghue, P., 1997. Skeletal architecture and functional morphology of ozarkodinid conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 352. <https://doi.org/10.1098/rstb.1997.0141>
- Purnell, M.A., 1995. Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature* 374, 798–800. <https://doi.org/10.1038/374798a0>
- Renaud, S., Ecalte, B., Claisse, P., Charruault, A.-L., Ledevin, R., Girard, C., 2021. Patterns of bilateral asymmetry and allometry in Late Devonian *Polygnathus* conodonts. *Palaeontology* 64, 137–159. <https://doi.org/10.1111/pala.12513>
- Sandberg, C., 1976. Conodont biofacies of Late Devonian *Polygnathus styriacus* Zone in western United States. *Geological Association of Canada - Special Paper* 15, 171–186.
- Schindler, E., 1990. Die Kellwasser-Krise (hohe Frasn-Stufe, Ober-Devon). Selbstverlag der Geologischen Institute der Georg-August-Universität Göttingen.
- Seddon, G., Sweet, W.C., 1971. An ecologic model for conodonts. *Journal of Paleontology* 45, 869–880.
- Shirley, B., Grohgan, M., Bestmann, M., Jarochovska, E., 2018. Wear, tear and systematic repair: testing models of growth dynamics in conodonts with high-resolution imaging. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285, 20181614. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1614>
- Smits, P.D., Evans, A.R., 2012. Functional constraints on tooth morphology in carnivorous mammals. *BMC Evol Biol* 12, 146. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-146>
- Souquet, L., Guenser, P., Girard, C., Mazza, M., Rigo, M., Goudemand, N., 2022. Temperature-driven heterochrony as a main evolutionary response to climate changes in conodonts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289, 20220614. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0614>
- Sweet, W.C., 1988. The Conodonta morphology, taxonomy, paleoecology, and evolutionary history of a long-extinct animal phylum, *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*. Oxford University Press.
- Terrill, D.F., Jarochovska, E., Henderson, C.M., Shirley, B., Bremer, O., 2022. Sr/Ca and Ba/Ca ratios support trophic partitioning within a Silurian conodont community from Gotland, Sweden. *Paleobiology* 48, 601–621. <https://doi.org/10.1017/pab.2022.9>
- Teusch, K.P., Guralnick, R., 2003. Environmentally driven variation in ancient populations of turritellids: evaluating the causal link. *Paleobiology* 29, 163–180. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2003\)029<0163:EDVIAP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2003)029<0163:EDVIAP>2.0.CO;2)
- van Asperen, E.N., 2010. Ecomorphological adaptations to climate and substrate in late Middle Pleistocene caballoid horses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297, 584–596. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.09.007>
- Walliser, O., 1983. Geologic processes and global events. *Terra cognita* 4, 17–20.
- Walliser, O.H., 1996. Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: results of the international interdisciplinary cooperation in the IGCP-Project 216 “Global Biological Events in Earth History.” Springer, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-79634-0>
- Webber, A.J., Hunda, B.R., 2007. Quantitatively comparing morphological trends to environment in the fossil record (Cincinnatian series; Upper Ordovician). *Evolution* 61, 1455–1465. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00123.x>

- Werdelin, L., Long, J.A., 1986. Allometry in the placoderm *Bothriolepis canadensis* and its significance to antiarch evolution. *Lethaia* 19, 161–169. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1986.tb00727.x>
- Wu, R., Stouge, S., Percival, I.G., Zhan, R., 2014. Early–Middle Ordovician conodont biofacies on the Yangtze Platform margin, South China: Applications to palaeoenvironment and sea-level changes. *Journal of Asian Earth Sciences* 96, 194–204. <https://doi.org/10.1016/j.jseaes.2014.09.003>
- Zhuravlev, A.V., Plotitsyn, A.N., Cigler, V., Kumpan, T., 2021. Taxonomic notes on some advanced Tournaisian (Mississippian) siphonodellids (Conodonts). *Geobios* 64, 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2020.12.001>
- Ziegler, W., 1973. Catalogue of conodonts volume I [WWW Document]. URL https://www.schweizerbart.de/publications/detail/isbn/9783510650491/Ziegler_Conodonts_Vol_I (accessed 12.1.23).

Chapitre 1 Convergent allometric trajectories in Devonian–Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts

Auteurs : Félix NESME, Catherine GIRARD, Carlo CORRADINI et Sabrina RENAUD

Article de revue publié dans le journal *Acta Palaeontologica Polonica*

Résumé

La forme des structures en lien avec l'alimentation est considérée comme étant contrainte par des besoins liés à la comminution des particules alimentaires. Les variations morphologiques de ces structures au cours de l'évolution et de l'ontogénie peuvent mettre en lumière des changements liés à l'occlusion et au régime alimentaire. La présente étude a donc pour but de caractériser les trajectoires allométriques des éléments P_1 de *Polygnathus*, qui fonctionnaient en occlusion de façon similaire aux molaires des mammifères. Pour cela, la morphologie de 451 éléments P_1 de *Polygnathus* non ornementés datant de la fin du Dévonien au début du Carbonifère de la section du Puech de la Suque (Montagne Noire, France) a été quantifiée au moyen de landmarks 3D. La taille et la forme des éléments P_1 de *Polygnathus* varie au cours du temps, définissant quatre Unités Taxonomiques Opérationnelles (« Operational Taxonomic Units » ou OTU) successives. Le patron d'asymétrie reste stable entre les OTUs. En revanche plusieurs réorientations des trajectoires allométriques ont lieu, principalement à cause des changements de forme des spécimens juvéniles mais sans changements de forme des spécimens adultes. Les petits spécimens de *Polygnathus* montrent une disparité plus élevée que les grands spécimens, que ce soit entre les OTUs ou au sein des OTUs, ce qui suggère des contraintes sur la morphologie plus forte chez les grands spécimens. Ces résultats suggèrent que les contraintes sur les *Polygnathus* adultes restent importantes et stable au cours du temps, menant à une convergence vers des formes adultes communes à partir de morphologies juvéniles distinctes.

Convergent allometric trajectories in Devonian–Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts

FÉLIX NESME, CATHERINE GIRARD, CARLO CORRADINI, and SABRINA RENAUD



Nesme, F., Girard, C., Corradini, C., and Renaud, S. 2025. Convergent allometric trajectories in Devonian–Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts. *Acta Palaeontologica Polonica* 70 (1): 25–41.

The shape of feeding structures is reputed to be under functional constraints related to the processing of food particles. Their morphological variation through evolution and ontogeny may thus provide an insight into changes in occlusal dynamics and diet. The present study therefore aims at characterizing allometric trajectories of oral elements of *Polygnathus* conodonts, with a focus on caudal P₁ elements that functioned in occlusion like mammalian molars. The shape of the elements, collected at the Puech de la Suque section, France, ranging from the uppermost Devonian to the lowermost Carboniferous, was quantified using a three-dimensional morphometric geometric approach, focusing on the most abundant unornamented conodonts. *Polygnathus* elements varied in size and shape along the record, leading to the definition of four successive Operational Taxonomic Units (OTUs). The pattern of bilateral asymmetry remained stable across these OTUs. In contrast, allometric trajectories displayed several reorientations, due to different juvenile morphologies but similar adult shapes. Both within and across OTUs, small-sized unornamented *Polygnathus* elements displayed a higher disparity than large-sized ones, suggesting higher constraints on the morphology of the later. These findings suggest that the constraints on adult *Polygnathus* remained important but relatively stable over time, leading to a convergence toward a common adult morphology despite initial morphological differences.

Key words: Conodonts, geometric morphometrics, occlusion, bilateral asymmetry, Devonian, Carboniferous, France.

Félix Nesme [felix.nesme@umontpellier.fr; ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-2489-7647>], and Catherine Girard [catherine.girard@umontpellier.fr; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3123-8276>], ISEM, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France.

Carlo Corradini [ccorradini@units.it; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5153-7612>], Università degli Studi di Trieste, Dipartimento di Matematica, Informatica e Geoscienze, via Weiss 2, 34128 Trieste, Italy.

Sabrina Renaud [sabrina.renaud@univ-lyon1.fr; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8730-3113>], Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR 5558 CNRS, Université Claude Bernard Lyon1, Campus de la Doua, Bâtiment Mendel, 2 rue Dubois, 69100 Villeurbanne, France.

Received 31 July 2024, accepted 8 January 2025, published online 4 March 2025.

Copyright © 2025 F. Nesme et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (for details please see <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Introduction

Convergence refers to the repeated evolution of similar phenotypes acquired independently in response to comparable environmental and/or ecological conditions, in contrast to parallel evolution, which occurs when similar phenotypes are inherited from a common ancestor. It constitutes a strong evidence for the adaptive significance of the trait involved (Harmon et al. 2005), being interpreted as the signature of strong functional constraints around an adaptive optimum. Convergent evolution may be facilitated when the target phenotype is already present as standing variation in a population. Main directions of intra-population variance have therefore been suggested to constitute “lines of least resistance” to evolution (Schluter 1996), related to

underlying genetic structure and developmental constraints (e.g., Hayden et al. 2020). These “lines of least resistance” to evolution can channel phenotypic evolution along preferred trajectories and favour recurrent evolution (Hunt 2007; Renaud and Auffray 2013). The study of the relationship between intra-population variance and patterns of recurrent evolution is therefore a way to get insight into the processes favouring or constraining response to selection.

Conodonts were eel-shaped marine animals that existed between the late Cambrian and the Early Jurassic (Briggs et al. 1983; Du et al. 2023). They are affiliated to vertebrates but lack any modern relatives (Aldridge et al. 1993). They displayed a complex feeding apparatus, with rostral elements forming a structure to trap food while more robust caudal elements processed the food (Aldridge et al.

1987; Purnell and Donoghue 1997; Corradini et al. 2024). These micrometric elements were composed of phosphate and were the only mineralized tissues of conodont animal. Therefore, they constitute the vast majority of the fossil remains of these animals (Sweet 1988; Donoghue et al. 2000, 2008). These elements are abundant in many Palaeozoic marine deposits, allowing for quantitative analyses of extensive fossil records providing insights into their paleobiology and evolution (Sweet 1988; Renaud and Girard 1999; Donoghue et al. 2000, 2008; Girard and Renaud 2012; Guenser et al. 2019; Girard et al. 2022).

Such a complex oral apparatus allowed conodonts to feed as first level consumers (Balter et al. 2019). The most caudal elements of the apparatus, termed P_1 , certainly functioned in occlusion, like mammalian molars (Donoghue and Purnell 1999). Their morphology was therefore most certainly shaped by functional constraints related to the pattern of occlusion (e.g., Assemat et al. 2023; Kelz et al. 2023).

Other sources of morphological variation, however, potentially interfered with this ecomorphological signature. The buccal elements grew throughout the animal's life by accretion of successive lamellae, a process probably made possible by the alternation of periods of eruption and growth (Jeppsson 1979; Donoghue and Purnell 1999; Shirley et al. 2018). As a consequence, the elements grew in size along the animal's life and displayed an important allometric variation (Chen et al. 2016; Kelz et al. 2023). The occlusion of caudal elements occurred between paired sinistral and dextral elements, leading to a possible role of bilateral asymmetry in the feeding functioning (Renaud et al. 2021b).

Among the diversity of conodonts, the genus *Polygnathus* constitutes a long-lived taxon (around 60 million of years, covering almost entire Devonian and a part of the Carboniferous) in which the P_1 element recurrently evolved a dorsal platform from an ancestral blade-like condition (Yolkin et al. 1994; Mawson 1998; Martinez-Perez et al. 2016). Morphofunctional analyses showed that the platform in *Polygnathus* allowed the accommodation and dissipation of the stress related to the tooth-like function, suggesting that this recurrent evolution constituted an example of convergent evolution in response to recurrent functional selective pressures (Martinez-Perez et al. 2016). How this convergent evolution was conditioned by constraints related to allometry and asymmetry across taxonomic diversity and over time remains, however, largely unknown. Based on a study of Famennian *Polygnathus*, it was suggested that constraints related to occlusion were less important in small-sized elements, leading to different allometric trajectories in different Famennian species (Renaud et al. 2021b). Constraints related to pairing of opposite elements, controlling the pattern of bilateral asymmetry, seemed in contrast relatively conserved throughout the evolution of the genus (Martinez-Perez et al. 2016).

The present study therefore aimed at quantifying the shape of *Polygnathus* P_1 elements along roughly three million years record ranging from the Late Devonian to the

early Carboniferous (Aretz et al. 2020). It therefore encompasses the Hangenberg event, marked by one of the most important extinction phases of the Palaeozoic (Kaiser et al. 2016). Along this record, the three-dimensional morphology of the *Polygnathus* P_1 elements was quantified using a landmark-based geometric morphometric approach, in order to characterize patterns of allometric variation, bilateral asymmetry, and evolution through the record. The study was focused on unornamented *Polygnathus* P_1 elements, the ornamented forms being rare in the investigated section.

Beyond the quantification of morphological variation and its relationship with the taxonomic diversity, expectations were the following: (i) if constraints related to occlusion are indeed low in small-sized *Polygnathus* and higher in large-sized ones, allometric trajectories may vary along time, but they should converge towards similar adult shapes, leading to a decreased morphological disparity in large-sized classes; (ii) general patterns of bilateral asymmetry, characterizing dextral/sinistral differences, if involved in stabilizing occlusion, should be conserved across populations over time; (iii) patterns of size evolution, for instance following the Hangenberg crisis, may influence shape evolution by modulating the allometric trajectories and the frequency of large-sized, adult shaped *Polygnathus*. Altogether, these processes are candidates to channel the evolution of unornamented *Polygnathus* towards convergent morphologies.

Institutional abbreviations.—ISEM, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, France; CNRS, Centre National de la Recherche Scientifique, France; UMR, Unité Mixte de Recherche, France; IRD, Institut de Recherche pour le Développement, France; EPHE, École Pratique des Hautes Etudes, France.

Other abbreviations.—ALPACA, Automated Landmarking through Pointcloud Alignment and Correspondence Analysis; ANOVA, Analyses of Variance; CSize, Centroid Size; CVA, Canonical Variance Analysis; GPA, Generalized Procrustes Analysis; OTU, Operational Taxonomic Unit; P Length, Platform Length; PC, Principal Component; PCA, Principal Component Analysis; PS, Puech de la Suque.

Geological setting

Samples have been collected at the Puech de la Suque section, Montagne Noire, France (Fig. 1A). This section is characterized by a reverted stratigraphy with a very low grade metamorphism (Girard 1994). The record, spreading over 7.5 m of limestone, documents the last million years of the Devonian and the first five million years of the Carboniferous (Aretz et al. 2020). Sedimentation occurred in a calm offshore environment (Feist et al. 2020). The younger Devonian rocks are marked by a 0.26 m thick layer of dark shales, interpreted as deposited during the Hangenberg event. Ten stratigraphic levels were selected along the section, documenting

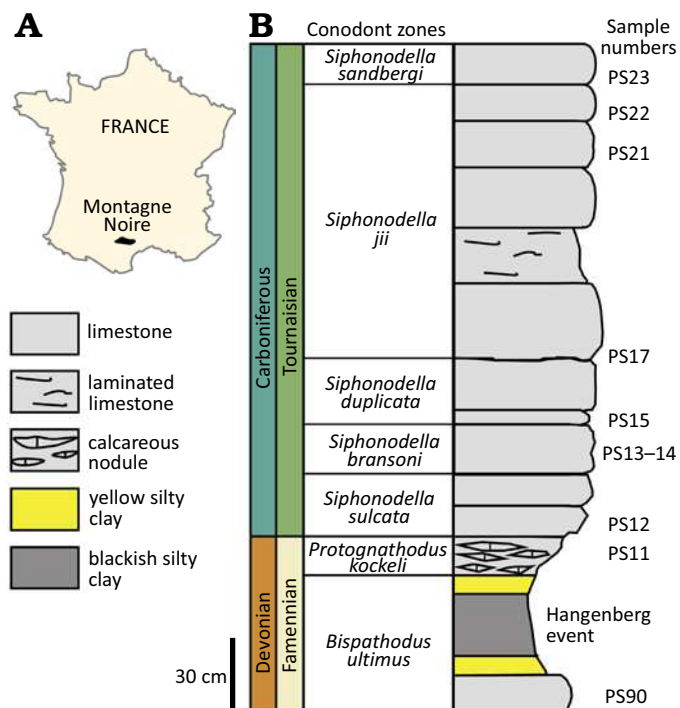


Fig. 1. Sampling of the study at the Puech de la Suque section (Montagne Noire). **A.** Map of France showing the location of the Montagne Noire (France). **B.** Stratigraphic log showing the sampled levels. The levels are coloured according to their Operational Taxonomic Unit (OTU). Modified after Girard (1994) and Feist et al. (2020). Conodont zones from Becker et al. (2016) and Corradini et al. (2017).

the uppermost Famennian (Devonian) and the lowermost Tournaisian (Carboniferous) (Fig. 1B). The first sample (PS90) is uppermost Devonian (upper part of the *Bispathodus ultimus* Zone) and directly underlays the shales representing the Hangenberg event. The nine Tournaisian stratigraphic levels range from the upper part of the *Protognathodus kockeli* Zone (*Siphonodella sulcata* Conodont Zone) to the *Siphonodella sandbergi* Zone (Fig. 1B).

Material and methods

Conodont sampling.—Rock material was dissolved during 24 hours using diluted formic acid (10%) and rinsed through a 100 μm sieve. Conodont elements were manually picked from residual fraction using a Nikon stereomicroscope. All *Polygnathus* P_1 elements were collected but only the elements without damage were retained. The study was focused on the unornamented *Polygnathus* (*Po.*) conodonts, encompassing the taxonomic species *Po. communis* and *Po. purus*, which were by far dominant in the record compared to ornamented elements of the *Po. inornatus* group (*Po. inornatus*, *Po. longiposticus*, and *Po. symmetricus*), representing less than 5% of the assemblages at the Puech de La Suque section.

Description of P_1 morphology and sampling.— P_1 elements were located in the pharyngeal region, at the rear of the ap-

paratus (Aldridge et al. 1995). They were arranged as a pair of sinistral and dextral elements. Each P_1 element is composed of a platform and a free blade part (Fig. 2) joining at the insertion points. The free blade is composed of an alignment of denticles and is prolonged through the platform by the carina. The edges of the platform are called “margins”. On the aboral side, given the standard orientation (Purnell et al. 2000), a ridge (the “keel”) extends along most of the platform, stretching along two-third of the platform length unto the dorsal tip. The aboral side of the platform is marked by a basal cavity below the keel; its deepest point is called the “pit”. The platform is located dorsally and the free blade ventrally. The curvature of the blade, including carina and free blade, characterizes the side of the elements: a curvature to the left in oral view defines sinistral elements (sensu Purnell et al. 2000).

In some elements, an aboral depression can be observed, located dorsally to the basal cavity. The presence of this depression has been proposed as a diagnostic character for the genus *Neopolygnathus* (Barskov et al. 1991; Vorontsova 1996), therefore splitting *Polygnathus* sensu lato into *Polygnathus* sensu stricto and *Neopolygnathus*. The relevance of this new genus is disputed, but the presence or absence of aboral depression also defines the two dominant stratigraphic species in the Puech de la Suque section (Feist et al. 2020), *Polygnathus communis* being characterized by a depression and *Polygnathus purus* being devoid of depression. The status of these two taxonomic species is debated. Their unornamented oral morphology is very similar and they have been proposed to have an ancestor-descendant relationship (Ji 1989; Dzik 1997). Unornamented specimens with and without depression were therefore pooled in the analyses, but to investigate the pertinence of this criterion as a diagnostic character, the presence or absence of the aboral depression was reported. The numbers of *Polygnathus* (sensu lato) P_1 element included in the analysis are provided in Table 1.

Acquisition of 3D surfaces.—*Polygnathus* P_1 elements were glued onto a toothpick and scanned at a cubic voxel resolution of 1.4 μm using the Phoenix Nanotom S microtomograph

Table 1. Sample size of *Polygnathus* P_1 elements within levels, detailed according to their Operational Taxonomic Unit (OTU), the presence/absence of an aboral depression and the dextral/sinistral side.

Levels	OTU	Counts				Percentages	
		depression		no depression		dextral	depression
		dextral	sinistral	dextral	sinistral		
PS23	4	18	27	12	8	46.3	69.2
PS22	4	24	32	8	12	42.1	73.7
PS21	4	15	20	6	8	42.9	71.4
PS17	3	2	2	9	12	44.0	16.0
PS15	3	2	0	32	23	59.7	3.5
PS14	3	1	2	27	23	52.8	5.7
PS13	3	5	2	17	23	46.8	14.9
PS12	2	4	3	5	4	56.3	43.8
PS11	2	6	16	4	5	32.3	70.8
PS90	1	11	10	1	0	54.6	95.5

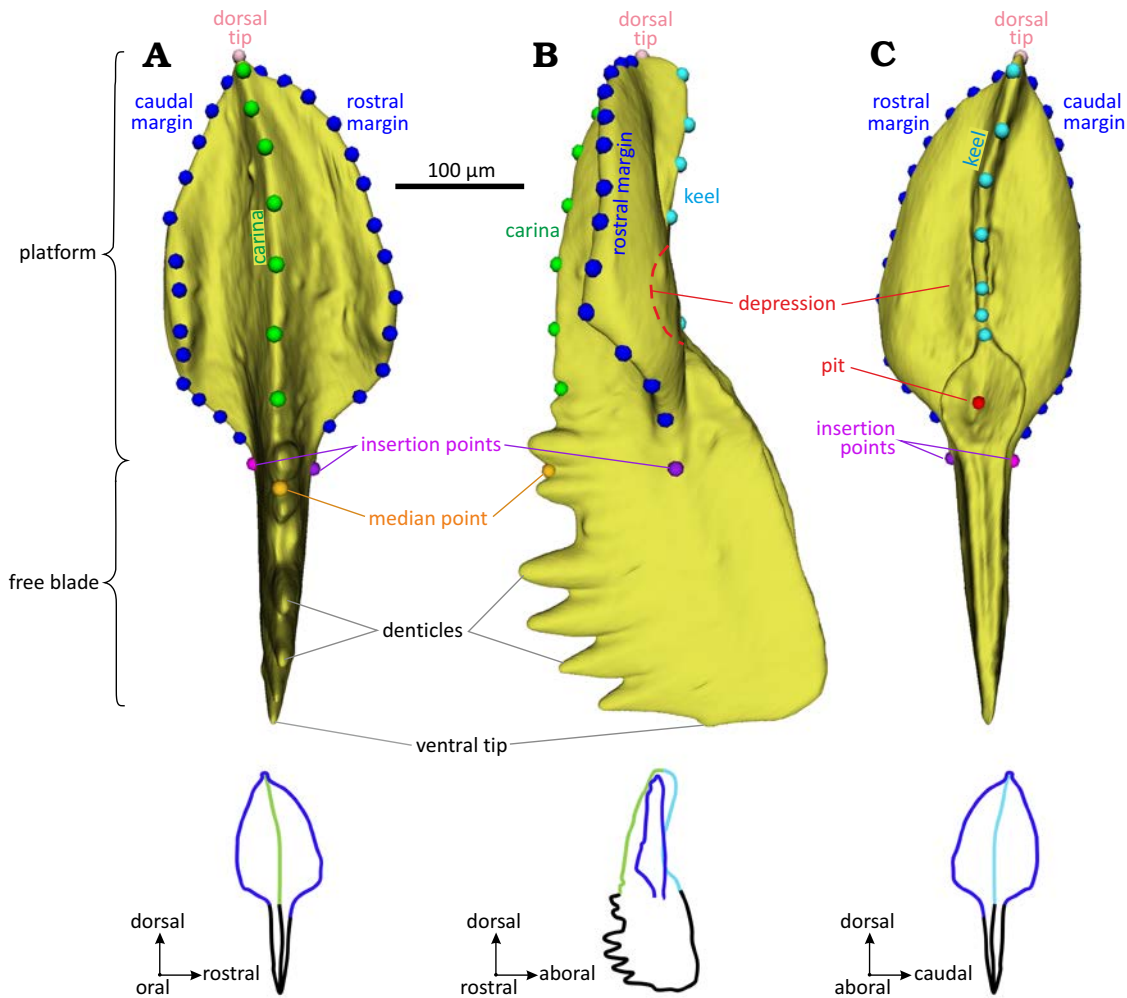


Fig. 2. Location of the 3D landmarks and morphological terms annotated on a sinistral *Polygnathus* P₁ element. **A.** Oral (upper) view. **B.** Rostral (profile) view. **C.** Aboral (lower) view. Dots represent the landmarks and sliding semi-landmarks. Magenta: landmarks at the insertion points. Pink: landmark of the dorsal tip. Red: landmark of the pit. Orange: landmark at the start of the carina. Dark blue: semi-landmarks along the margins. Green: semi-landmarks on the carina. Light blue: semi-landmarks on the keel. Illustrated specimen: element UM PSQ 010, from the Devonian level PS90 of the Puech de la Suque section.

on the AniRA-ImmOs platform of the SFR Biosciences, Ecole Normale Supérieure, Lyon, France. The scanning parameters were as follows: 100 kV, 70 IA, 3000 projections at 360° with no filter. Surfaces were segmented with the Avizo software (v. 9.1; Visualization Science Group, FEI Company). 3D surfaces of the dextral elements were subjected to a mirror transformation and measured as sinistral elements. A selection of illustrative surfaces is available at MorphoMuseum (Nesme et al. 2025).

Morphometric descriptors.—A set of 45 landmarks and semi-landmarks has been used to describe the morphology of the P₁ element, including platform and carina but not the free blade that is too often damaged (Fig. 2). This set includes the same landmarks as in a previous study (Renaud et al. 2021b): (i) four landmarks positioned on the rostral insertion point (i.e., the location where the margin meets the free blade), the dorsal tip, the caudal insertion point, and the median point located on the carina between the insertion points; (ii) two sets of 13 semi-landmarks placed at regular intervals along the edge of the rostral and caudal margins, each being

anchored by the dorsal tip and the corresponding insertion point; (iii) a set of 7 semi-landmarks describing the carina on the oral side. These semi-landmarks were located in valleys between the denticles to minimize the impact of possible breakage of the tip of the denticles. This series of semi-landmarks was anchored by the landmark at the dorsal tip of the platform, and an additional landmark located in the closest valley of the carina between the two insertion points; this previously described set of landmarks and semi-landmarks has been complemented by 7 semi-landmarks located at regular intervals along the keel on the aboral side, anchored by a fifth landmark positioned at the pit of the basal cavity.

Each specimen was thus described by the x, y, z coordinates of these 45 (semi-)landmarks.

In order to collect these coordinates, a semi-automated procedure has been developed using the package ALPACA (Porto et al. 2021) implemented in 3D Slicer version 4.11 (Fedorov et al. 2012). ALPACA superimposes a manually landmarked 3D surface to the target 3D surfaces and then automatically projects the template of landmarks and semi-land-

marks on these surfaces. However, when the morphologies of the original and target surfaces differ too much, mislocations may occur. To limit this problem, the procedure was implemented separately for each stratigraphic level, or even several times in stratigraphic levels which displayed extensive morphological variation. In this case, the elements sharing similar shape features were empirically grouped for a dedicated ALPACA procedure. Each time, one randomly chosen specimen was manually landmarked using 3D Slicer, and the set of (semi-)landmarks was projected on all other specimens of the group. Residual mislocations may still occur, and the resulting landmarks were manually checked and corrected before subsequent analyses.

Morphometric analyses.—A Generalized Procrustes Analysis (GPA) was performed on the coordinates of the landmarks and semi-landmarks to standardize size, orientation, and position of the specimens (Rohlf and Slice 1990). The semi-landmarks were allowed to slide between the previous and next (semi-)landmark during the superimposition, while minimizing the bending energy criterion (Bookstein 1997). The aligned coordinates (a.k.a. Procrustes coordinates) constituted the shape variables for further analyses. The size of each conodont element was estimated by its centroid size (CSize), corresponding to the square root of the sum of squared distances from the landmarks and semi-landmarks to the centroid of the configuration. The proxy for element size was throughout the logarithm of the centroid size $\text{Log}(\text{CSize})$. In order to compare this size estimate to a linear measurement easily measured without 3D morphometrics, the length of the platform (P Length) was estimated as the inter-landmark distance between the dorsal tip of the platform and the mid-point between the insertion points of the margins and the free blade.

Polygnathus size differences between stratigraphic levels were tested using non-parametric Kruskal-Wallis tests complemented by post-hoc pairwise Wilcoxon tests. Relationships between two variables were investigated using Pearson correlations.

The morphometric analysis of shape variations relied on multivariate analyses. First, a Principal Component Analysis (PCA) was performed on the aligned coordinates in order to visualize the main pattern of morphological variation. Differences between stratigraphic levels, influence of bilateral asymmetry and relationship between size and shape (allometry) were investigated using non-parametric Procrustes analyses of variance (Procrustes ANOVA based on 9999 permutations, complemented by pairwise tests). Multivariate regression between size and aligned coordinates provided regression scores summarizing the shape variance along the regression model while including the residual variation in that direction of shape space (Drake and Klingenberg 2007).

Bilateral asymmetry was investigated using Canonical Variate Analysis (CVA). When the number of variables approaches or even exceeds the number of individuals, overfitting issues arise, leading to an unrealistic separation of the

groups on the CVA axes and poor reclassification performance (Kovarovic et al. 2011; Mitteroecker and Bookstein 2011; Viscosi and Cardini 2011). A way to circumvent this issue is to perform a dimensionality reduction by computing the CVA on a reduced number of PCs instead of the whole set of aligned coordinates. In order to select the optimal number of PC axes to be retained, a series of CVAs were performed while adding an additional PC to the dataset at each iteration (Evin et al. 2013). For each iteration, the percentage of correct cross-validated reclassification between the groups was assessed. The optimal number of PCs is the smallest one that provides the highest percentage of correct cross-validated reclassification.

Differences in the amount of shape variance (disparity) have been tested among and within stratigraphic levels, by splitting the sample into two groups of conodonts, smaller or larger than the median size.

All the analyses were realised under R version 4.3.2 (R Core Team 2020). GPA, PCA, 3D reconstructions, Procrustes ANOVA and disparity analyses were performed using the R package geomorph (Adams and Otárola-Castillo 2013). Pairwise test have been realised using the RRPP package (Collyer and Adams 2018). CVA were performed using the Morpho package (Schlager 2017). Pearson correlations, Kruskal-Wallis and pairwise Wilcoxon tests are parts of the default statistics in R. Countings, centroid size platform length and aligned coordinates are provided as SOM (Supplementary Online Material available at http://app.pan.pl/SOM/app70-Nesme_et_al_SOM.pdf).

Results

Unornamented *Polygnathus* size variation through the record.—The centroid size was highly correlated to the length of the platform (Pearson correlation $R = 0.9926$, $P\text{-value} < 0.0001$). Both size estimates were related by the equation $\text{P Length} = 0.405 \pm 0.006 * \text{Log}(\text{CSize}) + 0.452 \pm 0.002$ [mm].

Polygnathus elements size varies across stratigraphic levels (Kruskal Wallis test, $P\text{-value} < 0.0001$; Fig. 3). Specimens from the PS90 are the smallest, with no large-sized conodont elements. The size distribution is rather similar from PS11 to PS21. The last stratigraphic level, PS23, displays a very large size range, with the co-occurrence of very small and very large elements, and an overall domination of large-sized ones.

Pairwise differences in $\text{Log}(\text{CSize})$ between stratigraphic levels tested using Wilcoxon tests confirm this visual impression (Table 2). From PS11 to PS17, conodont elements share a similar size. *Polygnathus* elements from PS90 display a significantly smaller size ($P\text{-value} < 0.01$) compared to those of all other stratigraphic levels. Among the most recent levels, PS21 and PS22, and PS22 and PS23 do not differ in size.

***Polygnathus* shape variation between stratigraphic levels.**—The first two axes of the PCA on the aligned coordinates explain 39.21% and 16.24% of the total variance

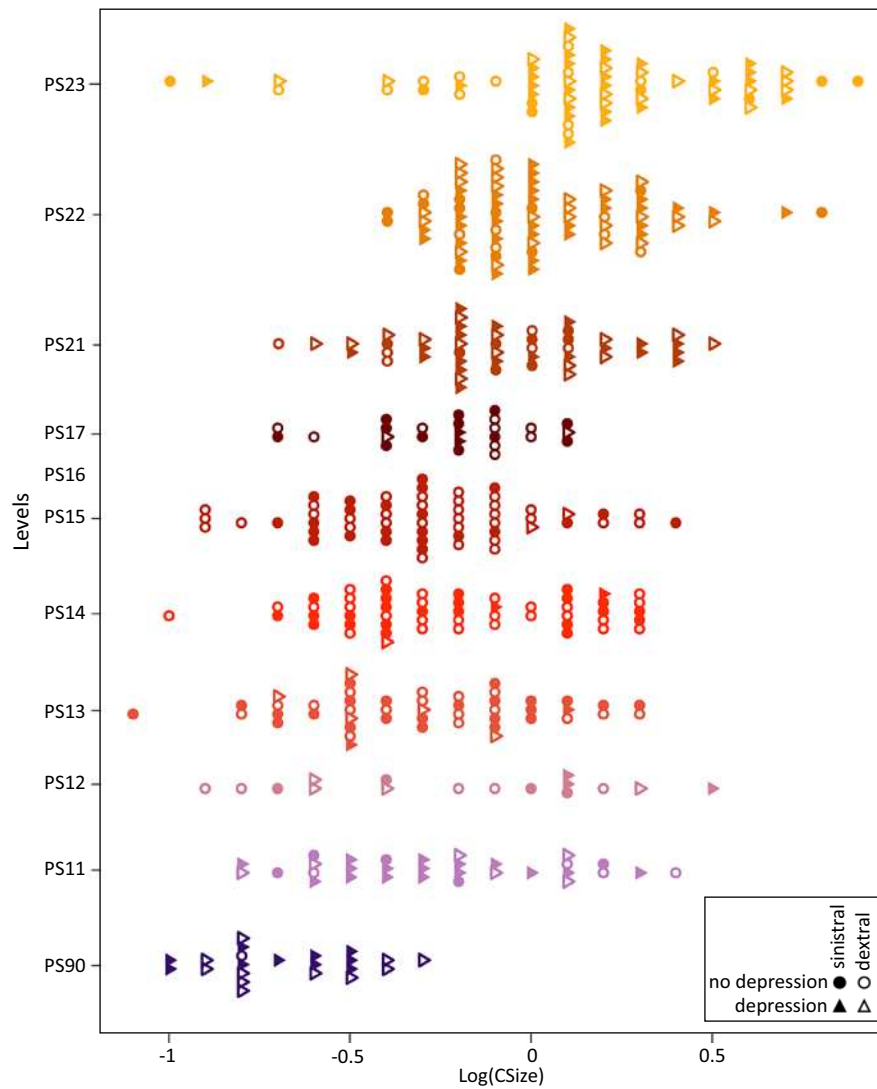


Fig. 3. Size distribution of the Famennian–Tournaisian *Polygnathus* in the successive levels of the Puech de la Suque section. The proxy for element size is the logarithm of the centroid size, $\text{Log}(\text{CSize})$. Each colour corresponds to a given level.

Table 2. *Polygnathus* size differences between levels along the Famennian–Tournaisian record at the Puech de la Suque section. The size proxy is the $\text{Log}(\text{CSize})$. P-values of pairwise Wilcoxon tests are provided. In bold: P-value < 0.0001, in italics: P-value < 0.01.

	PS90	PS11	PS12	PS13	PS14	PS15	PS17	PS21	PS22
PS11	0.0000	–	–	–	–	–	–	–	–
PS12	<i>0.0069</i>	1	–	–	–	–	–	–	–
PS13	0.0001	1	1	–	–	–	–	–	–
PS14	0.0000	1	1	1	–	–	–	–	–
PS15	0.0000	1	1	1	1	–	–	–	–
PS17	0.0000	1	1	1	1	1	–	–	–
PS21	0.0000	0.3409	1	<i>0.0092</i>	0.6848	<i>0.0042</i>	0.6574	–	–
PS22	0.0000	<i>0.0040</i>	0.9617	0.0000	<i>0.0026</i>	0.0000	<i>0.0042</i>	1	–
PS23	0.0000	<i>0.0002</i>	0.0440	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	<i>0.0036</i>	0.0317

(Fig. 4). Specimens are distributed in the morphospace as a triangular cloud of points, with an increase along PC1 being associated with a progressive decrease of the range covered on PC2. The different stratigraphic levels largely overlap in the morphospace, but some trends can be identified. Early levels (PS90, PS11) tend to plot along the lower side of the

triangular cloud of points (low PC2 for low PC1), while more recent levels tend to plot along the upper side of the triangle (high PC2 for low PC1). Despite an overall significant difference (Procrustes ANOVA, aligned coordinates ~ side: P-value = 0.0001), dextral and sinistral elements are mixed all over the distribution in the PC1–PC2 morpho-

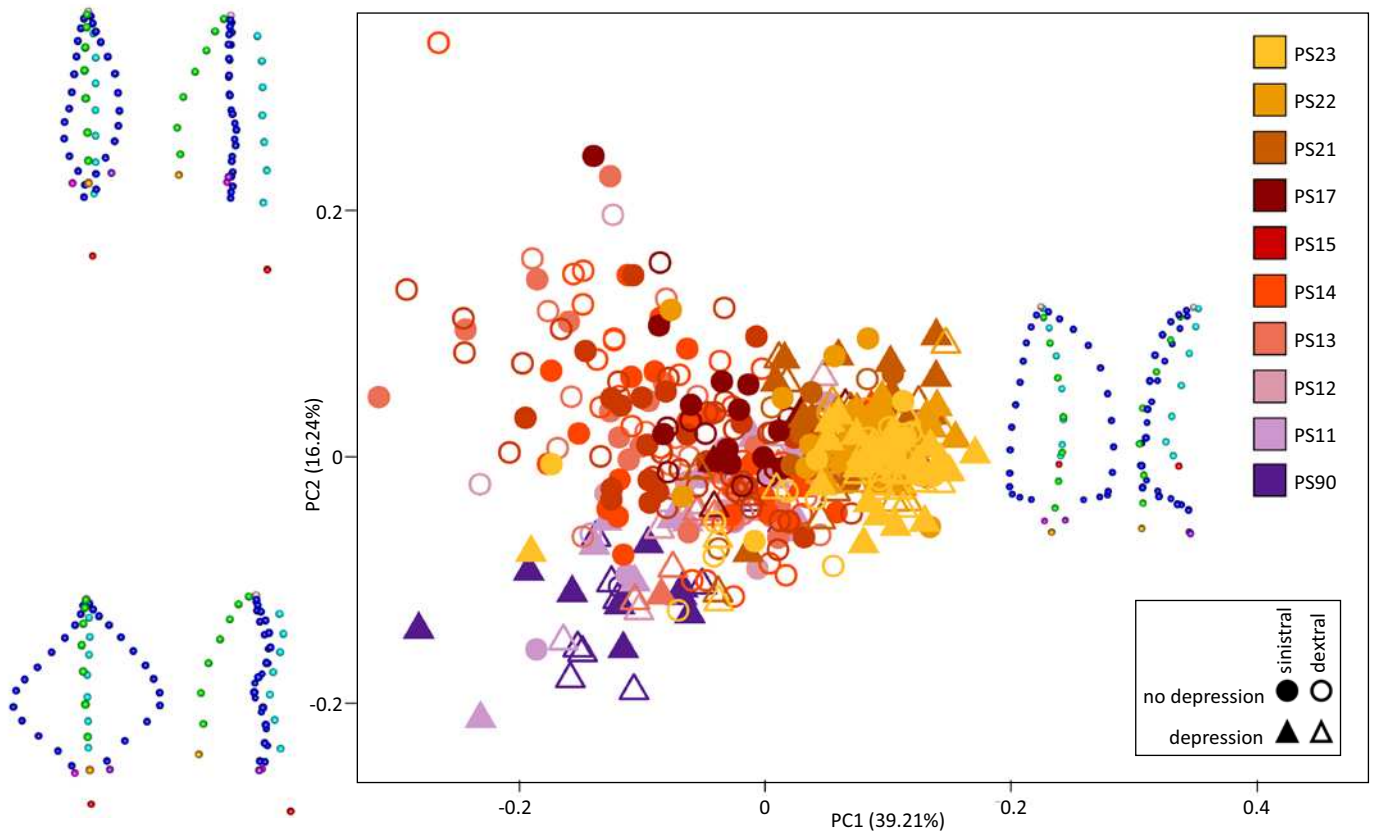


Fig. 4. Morphological variation of *Polygnathus* along the Famennian–Tournaisian record at the Puech de la Suque section. The morphospace corresponds to the first and second axes of the PCA on the aligned coordinates. The shapes predicted for the corners of the triangle (min PC1 and min PC2, min PC1 and max PC2, PC2 = 0 and max PC1) are represented in oral (left) and rostral (right) views.

space. In contrast, elements with an aboral depression are on the lower side of the triangular cloud of points, along the trend of increasing PC2 with increasing PC1 (PC1+ and PC2+). Accordingly, elements with and without depression are overall differentiated (Procrustes ANOVA, aligned coordinates ~ depression: P-value = 0.0001).

Specimens corresponding to low PC1 and low PC2 scores have a broad subtriangular platform with a straight carina axis in oral view. In rostral view, margins are slightly raised, the carina is tall, the keel is aborally slightly curved, thus delineating a weak depression. The pit is located ventrally to the platform. Low PC1 and high PC2 scores correspond to specimens with a slender elongated platform

in oral view. In rostral view, margins are flat, the carina is tall and the keel is flat leading to an absence of depression. The pit is located ventrally to the platform. Specimens with PC2 = 0 and high PC1 scores have an elongated subtriangular outline with a curved carina in oral view. In rostral view, margins are elevated, the carina is short, and the keel is aborally curved leading to a marked depression. The pit is situated on the aboral face of the platform.

To better investigate the differences along the section, the representation of the PC1–PC2 morphospace was split by stratigraphic levels (Fig. 5) and shape differences were assessed between levels (Table 3). The Famennian level (PS90) is different from all other levels, although it shares

Table 3. Shape differences of *Polygnathus* between levels at the Puech de la Suque section. Shape variables are the aligned coordinates, compared between levels using permutation-based pairwise tests. In bold: P-value < 0.0001, in italics: P-value < 0.01.

	PS90	PS11	PS12	PS13	PS14	PS15	PS17	PS21	PS22
PS11	0.0001	–	–	–	–	–	–	–	–
PS12	0.0001	0.2479	–	–	–	–	–	–	–
PS13	0.0001	<i>0.0020</i>	0.1478	–	–	–	–	–	–
PS14	0.0001	<i>0.0005</i>	0.1436	0.3290	–	–	–	–	–
PS15	0.0001	<i>0.0014</i>	0.0788	0.4859	0.4289	–	–	–	–
PS17	0.0001	0.0009	0.0843	<i>0.0234</i>	0.0689	0.0521	–	–	–
PS21	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	–	–
PS22	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0426	–
PS23	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001

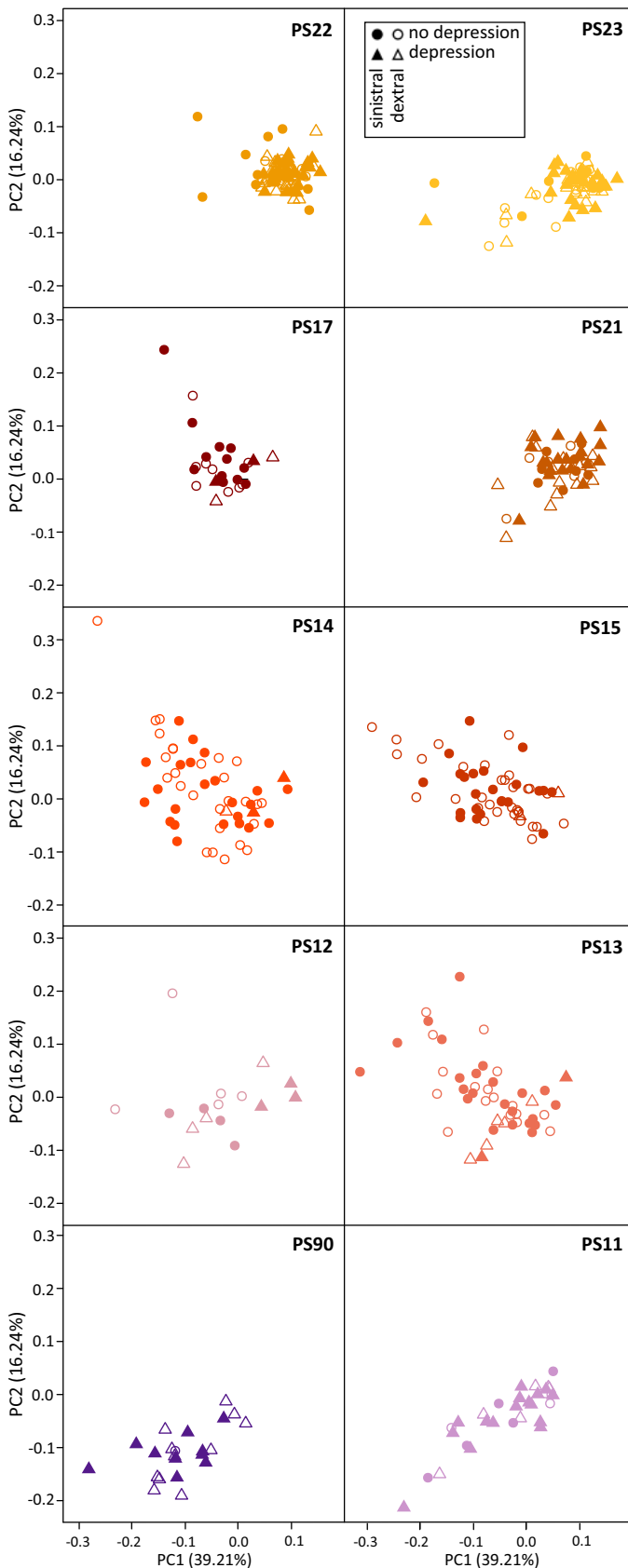


Fig. 5. Morphological variation of *Polygnathus* across levels at the Puech de la Suque section. The morphospace is the same as on Fig. 4 and corresponds to the first two axes of the PCA on the 3D aligned coordinates of all specimens. Each level is represented here on a separate panel.

Table 4. Correlation between the first two axes of the PCA for the ten levels along the Puech de la Suque section. Pearson coefficient of correlation (R) of and corresponding P-values are provided. In bold: P-value < 0.0001, in italics: P-value < 0.01.

	PC1/PC2		Log(CSize)/PC1		Log(CSize)/PC2	
	P-value	R	P-value	R	P-value	R
PS90	<i>0.0047</i>	0.5790	0.0000	0.9230	0.0146	0.5132
PS11	0.0000	0.8719	0.0000	0.9166	0.0000	0.7487
PS12	0.7742	0.0779	0.0000	0.8784	0.7684	-0.0800
PS13	<i>0.0003</i>	-0.5057	0.0000	0.8851	<i>0.0020</i>	-0.4392
PS14	0.0000	-0.5569	0.0000	0.8602	<i>0.0002</i>	-0.4850
PS15	0.0000	-0.5245	0.0000	0.8782	0.0001	-0.4903
PS17	<i>0.0068</i>	-0.5267	0.0000	0.7177	0.0593	-0.3824
PS21	<i>0.0035</i>	0.4098	0.0000	0.9034	<i>0.0025</i>	0.4227
PS22	0.2425	-0.1357	0.0000	0.7776	0.0382	-0.2382
PS23	0.0000	0.5164	0.0000	0.8747	0.0001	0.4670

low PC2/low PC1 scores with the lowermost Tournaisian level (PS11), which in turn is similar to PS12. Levels from PS12 to PS17 share a similar range in the morphospace with no significant pairwise differences (Table 3). From PS21 onwards, a shift in the morphospace occurs, with an increase in frequency of elements with high PC1 scores.

Different phases can be recognised not only based on the range of the morphospace occupancy, but also based on the pattern of covariation between PC1 and PC2, corresponding to the two trends of the triangular cloud of points. PS90 and PS11 clearly follow the trend of increasing PC1 and PC2 (PC1+ and PC2+) (Table 4). A pivot occurs thereafter, with PS13, PS14, PS15 and PS17 following the trend of decreasing PC2 with increasing PC1 (PC1+ and PC2-). The level PS12 once again appears as intermediate, mostly following the trend PC1+ and PC2+ but with one specimen plotting within the range of the trend PC1+ and PC2-. A second pivot occurs later on with PS21 and PS23 tending to follow again a PC1+ and PC2+ trend.

Defining Operational Taxonomic Units (OTUs).—The occurrence of an aboral depression has been proposed as a diagnostic character to split *Polygnathus* sensu lato into *Polygnathus* sensu stricto and *Neopolygnathus*. The morphometric descriptors were able to characterize the aboral morphology of the elements, but the resulting morphospace did not segregate contemporary specimens with and without depression. Specimens with depression occurred mostly along the lower side of the triangular cloud of points (PC1+ and PC2+), and are more frequent in stratigraphic levels characterized by this trend, but specimens of the same levels but without depression tend to plot in the same range of the morphospace. This undermines the relevance of splitting *Polygnathus* sensu lato into *Polygnathus* sensu stricto and *Neopolygnathus*, and thereafter, all specimens are tentatively considered as belonging to the same genus (*Polygnathus* sensu lato). This also undermines the definition of *Po. communis* and *Po. purus* and it suggests that patterns of shape variation changed through time. In order to better investigate this issue, consecutive

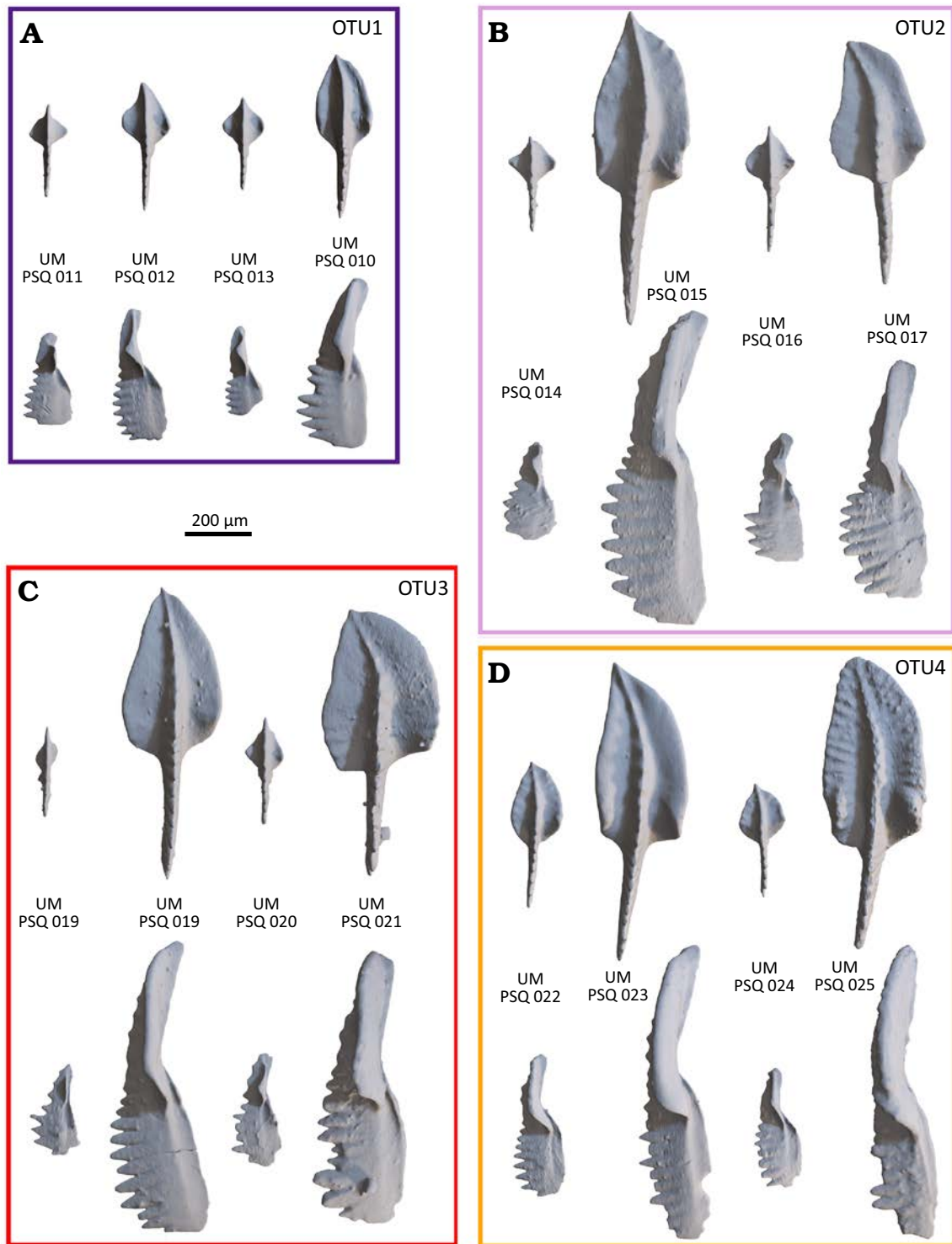


Fig. 6. Morphological variation within each OTU, illustrated by small and large, dextral and sinistral specimens (with repository numbers). For each OTU, the specimens are organized as follow: small sinistral, large sinistral, small mirrored dextral, large mirrored dextral. For each OTU, oral (above) and rostral (below) views of selected specimens are provided. **A.** OTU1, all specimens are from the Puech de la Suque (PS90), *Bispathodus ultimus* Zone. **B.** OTU2, all specimens are from the Puech de la Suque (PS11), *Siphonodella sulcata* Zone. **C.** OTU3, all specimens are from the Puech de la Suque (PS13), *Siphonodella bransoni* Zone. **D.** OTU4, specimens are from the Puech de la Suque (PS21), *Siphonodella jii* Zone.

stratigraphic levels sharing similar size range, morphospace occupancy, and patterns of $PC1$ – $PC2$ covariation were pooled into “Operational Taxonomic Units” (OTUs). There are defined as follows (see illustrations on Fig. 6):

- (i) OTU1 ($PC1+$ and $PC2+$): PS90, kept alone because being the only Devonian level,
 - (ii) OTU2 ($PC1+$ and $PC2+$): PS11 and PS12.
- These levels occupy a common morphospace despite the

fact that the PC1–PC2 correlation is not significant within PS12. In PS12, the outlying specimen in the PC1–PC2 morphospace was discarded, as it clearly does not belong to the same OTU as the rest of the individuals, plotting along the PC1+PC2+ trend.

(iii) OTU3 (PC1+ and PC2-): PS13-14-15-17,

(iv) OTU4 (PC1+ and PC2+): PS21-22-23.

Allometric shape variation across OTUs.—In all stratigraphic levels, the first PC axis is strongly and positively cor-

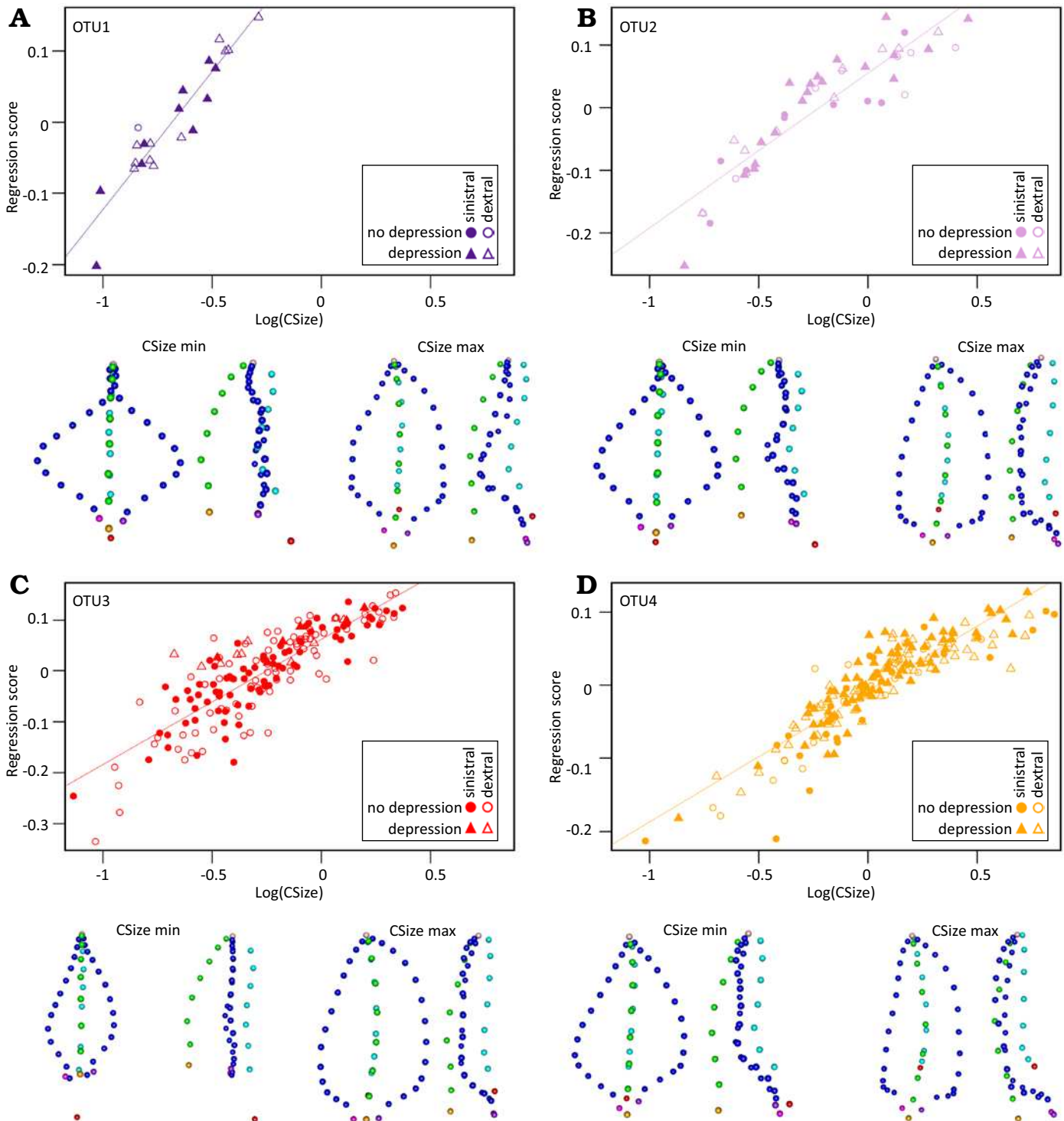


Fig. 7. Allometric relationship between *Polygnathus* size and shape within the OTUs (A, OTU1; B, OTU2; C, OTU3; D, OTU4). The size proxy Log(CSize) is plotted against the regression score, expressing the covariation between size and shape. Coloured lines represent the linear regression between the two size and regression score within each OTU (all P-values < 0.0001). Shapes predicted for the minimum (Log(CSize) min) and maximum size (Log(CSize) max) of their respective OTU are represented in oral (left) and rostral (right) views under each panel.

Table 5. Bilateral asymmetry in the different OTUs. Differences between dextral and sinistral sides were tested using Procrustes ANOVA on the aligned coordinates (P-values provided). Number of PC axes retained in the procedure of dimensionality reduction is further provided (Nb opti PCs) as well as the percentage of correct cross-validated reclassification (CVP). In bold: P-value < 0.0001, in italics: P-value < 0.01.

	Shape ~ side	Dimensionality reduction	Dextral/sinistral reclassification
	P-value	Nb opti PCs	CVP (%)
OTU1	0.2493	9	91.9
OTU2	0.0843	11	95.6
OTU3	<i>0.0013</i>	18	97.3
OTU4	0.0001	39	98.4

related to size, whereas PC2 can be positively or negatively related to size (Tables 4, 5). This suggests that the two major trends PC1+ and PC2+ and PC1+ and PC2- correspond to two allometric trajectories converging towards a typical adult *Polygnathus* shape.

Allometric trajectories were therefore investigated within each OTU (Fig. 7). *Polygnathus* shape was strongly related to size (Procrustes ANOVA in each OTU, P-value = 0.0001), underlying the importance of allometric variation. Allometric trajectories differed between OTUs, however, as shown by the significant interaction term in a model including size and OTU as explanatory factors of shape (Procrustes ANOVA, shape ~ Log(CSsize) * OTU: P-value_{size} = 0.0001, P-value_{OTU} = 0.0001, P-value_{size:OTU} = 0.0001).

OTUs 1 and 2 (Fig. 7A, B) share a similar allometric pattern. Small specimens have a wide oval outline with a sharply pointed dorsal tip and an almost straight carina axis in oral view. In rostral view, margins are elevated in a point near the middle of the margin forming geniculation point, the carina is tall and the pit is situated aborally to the free blade. A marked depression is present on the aboral side of the element. Large specimens have a leaf-shaped outline and a carina axis strongly curved in oral view. In rostral view, margins are elevated all along the margin, while for the OTU1 they are elevated only in the most ventral part. A marked depression is present on the aboral side of the element.

The OTU3 (Fig. 7C) is characterized by small specimens with a slender lanceolate outline sharply pointed in the dorsal part and an almost straight carina axis in oral view. In rostral view, margins are flat, the carina is tall and the pit is located aborally to the free blade. Larger specimens have an elongated leaf-shaped platform and a carina axis strongly curved caudally in oral view. In rostral view, margins are elevated, the carina is short and the pit is located on the aboral face of the platform. A very lightly marked depression is present on the aboral side of the element.

In OTU4 (Fig. 7D), small specimens display a subtriangular outline and an almost straight carina axis in oral view. In rostral view, margins are elevated in the dorsal two-thirds of the platform, the carina is tall and the basal cavity

is located in the ventral-most part of the platform, next to the insertion points. A marked depression is present in the ventral part of the keel. Larger specimens have an elongated subtriangular-leaf-shaped outline and a carina axis strongly curved caudally in oral view. In rostral view, margins are elevated, the carina is short, and the pit is located on the aboral face of the platform. A marked depression is present in the aboral side of the element.

To summarize the results, small specimens are very different in shape between the OTUs, being either very wide and oval in oral view as in OTU1, or thin and lanceolate as in OTU3. In contrast, large specimens share similar characteristics whatever the OTUs, being lanceolate with elevated margins. Except for OTU1 in which the largest size observed is relatively small (Log(CSize) < 0), the allometric trajectories appear as non-linear in the three other OTUs, with less shape changes occurring towards very large size (Log(CSize) > 0, approximately corresponding to a platform length of 0.45 mm).

Bilateral asymmetry in the different OTUs.—Bilateral asymmetry was only significant in OTUs 3 and 4 (Table 5). When performing a CVA with a dimensionality reduction in each OTU, however, the percentage of correct reclassification between dextral and sinistral sides were well above 90% in all OTUs, indicating the consistent occurrence of

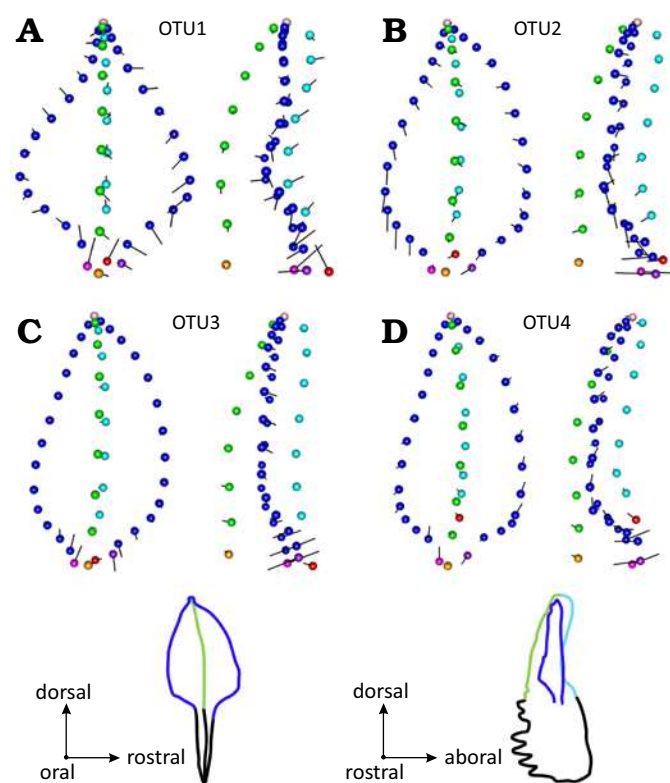


Fig. 8. Shape signal associated with bilateral asymmetry (A, OTU1; B, OTU2; C, OTU3; D, OTU4). For each OTU, the mean shape of sinistral elements is represented in oral (left) and rostral (right) views; black vectors show the deformation towards the dextral mean shape. The size of the vector has been magnified ($\times 2$) in order to highlight the differences.

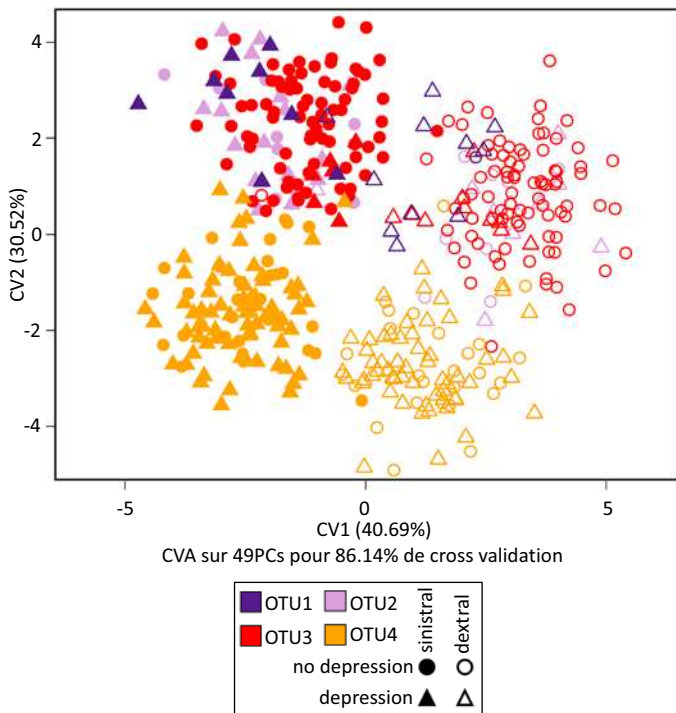


Fig. 9. Bilateral asymmetry across the OTUs. The morphospace corresponds to the two first axes of the CVA separating sinistral and dextral specimens within each OTU, based on the optimized number of PC axes (49 PCs, CVP = 86.1%).

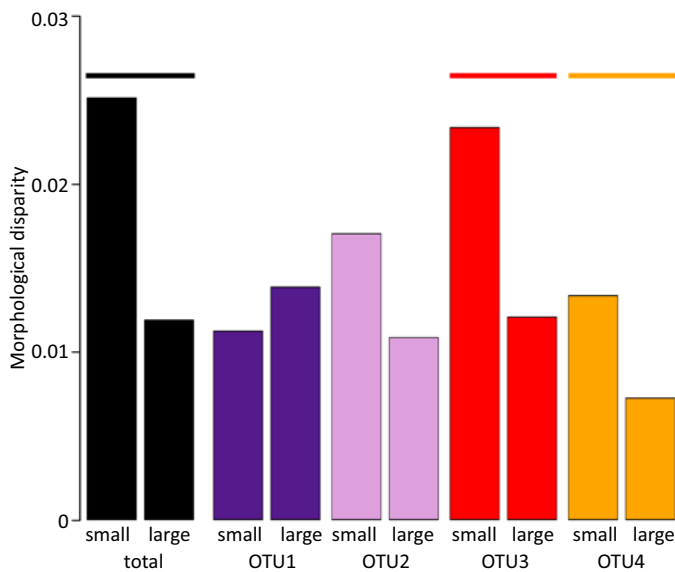


Fig. 10. Morphological disparity in small- vs large-sized elements within and among OTUs. The bars are coloured according to their OTU. A coloured line signals significant difference of morphological disparity between the small and large class within each OTU (permutation-based P-value < 0.01).

bilateral asymmetry. The percentage of correct reclassification tended to increase from the earliest to the latest OTU, together with the number of PCs required to adequately describe the signal, suggesting that bilateral asymmetry increased in consistency and complexity of the morphological signal involved. When considering reconstructed shapes corresponding to dextral and sinistral elements in each OTU

(Fig. 8), differences were tenuous but sinistral elements shared a rostral insertion point positioned slightly more dorsally and really more aborally than dextral elements.

To compare the pattern of bilateral asymmetry across OTUs, a CVA including sinistral and dextral groups for all OTUs was performed, based on an optimized number of variables (49 PCs) (Fig. 9). The first axis of the CVA (40.7% of between-group variance) displays a shared signal of bilateral asymmetry. Dextral elements have high CV1 scores while sinistral specimens have low CV1 scores whatever the OTU. The second axis (30.5%) separates OTU4 from the three other OTUs. This suggests that whatever the OTU, the signal related to bilateral asymmetry was comparable. This was confirmed by a test showing significant differences between sides and OTUs, but no interaction between both factors (procD.lm(shape ~ side * OTU): P-value_{side} = 0.0001, P-value_{OTU} = 0.0001, P-value_{side:OTU} = 0.2077).

Morphological disparity and the different sources of variance.—In order to summarize the effects of size changes across OTUs on allometric trajectories and bilateral asymmetry, each OTU was split into its smallest ($\text{Log}(\text{CSize}) < \text{median}$) and its largest ($\text{Log}(\text{CSize}) > \text{median}$) components. Morphological disparity (i.e., the amount of morphological variance) was higher in the small-sized compared to the large-sized fraction in all OTUs except the first one (Fig. 10), echoing the fact that *Polygnathus* elements did not reach large sizes in OTU1 and thus did not reach the plateau observed in the allometric trajectories of the other OTUs (see Fig. 7). A similar trend was observed not only within OTU but on the total assemblage.

Discussion

Relationships between taxonomic units and morphometric variation in unornamented Devonian–Carboniferous *Polygnathus*.—A first issue to address was the definition to be retained for the terminology “*Polygnathus*”. A split of the genus has been proposed, with the definition of *Neopolygnathus* based on the presence of an aboral depression (Barskov et al. 1991; Vorontsova 1996). Although the morphometric descriptors were able to capture this morphological trait, the presence or absence of a depression did not lead to the occupancy of distinct zones in the morphospace. Rather, conodonts with and without aboral depression co-occurring in a given stratigraphic level shared similar zones in the morphospace and similar allometric trajectories; temporal changes in size and allometric trajectories occurred similarly for both morphotypes. This congruence in the patterns of intra-population variance, including allometry, for P₁ elements with and without aboral depression undermines the relevance of this trait as diagnostic character and therefore of *Neopolygnathus* as an independent genus. It rather argues for retaining the definition of *Polygnathus* sensu lato, including elements with and without an aboral depression. Using quan-

titative morphometrics as in the present study, this binary definition rather emerges as a continuous variation from a “marked” to an “absent” depression. The discrepancy may be partly due to a difference of appreciation between a visual inspection under the binocular, and measurements performed on 3D surfaces. It also probably echoes what has been repeatedly observed in *Polygnathus* (Klapper and Vodrážková 2013) and other conodont genera such as *Palmatolepis*, where characteristic taxonomic species correspond to end-members of a continuous morphological variation (Girard et al. 2004). In that respect, the taxonomic species *Po. communis* (with depression) and *Po. purus* (without depression) are a way to describe an extensive morphological variation.

The occupancy of the morphospace however, changed through time, suggesting a turnover of “units” termed here OTU, and reflected by a relay between the taxonomic species *Po. communis* and *Po. purus* and their subspecies (Feist et al. 2020). The OTUs were tentatively defined here by shared size range, overall shape, and patterns of morphological covariation, but the occurrence of a specimen in PS12 outside of the range of the dominant OTU shows that some OTUs probably co-occurred, and that this level constitutes a pivotal point in their temporal relay.

Evolution of *Polygnathus* size during the early Carboniferous.—Assessing size trends through time is all the more important when considering *Polygnathus* evolution as the importance of allometric variation may largely condition shape changes. Given the continuous growth of conodont elements, their size probably reflects body size and therefore the growth stage of the former animal (Purnell 1994; Donoghue and Purnell 1999). Size distribution in a conodont assemblage therefore records, among other things, reproductive strategy and mortality patterns (Girard and Renaud 2008; Girard et al. 2023). Possible taphonomic biases should be limited at the Puech de la Suque section due to calm offshore depositional context (Feist et al. 2020). Some genera like *Palmatolepis* display size distributions that are massively dominated by small-sized elements, suggesting an important investment in reproduction coupled to frequent juvenile mortality according to a r-selected demographic strategy (Girard and Renaud 2008). In contrast, the unornamented *Polygnathus* appears to display balanced size distributions throughout the record of the Puech de la Suque, suggesting life-history traits rather associated with a K-selected demographic strategy. However, shifts in size are observed, the most important of which being a size increase occurring between the Upper Devonian and the first Carboniferous stratigraphic level.

This pattern may appear surprising at first glance since the Late Devonian was punctuated by an important mass extinction associated with the Hangenberg event (Walliser 1996; Kaiser et al. 2016). Size-reduction has been frequently suggested to be a response to stressful periods, notably due to a collapse of the food chains favouring small organisms (Urbanek 1993; Twitchett 2007; Song et al. 2011; Wiest et al. 2015). Such response may not be characteris-

tic for *Polygnathus*, however, since through the Frasnian/Famennian boundary, marked by another important mass extinction, *Polygnathus* rather displayed a momentary size increase during the perturbed period rather than a clear size decrease after the crisis (Girard and Renaud 1996).

Such size increase in the aftermath of a biotic crisis has been reported in various marine organisms such as molluscs, brachiopods, or foraminifers (Atkinson et al. 2019; Feng et al. 2020; Zhuravlev and Wood 2020). The underlying causes of such increase in body size are debated, and proposed hypotheses involved a drop in temperature (Atkinson 1994), an increase in the quantity or quality of food resources (Atkinson and Wignall 2020), or the re-diversification from small-bodied species, with rapid reproductive rates, prone to dominate the communities during the periods of crisis (Sallan and Galimberti 2015).

Polygnathus was abundant during and after the two successive mass extinctions of the Late Devonian (Frasnian/Famennian and Famennian/Carboniferous), suggesting that it might have prospered in depauperate ecosystems momentarily devoid of competitors, allowing an improved access to food resources. After a relative stability in the early Carboniferous, the size of the unornamented *Polygnathus* increased progressively during the *Siphonodella jii* and *Siphonodella sandbergi* zones. Such long-term size increase is frequent in the fossil record, corresponding to the so-called “Cope’s rule”, stating that size tends to increase over time within given clades (Brown and Maurer 1986; Alroy 1998; Hunt and Roy 2006). The causes underlying this trend are still debated, from response to climate changes (Hunt and Roy 2006) to selection for increased survival and/or reproductive success (Kingsolver and Pfennig 2004). Whatever the cause, Cope’s rule seems to be frequent in conodonts (Ginot and Goudemand 2019) and the trend observed in Carboniferous *Polygnathus* may corroborate this observation.

Allometric trajectory and the ontogenetic dynamics of functional constraints.—Common features were shared by the allometric trajectories of all *Polygnathus* OTUs considered here. Small-sized elements were variable in shape, but shared an aboral basal cavity located more ventrally than what is observed in large-sized elements. This indicates a ventral expansion of the platform along ontogeny, in agreement with previous observations (Gedik 1968; Dzik 2008). From different small-sized elements, allometric trajectories of the different OTUs converged towards large-sized phenotypes sharing an extension of the platform and an elevation of the margins. Such traits have been shown to be under functional constraints during occlusion, by conditioning occlusal motion and dissipating stress (Martinez-Perez et al. 2016).

The shape of feeding structures is usually under strong functional constraints related to occlusal motion and diet (Davis 2011; Frédérick and Vandewalle 2011; Smits and Evans 2012; D’Amore 2015; Polly 2015). The allometric trajectories observed in *Polygnathus* therefore suggest on-

togenetic variation in the dynamics of occlusion, possibly related to changes in diet.

The lack of wear on early growth stages of the elements suggested that conodonts may have acquired their mature feeding only after an initial stage characterized by a different feeding ecology (Shirley et al. 2018). The size of the feeding apparatus largely conditions the size of the food items that can be processed (e.g., Luczkovich et al. 1995; Dayan and Simberloff 1998; Ward-Campbell et al. 2005). The mean size of the large-sized fraction is 1.5 times larger than the small-sized fraction in OTU1 and more than three times larger in OTU2 and OTU4. Even without direct evidence on their respective feeding habits, it is likely that such a size increase was associated with a change in food items. Altogether, this suggests higher functional constraints on large than on small-sized *Polygnathus* elements (Renaud et al. 2021b), in association with the development of large platform with elevated margins favouring tight and efficient occlusion. In small elements, most of the occlusal motion was probably guided by the expanded free blade (Martinez-Perez et al. 2016) that relatively decreases in importance along ontogeny, compared to the extension and elevation of the margins.

Supporting an increase in functional constraints in large-sized elements, they were found to be morphologically less diverse than small-sized ones, both within and among OTUs. Whatever the OTU, large-sized *Polygnathus* elements seem thus to achieve a morphology favouring the accommodation and dissipation of the stress related to a tooth-like occlusion (Martinez-Perez et al. 2016), while small-sized morphologies, being under less important functional constraints, appear more free to vary.

What seems to be true within OTU could be true between OTUs as well. Mean size increased by almost four times between OTU1 and OTU4. Even along a conserved allometric trajectory, such a size increase would drive shape changes, especially for small and intermediate sizes due to the non-linear allometric pattern. A phyletic size increase congruent with Cope's rule would thus drive an evolution of more extreme shapes with developed platform, due to a peramorphic process (prolongation and/or acceleration of the development), a response even more pronounced than the starting morphology was small-sized.

Such heterochronic processes might be frequent in conodonts since they have been recently proposed to explain the evolution of different genera such as *Siphonodella* (Plotitsyn and Zhuravlev 2023) and *Dasbergina* (Świś 2023) as well as response to temperature variation in different groups of conodonts (Souquet et al. 2022).

Conserved patterns of bilateral asymmetry.—The differences between dextral and sinistral elements of a given OTU observed here (dextral elements with a caudal platform slightly more expanded, and a more elevated rostral margin compared to sinistral elements) overall match the observations done on Famennian *Polygnathus* (Renaud

et al. 2021b) and the lower Frasnian cluster described in Martinez-Perez et al. (2016). Regarding classification rates, dextral and sinistral elements were correctly classified with a rate above 90%, suggesting an almost fixed directional asymmetry, defined as consistent differences between dextral and sinistral forms (Palmer 2004), in agreement with observation on the Famennian species *Po. glaber* and *Po. communis* (Renaud et al. 2021b).

Convergent evolution of *Polygnathus* in an eco-evo-devo perspective.—Functional and developmental constraints are known to vary along ontogeny, leading to variations in disparity levels. In icriodontan conodonts, initial stages of development seem to be relatively poorly constrained, followed by intermediate stages sharing the typical phenotype of the species, before the continuous growth generates extensive morphological variation (Girard et al. 2022). This results in a “hourglass-like” model of disparity along ontogeny. In *Palmatolepis*, an extensive disparity of large-sized elements develops from rather homogeneous small-sized morphologies (Girard et al. 2004). In *Polygnathus*, functional constraints seem to increase along ontogeny, leading to a decrease of morphological variation in large-sized elements. These discrepancies in the ontogenetic pattern of disparity most probably relate to differences in the kind of diet shift along ontogeny, processes of element growth, and functional constraints occurring in these very different genera. In *Polygnathus*, ecological and environmental factors, by driving recurrent phylogenetic size increase from small-sized ancestor, may drive convergent evolution of *Polygnathus* shape through peramorphosis along convergent allometric trajectories. This also means that depending on the pattern of disparity change along ontogeny, relevant stages to identify diagnostic characters may vary. In the case of *Polygnathus*, convergent allometric trajectories may blur phylogenetic signals in large-sized elements.

Conclusions

The present study used 3D geometric morphometric methods to explore the sources of morphological variation, including allometric trends and bilateral asymmetry, in order to better understand the constraints acting on the evolution and diversification of unornamented *Polygnathus* conodonts across the Devonian/Carboniferous boundary. Most expectations were validated: (i) allometric trajectories varied along time but converged towards similar adult shapes, leading to a decreased morphological disparity in large-sized classes; (ii) General patterns of bilateral asymmetry were conserved across populations over time, supporting their role in stabilizing occlusion; (iii) patterns of size evolution can indeed influence shape evolution by modulating the largest sizes reached along allometric trajectories. Such convergent allometric trajectories are candidates to generate convergent evolution through peramorphosis in periods of

Polygnathus size increase, but further studies in other time periods would be required to validate this scenario.

Such 3D methods are becoming more and more frequent for studies of conodont morphological evolution (e.g., Renaud et al. 2021b; Assemat et al. 2023; Kelz et al. 2023). However, 2D studies still allow more extensive sampling due to easiness and low costs. 3D approaches are definitely required to address the complexity of the constraints related to occlusion. They also raise questions regarding differing perception between direct observations and measures derived from 3D surfaces. However, most of the important traits, especially the overall shape of the platform varying along ontogenetic trajectories, should be captured using 2D projections (Renaud et al. 2021b), opening the way to more extensive studies to assess long-term phyletic evolution and coupling with environmental variations.

A challenge remains to assess evolutionary units within a conodont genus. A recent study on Late Devonian conodont genus *Palmatolepis* suggested that evolutionary units share similar patterns of morphological variation, including allometry (Renaud et al. 2021a). The present study agrees with these conclusions, suggesting that shared allometric trends could point to evolutionary units. A challenge remains, however, for successfully delineating such units, especially when they co-occur in the same stratigraphic levels, since clustering methods aim at grouping close specimens, and not those sharing common trends of variation.

Acknowledgements

We thank Anne-Lise Charrault (ISEM) and Louise Souquet (Department of Mechanical Engineering, University College London, UK) for their precious contribution to the acquisition of the material studied here, as well as Mathilde Bouchet (Institut de Génomique Fonctionnelle de Lyon, France) for her kind assistance during the scanning sessions, and Renaud Lebrun (ISEM) for the treatment of 3D data. We further deeply thank the two reviewers, Nicholas Hogancamp (The Bedrock & Earth History Research Organization, Pennsylvania, USA) and Przemysław Świś (Department of Chemical and Geological Sciences, Modena, Italy), for their highly constructive remarks. This work was funded by the program Tellus-Interrvie grant DECA (CNRS-Institut National des Sciences de l'Univers), by the LabEx CeMEB and publicly funded through the I-SITE Excellence Program of the University of Montpellier, under the Investissements France 2030. This is publication ISEM 2025-017.

Editor: Andrzej Kaim.

References

- Adams, D.C. and Otárola-Castillo, E. 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 393–399.
- Aldridge, R.J., Briggs, D.E.G., Smith, M.P., Clarkson, E.N.K., and Clark, N.D.L. 1993. The anatomy of conodonts. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences* 340: 405–421.
- Aldridge, R.J., Purnell, R.J., Gabbott, S.E., and Theron, J.N. 1995. The apparatus architecture and function of *Promissum pulchrum* Kovács-Endrödy (Conodonta, Upper Ordovician) and the prioniodontid plan. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 347: 275–291.
- Aldridge, R.J., Smith, M.P., Norby, R.D., and Briggs, D.E.G. 1987. The architecture and function of Carboniferous polygnathacean conodont apparatuses. In: R.J. Aldridge (ed.), *Palaebiology of Conodonts*, 63–76. Ellis Horwood, Chichester.
- Alroy, J. 1998. Cope's Rule and the dynamics of body mass evolution in North American fossil mammals. *Science* 280: 731–734.
- Aretz, M., Herbig, H.G., Wang, X.D., Gradstein, F.M., Agerberg, F.P., and Ogg, J.G. 2020. Chapter 23—The Carboniferous period. In: F.M. Gradstein, J.G. Ogg, M.D. Schmitz, and G.M. Ogg (eds.), *Geologic Time Scale 2020*, 811–874. Elsevier, Amsterdam.
- Assemat, A., Thiery, G., Liefroy, T., and Girard, C. 2023. Shape diversity in conodont elements, a quantitative study using 3D topography. *Marine Micropaleontology* 184: 102292.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size—A biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1.
- Atkinson, J.W. and Wignall, P.B. 2020. Body size trends and recovery amongst bivalves following the end-Triassic mass extinction. *Palaeo-geography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 538: 109453.
- Atkinson, J.W., Wignall, P.B., Morton, J.D., and Aze, T. 2019. Body size changes in bivalves of the family Limidae in the aftermath of the end-Triassic mass extinction: the Brobdingnag effect. *Palaeontology* 62: 561–582.
- Balter, V., Martin, J.E., Tacail, T., Suan, G., Renaud, S., and Girard, C. 2019. Calcium stable isotopes place Devonian conodonts as first level consumers. *Geochemical Perspectives Letters*: 36–39.
- Barskov, I.S., Vorontsova, T.N., Kononova, L.I., and Kuz'min, A.V. 1991. *Reference Book on the Devonian and Lower Carboniferous Conodonts*. 182 pp. [in Russian]. Moskovskij gosudarstvennyj Universitet, Moskva.
- Bookstein, F.L. 1997. Procrustes distance, bending energy, and the biometrical modeling of shape phenomena. *International Journal of Shape Modeling* 03: 17–38.
- Briggs, D.E.G., Clarkson, E.N.K., and Aldridge, R.J. 1983. The conodont animal. *Lethaia* 16: 1–14.
- Brown, J.H. and Maurer, B.A. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature* 324: 248–250.
- Chen, Y., Neubauer, T.A., Krystyn, L., and Richo, S. 2016. Allometry in Anisian (Middle Triassic) segminiplanate conodonts and its implications for conodont taxonomy. *Palaeontology* 59: 725–741.
- Collyer, M.L. and Adams, D.C. 2018. RRPP: An R package for fitting linear models to high-dimensional data using residual randomization. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 1772–1779.
- Corradini, C., Henderson, C., Barrick, J., and Ferretti, A. 2024. Conodonts in biostratigraphy. A 300-million-years long journey through geologic time. *Newsletters on Stratigraphy* [available online, <https://dx.doi.org/10.1127/nos/2024/0822>].
- D'Amore, D.C. 2015. Illustrating ontogenetic change in the dentition of the Nile monitor lizard, *Varanus niloticus*: a case study in the application of geometric morphometric methods for the quantification of shape-size heterodonty. *Journal of Anatomy* 226: 403–419.
- Davis, B.M. 2011. Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the “Dual-Origin” hypothesis. *Journal of Mammalian Evolution* 18: 227–244.
- Dayan, T. and Simberloff, D. 1998. Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mammal Review* 28: 99–124.
- Donoghue, P.C.J., Purnell, M.A., Aldridge, R.J., and Zhang, S. 2008. The interrelationships of ‘complex’ conodonts (Vertebrata). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 119–153.
- Donoghue, P.C.J., Forey, P.L., and Aldridge, R.J. 2000. Conodont affinity and chordate phylogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75: 191–251.

- Donoghue, P.C.J. and Purnell, M.A. 1999. Growth, function, and the conodont fossil record. *Geology* 27: 251–254.
- Drake, A.G. and Klingenberg, C.P. 2007. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275: 71–76.
- Du, Y., Onoue, T., Tomimatsu, Y., Wu, Q., and Rigo, M. 2023. Lower Jurassic conodonts from the Inuyama area of Japan: implications for conodont extinction. *Frontiers in Ecology and Evolution* 11: 1135789.
- Dzik, J. 1997. Emergence and succession of Carboniferous conodont and ammonoid communities in the Polish part of the Variscan sea. *Acta Palaeontologica Polonica* 42: 57–170.
- Dzik, J. 2008. Evolution of morphogenesis in 360-million-year-old conodont chordates calibrated in days. *Evolution & Development* 10: 769–777.
- Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Strand Vidarsdottir, U., Larson, G., and Dobney, K. 2013. The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. *Journal of Archaeological Science* 40: 735–743.
- Fedorov, A., Beichel, R., Kalpathy-Cramer, J., Finet, J., Fillion-Robin, J.-C., Pujol, S., Bauer, C., Jennings, D., Fennessy, F., Sonka, M., Buatti, J., Aylward, S., Miller, J.V., Pieper, S., and Kikinis, R. 2012. 3D Slicer as an image computing platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic Resonance Imaging* 30: 1323–1341.
- Feist, R., Cornée, J.-J., Corradini, C., Hartenfels, S., Aretz, M., and Girard, C. 2020. The Devonian–Carboniferous boundary in the stratotype area (SE Montagne Noire, France). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 101: 295–311.
- Feng, Y., Song, H., and Bond, D.P.G. 2020. Size variations in foraminifers from the early Permian to the Late Triassic: implications for the Guadalupian–Lopingian and the Permian–Triassic mass extinctions. *Paleobiology* 46: 511–532.
- Frédérich, B. and Vandewalle, P. 2011. Bipartite life cycle of coral reef fishes promotes increasing shape disparity of the head skeleton during ontogeny: an example from damselfishes (Pomacentridae). *BMC Evolutionary Biology* 11 (1): 82.
- Gedik, İ. 1968. Conodonts from the Lower Carboniferous of the Carnic Alps [in Turkish]. *Bulletin of the Mineral Research and Exploration* 1968 (70): 229–258.
- Ginot, S. and Goudemand, N. 2019. Conodont size, trophic level, and the evolution of platform elements. *Paleobiology* 45: 458–468.
- Girard, C. 1994. Conodont biofacies and event stratigraphy across the D/C boundary in the stratotype area (Montagne Noire, France). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 168: 299–309.
- Girard, C. and Renaud, S. 1996. Size variation in conodonts in response to the Upper Kellwasser crisis (Upper Devonian of the Montagne Noire France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Serie II. Sciences de la Terre et des Planètes* 323: 435–442.
- Girard, C. and Renaud, S. 2008. Disentangling allometry and response to Kellwasser anoxic events in the Late Devonian conodont genus *Ancyrodella*. *Lethaia* 41: 383–394.
- Girard, C. and Renaud, S. 2012. Disparity Changes in 370 Ma Devonian Fossils: The Signature of Ecological Dynamics? *PloS One* 7: e36230.
- Girard, C., Charruault, A.-L., Dufour, A.-B., and Renaud, S. 2023. Conodont size in time and space: Beyond the temperature-size rule. *Marine Micropaleontology* 184: 102291.
- Girard, C., Charruault, A.-L., Gluck, T., Corradini, C., and Renaud, S. 2022. Deciphering the morphological variation and its ontogenetic dynamics in the Late Devonian conodont *Icriodus alternatus*. *Fossil Record* 25: 25–41.
- Girard, C., Renaud, S., and Sérayet, A. 2004. Morphological variation of *Palmatolepis* Devonian conodonts: species versus genus. *Comptes Rendus Palevol* 3 (1): 1–8.
- Guenser, P., Souquet, L., Dolédec, S., Mazza, M., Rigo, M., and Goudemand, N. 2019. Deciphering the roles of environment and development in the evolution of a Late Triassic assemblage of conodont elements. *Paleobiology* 45: 1–18.
- Harmon, L.J., Kolbe, J.J., Cheverud, J.M., and Losos, J.B. 2005. Convergence and the multidimensional niche. *Evolution* 59: 409–421.
- Hayden, L., Lochovska, K., Sémon, M., Renaud, S., Delignette-Muller, M.-L., Vilcot, M., Peterkova, R., Hovorakova, M., and Pantalacci, S. 2020. Developmental variability channels mouse molar evolution. *ELife* 9: e50103.
- Hunt, G. 2007. Evolutionary divergence in directions of high phenotypic variance in the Ostracode genus *Poseidonamicus*. *Evolution* 61: 1560–1576.
- Hunt, G. and Roy, K. 2006. Climate change, body size evolution, and Cope's Rule deep-sea ostracodes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 1347–1352.
- Jeppsson, L. 1979. Conodont element function. *Lethaia* 12: 153–170.
- Ji, Q. 1989. *The Dapoushang Section: an Excellent Section for the Devonian–Carboniferous Boundary Stratotype in China*. 265 pp. Science Press, Beijing.
- Kaiser, S.I., Aretz, M., and Becker, R.T. 2016. The global Hangenberg Crisis (Devonian–Carboniferous transition): review of a first-order mass extinction. In: R.T. Becker, P. Königshof, and C.E. Brett (eds.), *Devonian Climate, Sea Level and Evolutionary Events, Vol. 423*, 387–437. Geological Society of London, London.
- Kelz, V., Guenser, P., Rigo, M., and Jarochovska, E. 2023. Growth allometry and dental topography in Upper Triassic conodonts support trophic differentiation and molar-like element function. *Paleobiology* 49: 665–683.
- Kingsolver, J.G. and Pfennig, D.W. 2004. Individual-level selection as a cause of Cope's rule of phyletic size increase. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 58: 1608–1612.
- Klapper, G. and Vodrážková, S. 2013. Ontogenetic and intraspecific variation in the late Emsian–Eifelian (Devonian) conodonts *Polygnathus serotinus* and *P. bultyncki* in the Prague Basin (Czech Republic) and Nevada (western U.S.). *Acta Geologica Polonica* 63: 153–174.
- Kovarovic, K., Aiello, L.C., Cardini, A., and Lockwood, C.A. 2011. Discriminant function analyses in archaeology: are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science* 38: 3006–3018.
- Luczkovich, J.J., Norton, S.R., and Gilmore, R.G. 1995. The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. *Environmental Biology of Fishes* 44: 79–95.
- Martinez-Perez, C., Rayfield, E., Botella, H., and Donoghue, P. 2016. Translating taxonomy into the evolution of conodont feeding ecology. *Geology* 44: 247–250.
- Mawson, R. 1998. Thoughts on late Pragian–Emsian polygnathid evolution: Documentation and discussion. *Palaeontologia Polonica* 58: 201–211.
- Mitteroecker, P. and Bookstein, F. 2011. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evolutionary Biology* 38: 100–114.
- Nesme, F., Girard, C., Corradini, C., and Renaud, S. 2025. 3D models related to the publication: Convergent allometric trajectories in Devonian–Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts. *MorphoMuseum* [available online, <https://doi.org/10.18563/journal.m3.254>].
- Palmer, A.R. 2004. Symmetry breaking and the evolution of development. *Science* 306: 828–833.
- Plotitsyn, A.N. and Zhuravlev, A.V. 2023. Model of phylomorphogeny of P₁ elements of the Tournaisian (Mississippian) siphonodellids. *Marine Micropaleontology* 184: 102294.
- Polly, P.D. 2015. Gene networks, occlusal clocks, and functional patches: new understanding of pattern and process in the evolution of the dentition. *Odontology* 103: 117–125.
- Porto, A., Rolfe, S., and Maga, A.M. 2021. ALPACA: A fast and accurate computer vision approach for automated landmarking of three-dimensional biological structures. *Methods in Ecology and Evolution* 12: 2129–2144.
- Purnell, M.A. 1994. Skeletal ontogeny and feeding mechanisms in conodonts. *Lethaia* 27: 129–138.
- Purnell, M.A. and Donoghue, P.C.J. 1997. Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 352: 1545–1564.

- Purnell, M., Donoghue, P.C.J., and Aldridge, R.J. 2000. Orientation and anatomical notation in conodonts. *Journal of Paleontology* 74: 113–122.
- R Core Team 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna [available online, <https://www.r-project.org/>]
- Renaud, S. and Auffray, J.-C. 2013. The direction of main phenotypic variance as a channel to evolution: cases in murine rodents. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24: 85–93.
- Renaud, S. and Girard, C. 1999. Strategies of survival during extreme environmental perturbations: evolution of conodonts in response to the Kellwasser crisis (Upper Devonian). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 146: 19–32.
- Renaud, S., Ecalle, B., Claisse, P., Charruault, A.-L., Ledevin, R., and Girard, C. 2021b. Patterns of bilateral asymmetry and allometry in Late Devonian *Polygnathus* conodonts. *Palaeontology* 64: 137–159.
- Renaud, S., Girard, C., and Dufour, A.-B. 2021a. Morphometric variance, evolutionary constraints and their change through time in Late Devonian *Palmatolepis* conodonts. *Evolution* 75: 2911–2929.
- Rohlf, F.J. and Slice, D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40–59.
- Sallan, L. and Galimberti, A.K. 2015. Body-size reduction in vertebrates following the end-Devonian mass extinction. *Science* 350: 812–815.
- Schlager, S. 2017. Chapter 9: Morpho and Rvcg—shape analysis in R: R-packages for geometric morphometrics, shape analysis and surface manipulations. In: G. Zheng, S. Li, and G. Székely (eds.), *Statistical Shape and Deformation Analysis*, 217–256. Elsevier, Amsterdam.
- Schluter, D. 1996. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution* 50: 1766–1774.
- Shirley, B., Grohgan, M., Bestmann, M., and Jarochovska, E. 2018. Wear, tear and systematic repair: testing models of growth dynamics in conodonts with high-resolution imaging. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285 (1886): 20181614.
- Smits, P.D. and Evans, A.R. 2012. Functional constraints on tooth morphology in carnivorous mammals. *BMC Evolutionary Biology* 12: 146.
- Song, H., Tong, J., and Chen, Z.Q. 2011. Evolutionary dynamics of the Permian–Triassic foraminifer size: Evidence for Lilliput effect in the end-Permian mass extinction and its aftermath. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 308: 98–110.
- Souquet, L., Guenser, P., Girard, C., Mazza, M., Rigo, M., and Goude-
mand, N. 2022. Temperature-driven heterochrony as a main evolutionary response to climate changes in conodonts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289 (1985): 20220614.
- Sweet, W.C. 1988. The Conodonta. Morphology, taxonomy, paleoecology, and evolutionary history of a long-extinct animal phylum. *Oxford Monographs on Geology and Geophysics* 10: 1–224.
- Świś, P. 2023. Anagenetic evolution and peramorphosis of a latest Devonian conodont from Holy Cross Mountain (Poland). *Journal of Micropalaeontology* 42: 193–210.
- Twitchett, R.J. 2007. The Lilliput effect in the aftermath of the end-Permian extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 252: 132–144.
- Urbanek, A. 1993. Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: A Palaeobiological model. *Historical Biology* 7: 29–50.
- Viscosi, V. and Cardini, A. 2011. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners. *PLoS ONE* 6 (10): e25630.
- Vorontsova, T.N. 1996. The genus *Neopolygnathus* (Conodonts): Phylogeny and some questions of systematics. *Paleontologičeskij žurnal* 1996 (2): 82–84.
- Walliser, O. (ed.) 1996. *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic: Results of the International Interdisciplinary Cooperation in the IGCP-Project 216 “Global Biological Events in Earth History”*. 333 pp. Springer, Berlin.
- Ward-Campbell, B.M.S., Beamish, F.W.H., and Kongchaiya, C. 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology* 67: 1266–1279.
- Wiest, L.A., Buynevich, I.V., Grandstaff, D.E., Terry, D.O., and Maza, Z.A. 2015. Trace fossil evidence suggests widespread dwarfism in response to the end-Cretaceous mass extinction: Braggs, Alabama and Brazos River, Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 417: 105–111.
- Yolkin, E.A., Weddige, K., Izokh, N.G., and Erina, M.V. 1994. New Emilian conodont zonation (Lower Devonian). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 168: 139–157.
- Zhuravlev, A.Y. and Wood, R. 2020. Dynamic and synchronous changes in metazoan body size during the Cambrian Explosion. *Scientific Reports* 10 (1): 6784.

Appendice Chapitre 1 : 3D models related to the publication: Convergent allometric trajectories in Devonian-Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts

Auteurs : Félix NESME, Catherine GIRARD, Carlo CORRADINI et Sabrina RENAUD

Accepté dans MorphoMuseum

Le présent ensemble de données 3D contient seize modèles 3D de *Polygnathus* non ornementés illustrant la variation allométrique et l'asymétrie bilatérale au sein de quatre « unités taxonomiques opérationnelles » (“Operational Taxonomic Units” ou OTU) analysées dans la publication : Convergent allometric trajectories in Devonian-Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodont

3D models related to the publication: Convergent allometric trajectories in Devonian-Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts

Félix Nesme^{1*}, Catherine Girard², Carlo Corradini³, Sabrina Renaud⁴

¹ISEM, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France.

²Dipartimento di Matematica e Geoscienze, Università di Trieste, via Weiss 2, 34128 Trieste, Italy

³Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE), UMR 5558 CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1, Université de Lyon, Villeurbanne, France

*Corresponding author: felix.nesme@umontpellier.fr

Abstract

The present 3D Dataset contains sixteen 3D models of unornamented *Polygnathus* illustrating allometric variation and bilateral asymmetry within four “Operational Taxonomic Units” analyzed in the publication: Convergent allometric trajectories in Devonian-Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts.

Keywords: Allometry, Bilateral asymmetry, Geometric morphometrics, Occlusion

Submitted: 28/02/2025, published online: XX/XX/20XX. <https://doi.org/10.18563/journal.m3.254>

INTRODUCTION

This contribution presents 3D models of sixteen P1 conodont elements belonging to unornamented *Polygnathus* of the Puech de la Suque section (PS, Montagne Noire, France) (Girard, 1994) dating from the Late Devonian and early Carboniferous. P1 elements were present by pair in the pharyngeal area of the feeding apparatus and are considered to have functioned in occlusion in order to process the food (Donoghue and Purnell, 1999a, 1999b). Among the 441 P1 elements that were sampled in ten stratigraphic levels from the Upper Devonian to lower Carboniferous of the Puech de la Suque section, sixteen were selected (Table 1) to illustrate allometric trajectories and bilateral asymmetry in four “Operational Taxonomic Units” (OTUs) relaying along the record (Nesme et al., 2025). The 3D surfaces of these elements were used in a geometric morphometric analysis aiming to assess the patterns of morphological variation through time. Results showed that the morphospace occupancy changed through time, letting to the delineation of OTUs regrouping elements of stratigraphic levels sharing the same patterns of morphological variation. Allometric trajectories varied among OTUs (Fig. 1), due to differences in the morphology of small-sized specimens, possibly related to variations in life-style and feeding habits. However, all trajectories converged towards similar large-sized elements, suggesting increasing functional constraints with increasing size. Compared to this variability in allometric patterns, patterns of bilateral asymmetry remained relatively stable across OTUs. The convergent allometric trajectories across OTUs suggest that large-sized unornamented *Polygnathus* shared similar functional constraints in all OTUs, possibly due to convergence of the feeding behavior.

METHODS

Polygnathus P1 elements were glued onto a toothpick and scanned at a cubic voxel resolution of 1.4 μm using the Phoenix Nanotom

S microtomograph (ICT) on the AniRA-ImmOs platform of the SFR Biosciences, Ecole Normale Supérieure, Lyon, France. The scanning parameters were as follow: 100 kV, 70 IA, 3000 projections at 360° with no filter. Surfaces were segmented semi-automatically with the Avizo software (v. 9.1; Visualization Science Group, FEI Company) with the segmentation threshold selection tool. The 3D surfaces are provided in ply format, and can therefore be opened with a wide range of freeware.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Anne-Lise Charruault and Louise Souquet for her precious contribution to the acquisition of the material studied here, as well as Mathilde Bouchet for her kind assistance during the scanning sessions. This work was founded by the program Tellus-Intervie grant DECA (CNRS-Institut National des Sciences de l’Univers), by the LabEx CeMEB and publicly funded through the I-SITE Excellence Program of the University of Montpellier, under the Investissements France 2030. This is publication ISEM 2025-018.

BIBLIOGRAPHY

- Donoghue, P. C. J., and M. A. Purnell. 1999a. Growth, function, and the conodont fossil record. *Geology*, 27:251–254. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1999\)027\(0251:GFATCF\)2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1999)027(0251:GFATCF)2.3.CO;2).
- Donoghue, P. C. J., and M. A. Purnell. 1999b. Mammal-like occlusion in conodonts. *Paleobiology*, 25:58–74.
- Girard, C. 1994. Conodont biofacies and event stratigraphy across the D/C boundary in the stratotype area (Montagne Noire, France). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 168:299–309.
- Nesme, F., C. Girard, C. Corradini, and S. Renaud. 2025. Convergent allometric trajectories in Devonian – Carboniferous

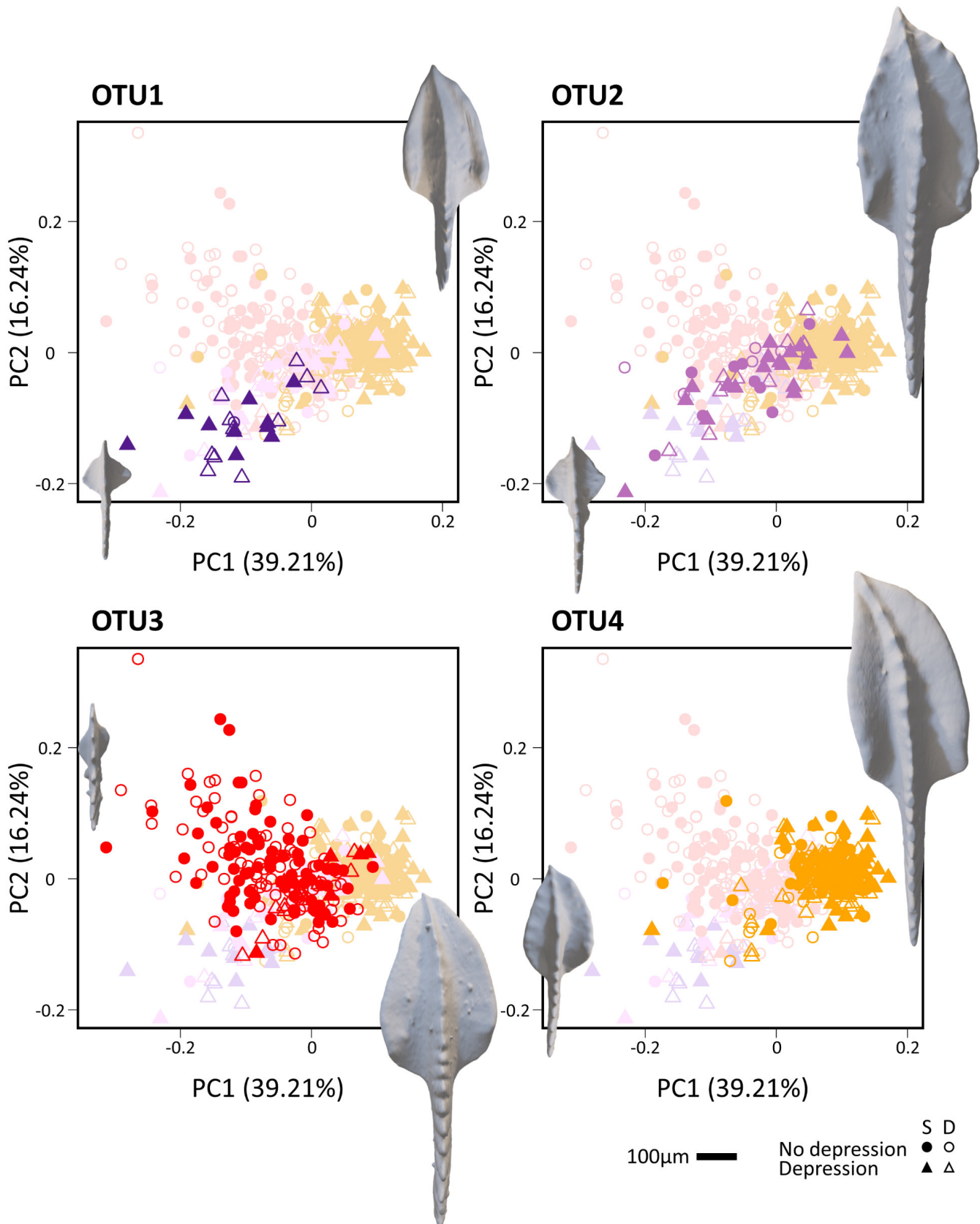


Figure 1. Morphospace of P1 unornamented *Polygnathus* elements from the Upper Devonian and lower Carboniferous in the Puech de La Suque section. The four panels represent the range of each OTU (dark symbols) superimposed to the total morphospace occupancy (light symbols). From top left to bottom right, the successive OTUs, from the Late Devonian OTU1 to the more recent Carboniferous OTU4. The oral figuration of the smallest and largest specimens of each OTU are displayed next to the graphs to illustrate the morphological changes occurring along allometry. The specimens figured for each OTU from small to large are the following: OTU1: UM-PSQ-011 and UM-PSQ-010, OTU2: UM-PSQ-016 and UM-PSQ-015, OTU3: UM-PSQ-018 and UM-PSQ-019, OTU4: UM-PSQ-022 and UM-PSQ-023.

Coll nr.	Ply name	Side	Period	OTU
UM PSQ 010	PS90_Po_scan2_l	Dextral	Devonian	OTU1
UM PSQ 011	PS90_Po_scan1_b	Sinistral	Devonian	OTU1
UM PSQ 012	S90_Po_scan2_d	Sinistral	Devonian	OTU1
UM PSQ 013	PS90_Po_scan1_j	Dextral	Devonian	OTU1
UM PSQ 014	PS11_Po_felix_scan3_d	Sinistral	Carboniferous	OTU2
UM PSQ 015	PS11_Po_felix_scan2_g	Sinistral	Carboniferous	OTU2
UM PSQ 016	PS11_Po_felix_scan3_e	Dextral	Carboniferous	OTU2
UM PSQ 017	PS11_Po_felix_scan4_h	Dextral	Carboniferous	OTU2
UM PSQ 018	PS13_Po_Felix_scan5_g	Sinistral	Carboniferous	OTU3
UM PSQ 019	PS13_Po_Felix_scan3_b	Sinistral	Carboniferous	OTU3
UM PSQ 020	PS13_Po_Felix_scan6_i	Dextral	Carboniferous	OTU3
UM PSQ 021	PS13_Po_Felix_scan3_i	Dextral	Carboniferous	OTU3
UM PSQ 022	PS21_Po_scan2_c	Sinistral	Carboniferous	OTU4
UM PSQ 023	PS21_Po_scan4_h	Sinistral	Carboniferous	OTU4
UM PSQ 024	PS21_Po_scan2_e	Dextral	Carboniferous	OTU4
UM PSQ 025	PS21_Po_scan2_f	Dextral	Carboniferous	OTU4

Table 1. List of the unornamented *Polygnathus* P1 elements from the Puech de la Suque section used in the related publication: Convergent allometric trajectories in Devonian-Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts. Coll nr.: collection number.

unornamented *Polygnathus* conodonts. Acta Palaeontologica Polonica, <https://doi.org/10.4202/app.01198.2024>

DRAFT

Chapitre 2 : Environmental variations modulate allometric trajectories in unornamented Carboniferous *Polygnathus* conodonts

Contributeurs : Félix NESME, Catherine GIRARD (conodontes du Dévonien supérieur), Jean-Jacques CORNEE (interprétation des lames minces), Michael M. JOACHIMSKI (acquisition des données géochimiques), Carlo CORRADINI (identification des spécimens 3D) et Sabrina RENAUD (expertise sur les analyses et sur la morphométrie géométrique)

Manuscrit en cours de relecture par les co-auteurs, à soumettre dans le journal *Palaeontology*

Résumé

La morphologie des structures impliquées dans l'alimentation est influencée par le type de nourriture qui, à son tour, est dépendant de facteurs environnementaux, ce qui entraîne une relation indirecte entre la forme des structures impliquées dans l'alimentation et le milieu environnant. Cependant, les sources de nourriture peuvent changer au cours de la croissance, ce qui entraîne des potentielles interactions complexes entre les trajectoires ontogénétiques et les variations environnementales. La présente étude examine ces interactions en analysant la forme de la plateforme des éléments P_1 chez les *Polygnathus* non ornementés d'un enregistrement du Carbonifère inférieure du Puech de la Suque (Montagne Noire, en France). Les trajectoires allométriques varient le long de l'enregistrement, partant de différentes formes de petite taille mais convergeant vers une morphologie adulte commune. Pour évaluer les variations du forçage environnemental au cours de l'ontogénie, les spécimens de chaque niveau stratigraphique ont été séparés en trois classes de taille. La forme de la classe de taille des petits varie principalement en fonction du biofaciès à conodontes, celle de la classe de taille des moyens change plutôt en fonction du microfaciès sédimentaire, tandis que la classe de taille des

grands fluctue de manière aléatoire sans lien avec les variations environnementales. Ces résultats soutiennent l'hypothèse d'un changement de régime alimentaire au cours de l'ontogénie, avec une augmentation des contraintes fonctionnelles liées à l'occlusion chez les éléments de grande taille, qui conduit à une convergence vers une même forme adulte. Le biofaciès et le microfaciès tracent une signature différente de la bathymétrie et de la distance à la côte. Les classes de tailles ayant des relations différentes à ces estimateurs, cela suggère que les *Polygnathus* non ornementés du Carbonifère inférieur changeaient dans leur façon d'exploiter la colonne d'eau au cours de l'ontogénie. Enfin, la disparité élevée des spécimens de petites tailles suggère une diminution des contraintes relatives à l'occlusion et/ou suggère des stratégies de recherche de la nourriture davantage sensibles aux variations de l'environnement que les grands spécimens.

Environmental variations modulate allometric trajectories in unornamented Carboniferous *Polygnathus* conodonts

Félix Nesme ¹, Catherine Girard ¹, Jean-Jacques Cornée ², Michael M. Joachimski ³, Carlo Corradini ⁴, Sabrina Renaud ⁵

¹ Félix Nesme [felix.nesme@umontpellier.fr; ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-2489-7647>], Catherine Girard [catherine.girard@umontpellier.fr; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3123-8276>], ISEM, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

² Jean-Jacques Cornée [jean-jacques.cornee@umontpellier.fr ; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0542-098X>], Géosciences Montpellier, Université de Montpellier, 34095 Montpellier Cedex 05, France

³ Michael. M. Joachimski [michael.joachimski@fau.de ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6088-3261>], GeoZentrum Nordbayern, University of Erlangen-Nuremberg, Schlossgarten 5, D91054 Erlangen, Germany

⁴ Carlo Corradini [ccorradini@units.it; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5153-7612>], Università degli Studi di Trieste, Dipartimento di Matematica e Geoscienze, Trieste, Italy

⁵ Sabrina Renaud [sabrina.renaud@univ-lyon1.fr; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8730-3113>], Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR 5558 CNRS, Université Claude Bernard Lyon1, Campus de la Doua, 69100 Villeurbanne, France

Keywords:

Geometric morphometrics; Convergence; Morphological Disparity; Conodont biofacies; Oxygen isotopes.

Abstract

The morphology of feeding structures is driven by the nature of the food source, which, in turn, is influenced by environmental factors, resulting in an indirect relationship between the form of feeding structures and the surrounding environment. However, food sources may change along growth, leading to potentially complex interactions between ontogenetic trajectories and environmental variations. The present study investigates these interactions by analysing the platform shape of P₁ elements in unornamented *Polygnathus* from an early Carboniferous record from the Montagne Noire, France. Allometric trajectories were found to vary along the record, starting from different small-sized shapes but converging towards a common adult morphology. To assess variations of environmental forcing along ontogeny, the specimens from each stratigraphic level were split into three size classes. The shape of the small-sized class primarily varied with conodont biofacies, the-middle size class with sedimentary microfacies, while the large-sized class followed a random walk not related to environmental variations. These results agree with a change of diet along ontogeny, with an increase of functional constraints related to occlusion in large-sized elements, leading to their convergent adult morphology. Biofacies and microfacies trace different signature of bathymetry and distance to the coast, and this suggests that early Carboniferous unornamented *Polygnathus* varied in their exploitation of the water column along ontogeny. Finally, the high disparity of small-sized elements suggests a relaxation of selective constraints related to occlusion, and/or varying foraging strategies making them more prone to environmental influences than the large-sized elements.

Introduction

For any living being, a successful resource acquisition is a prerequisite for any growth, reproduction or even mere survival. This led to a considerable morphological diversification of feeding structures in animals, as an adaptation to their foraging strategies (e.g Fischer *et al.*, 2022). The evolution and diversification of the mammalian dental pattern is even invoked as a key-factor for the successful radiation of the group (Hunter & Jernvall 1995; Grossnickle *et al.* 2019). Food resources being themselves dependent on environmental conditions, feeding structures are indirectly submitted to environmentally-driven selective pressures, a link sometimes so strong that the morphology of the feeding apparatus can be used on evolutionary timescales as an environmental proxy (e.g Polly *et al.*, 2011).

Variations in diet and associated selective pressures on the morphology of the feeding apparatus can however vary over much shorter timescales, and even over an individual's life span. Due for instance to differences in habitats and/or in body size, juveniles and adults of a same species can differ in their foraging behaviour and favoured food items, leading to ontogenetic changes in the morphology of the feeding apparatus to accommodate these ecological changes (e.g Frédérick and Vandewalle, 2011). The environmental influence on the morphology of the feeding apparatus may thus be modulated along the ontogenetic trajectory, depending on the resources exploited at different growth stages, and their sensitivity to environmental variations. This could result into a complex interplay of environmentally-driven allometric and evolutionary changes.

Conodonts constituted an extinct group of jawless and boneless vertebrates that inhabited all the marine ecosystems from the Cambrian to the beginning of the Jurassic (Briggs *et al.* 1983; Aldridge *et al.* 1993; Du *et al.* 2023). They are mostly known from their mineralized phosphatic tooth-like elements which were organised in complex feeding apparatuses (Aldridge *et al.* 1987; Purnell & Donoghue 1997; Corradini *et al.* 2024). At the rear of the apparatus, towards the

pharyngeal area, the P₁ elements were arranged by pair and seem to have functioned in occlusion similarly to mammalian molars (Donoghue & Purnell 1999). As mammalian molars, they experienced a tremendous morphological diversification, and, being the most robust elements of the feeding apparatus, they have been extensively studied for taxonomic, stratigraphic, and paleoecological purposes. Among the diversity of conodonts, the genus *Polygnathus* constituted a successful lineage that evolved and flourished during the Devonian and most of the Carboniferous (e.g Becker, 2012). Along this ~60 million of years of evolution, its P₁ elements recurrently evolved a dorsal platform from an ancestral blade-like condition (Yolkin *et al.* 1994; Mawson 1998; Martinez-Pérez *et al.* 2016). A previous study, focused on the Late Devonian, suggested that this morphological evolution was at least partly driven by environmental influences related to water depth and temperature (Renaud *et al.* 2021). Another recent study, focused on the abundant unornamented P₁ elements, provided evidence of complex allometric changes in Carboniferous *Polygnathus*. Small-sized elements changed greatly through time but converged towards similar adult morphologies (Nesme *et al.* 2025). This suggests first, diet changes along ontogeny and second, a common diet in adult stages. In contrast, the important morphological variations of small-sized elements may be related to a relaxation of functional constraints and/or varying foraging strategies. This could make them more prone to environmental influences than the large-sized elements.

Carboniferous unornamented *Polygnathus* therefore appear as a good model to study the potential influence of environmental variations on allometric trajectories at an evolutionary time-scale. To investigate this question, the present study relies on landmark-based geometric morphometrics allowing for the quantification of size and shape of the P₁ elements. In order to include an extensive sampling of the early Carboniferous, a 2D approach was favored, comparable to the former study on Late Devonian *Polygnathus* (Renaud *et al.* 2021). The first step of the present study was to assess if the 2D morphometric approach could satisfyingly

approximate the more complex 3D description (Nesme *et al.* 2025), allowing the characterization of the convergent allometric trajectories. If so, small-sized elements should be found to be morphologically more diverse through time than large-sized elements, converging towards a similar adult shape.

Provided that these prerequisites are validated, the hypotheses to be tested are the following. 1) The shape of the unornamented *Polygnathus* P₁ elements varied through time, in relation with environmental variations. 2) The environmental influence should be mostly mediated by an impact on the small-sized specimens. To test for this hypotheses, three paleoenvironmental proxies were considered: (a) Oxygen isotope values provided a palaeotemperature estimate (Luz *et al.* 1984; Joachimski & Buggisch 2002; Joachimski *et al.* 2009). (b) Microfacies characterization, based on a scoring of bioclast types, provided an estimate of water depth and seafloor conditions during deposition (Flügel 2010). (c) Conodont biofacies, corresponding to the percentage of the different conodont genera in a sample, quantified the changes in the conodont fauna and indirectly, due to the habitat preferences of the different genera, water depth and distance to the coast (Seddon & Sweet 1971; Sandberg 1976; Klapper & Barrick 1978).

Geological setting

The material from the study has been sampled at the Puech de la Suque section, Montagne Noire, France (Fig. 1). The continuous succession of limestone levels allows the documentation of environmental changes from the latest Famennian (Devonian) to the earliest Tournaisian (Carboniferous) (Feist *et al.* 2020). Carbonate sedimentation occurred in calm offshore environment (Feist *et al.* 2020). The oldest level studied here, PS10, deposited just above the Hangenberg event, is dated from the Devonian (*Protognathodus kockeli* conodont zone). The other levels date from the Carboniferous and document the time interval ranging from the *Siphonodella sulcata* to the *Siphonodella quadruplicata* conodont zones.

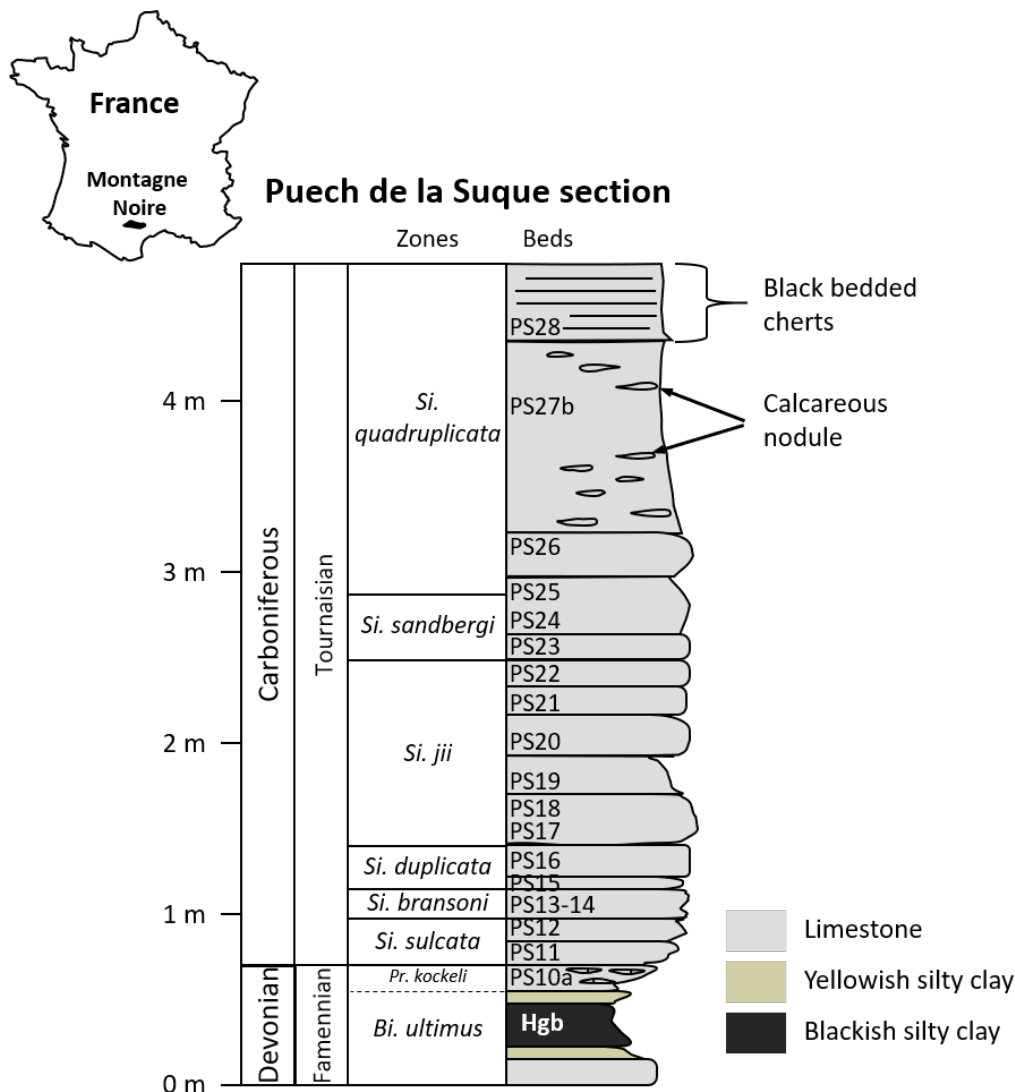


Figure 1. Sampling of the study at the Puech de la Suque section (Montagne Noire, France). The stratigraphic log showing the sampled levels is displayed. Modified after Feist et al. (2020). Conodont zones from Becker et al. (2016) and Corradini et al. (2017). *Si* = *Siphonodella*, *Pr* = *Protognathodus*, *Bi* = *Bispathodus*, Hgb = Hangenberg. The insert on top left presents the location of the Montagne Noire in France.

Material

Conodonts were extracted by dissolving rock samples using 10% formic acid. The insoluble residues were filtered through two sieves to isolate the fraction between 100 μm and 1 mm. This fraction was examined with a stereoscopic microscope and conodont elements were manually picked. All *Polygnathus* P₁ elements were collected. The assemblages were dominated by more than 99% by *Polygnathus* not belonging to the *Polygnathus inornatus* group (Hogancamp & Rodriguez 2020), designed here as “unornamented” *sensu* Nesme et al. (2025).

The study was therefore focused on this group. P₁ elements with a complete platform were selected for 2D morphometric analyses, while the specimens with a damaged platform were used for oxygen isotope analyses. A subset of elements selected for 2D analyses were already scanned for a 3D morphometric analysis (Nesme *et al.* 2025). Thin sections for microfacies characterization were prepared from the same sample of rock as the *Polygnathus* elements used for morphometric analyses.

Table 1. Sampling of the study. For each level, conodont zone, thickness of the bed [in cm], sample size of *Polygnathus* P₁ elements for 2D morphometrics (N_{2D}, present study) and from a previous 3D morphometric study (N_{3D}, (Nesme *et al.* 2025)), microfacies score, $\delta^{18}\text{O}$ values in V-SMOW (\pm standard deviation) and conodont biofacies (PC1_{biofacies}) are provided.

Level	Conodont zone	Thick ness	N _{3D}		Microfacies	$\delta^{18}\text{O}$	PC1 _{biofacies}
			N _{2D}				
PS10	<i>Pr. kockeli</i>	15	54	0	0.45	18.64 \pm 0.24	-19.38
PS11	<i>Si. sulcata</i>	10	57	31	0.67	18.18 \pm 0.27	-6.47
PS12	<i>Si. sulcata</i>	13	47	16		18.57 \pm 0.13	8.46
PS13	<i>Si. bransoni</i>	5	43	44	0.80	18.82 \pm 0.20	0.15
PS14	<i>Si. bransoni</i>	15	54	52	0.79	18.68 \pm 0.07	-1.53
PS15	<i>Si. duplicata</i>	5	56	55	0.20	18.15 \pm 0.34	17.21
PS16	<i>Si. duplicata</i>	20	34	0	0.76	18.45 \pm 0.29	14.71
PS17	<i>Si. jii</i>	13	39	23	0.86	18.56 \pm 0.04	13.04
PS18	<i>Si. jii</i>	15	80	0	0.47	18.59 \pm 0.19	12.74
PS19	<i>Si. jii</i>	8	103	0	0.54	18.72 \pm 0.03	13.87
PS20	<i>Si. jii</i>	14	59	0	0.50	18.64 \pm 0.20	9.78
PS21	<i>Si. jii</i>	28	51	48	0.50	18.92 \pm 0.10	17.53
PS22	<i>Si. jii</i>	10	87	76	0.50	18.80 \pm 0.06	26.33
PS23	<i>Si. sandbergi</i>	10	105	27	0.44	18.83 \pm 0.24	20.27
PS24	<i>Si. sandbergi</i>	15	56	0	0.50	19.12 \pm 0.08	21.91
PS25	<i>Si. sandbergi</i>	32	50	0	0.75	18.80 \pm 0.13	0.45
PS26	<i>Si. quadruplicata</i>	25	41	0	0.80	18.96 \pm 0.03	-6.67
PS27	<i>Si. quadruplicata</i>	60	53	0		18.38 \pm 0.03	-73.68
PS28	<i>Si. quadruplicata</i>	60	37	0	1.00	17.5	-68.70

Methods

Paleoenvironmental proxies

The oxygen isotope values provided a paleotemperature estimate (Luz *et al.* 1984; Joachimski & Buggisch 2002; Joachimski *et al.* 2009). *Polygnathus* being abundant in the record, it delivered enough material to perform the analyses on this genus only. Oxygen isotope analyses were performed on damaged *Polygnathus* P₁ elements using a TC-EA (high-temperature conversion-elemental analyzer) coupled online to a ThermoFinnigan Delta V Plus mass spectrometer. 0.2 to 0.3 mg Ag₃PO₄ was weighed into silver foil and transferred to the sample carousel of the TC-EA. At 1450 °C, the silver phosphate is reduced and CO forms as the analyte gas (Vennemann *et al.* 2002). CO was transferred in a helium stream through a gas chromatograph via a ConFlo III interface to the mass spectrometer. All values are reported in ‰ relative to V-SMOW. Samples as well as standards were generally measured in triplicate. The measurements were calibrated by performing a two-point calibration (Paul *et al.* 2007) using NBS 120c (21.7‰) and a commercial Ag₃PO₄ (9.9‰). A laboratory standard was used as a control standard and processed together with the samples. All standards were calibrated to TU1 (21.11‰) and TU2 (5.45‰; Vennemann *et al.*, 2002). External reproducibility, monitored by replicate analyses of samples as well as the laboratory standard was 21.78 ± 0.05 ‰ (1 σ ; n = 2). The average oxygen isotope composition of the internationally distributed standard NBS 120c was measured as 21.70 ± 0.04 (1 σ ; n = 5).

For each level, a microfacies score was established as the percentage of pelagic bioclasts over the total number of bioclasts observed in thin section (Flügel 2010; Girard *et al.* 2014). The relative proportion of pelagic bioclasts in the sample can be considered as a proxy of water depth and seafloor depositional conditions (Flügel 2010). Pelagic bioclasts are dominantly represented by cephalopods and pelagic bivalves. Benthic bioclasts include brachiopods,

trilobites, ostracods and crinoids. No data were retrieved for the levels PS12 and PS27, both showing recrystallization.

Conodont biofacies quantify the composition of the conodont fauna and indirectly, due to the habitat preferences of the different genera, water depth and distance to the coast (Seddon & Sweet 1971; Sandberg 1976; Klapper & Barrick 1978), although biotic interactions may also potentially affect the relative abundance of the different conodont genera (Renaud *et al.* 2021). They are defined by the percentage of the different conodont genera in a sample. They were retrieved for the studied samples from a previous study (Girard 1994). The first axis of a principal component analysis ($PC1_{\text{biofacies}}$) on the percentages was considered to summarize the biofacies information (Girard *et al.* 2020).

Isotopic values, microfacies scores and $PC1_{\text{biofacies}}$ values are provided in Table 1.

Data acquisition for 2D morphometrics

Polygnathus P₁ elements have been photographed in oral view with a stereomicroscope camera Nikon DS U3, a digital camera and the associated software NIS. Pictures of right specimens were mirrored in order to measure all conodonts with a comparable orientation. The two-dimensional outline of the platform was quantified using the same set of landmarks and sliding semi-landmarks as in a previous study (Renaud *et al.*, 2021). This set includes three landmarks positioned at the rostral insertion point, the tip of the platform and the caudal insertion point, as well as 13 sliding semi-landmarks positioned at equally-spaced intervals along the margins between the tip of the platform and the respective insertion point (Fig. 2). The landmarking has been performed using TPSdig (Rohlf 2004).

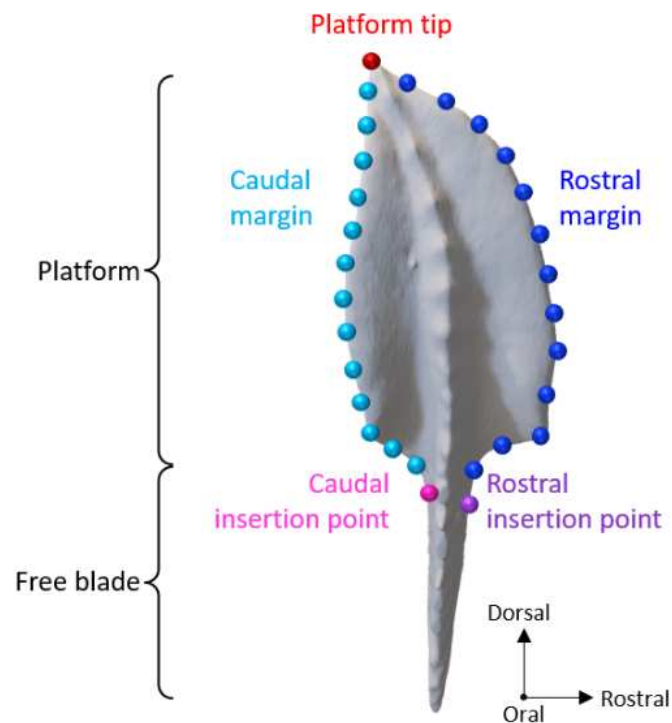


Figure 2. Illustration of a *Polygnathus* P₁ element, with anatomical nomenclature and position of the landmarks and semi-landmarks used for the 2D morphometric analysis. The figured specimen corresponds to a sinistral P₁ *Polygnathus* element in oral view (UM PSQ 023, from the Carboniferous level PS21 of the Puech de la Suque section). The landmarks at the tip of the platform, the caudal and rostral insertion points are figured by red, magenta and purple dots, respectively. The semi-landmarks of the caudal and rostral margins are figured as light and dark blue, respectively.

Morphometric analysis of the P₁ elements

A Generalized Procrustes Analysis (GPA) was performed on the coordinates of the landmarks and semi-landmarks in order to standardize size, orientation, and position of the specimens (Rohlf & Slice 1990). During the GPA, the semi-landmarks are allowed to slide between the previous and next (semi-)landmark, according to the bending energy criterion (Bookstein 1997). The aligned coordinates constituted the shape variables for further analyses. The logarithm of the centroid size (i.e. the square root of the sum of squared distances from the landmarks and semi-landmarks to the centroid of the configuration, later termed “LogCS”) has been considered throughout as a size proxy for the P₁ *Polygnathus* elements.

A Principal Component Analysis (PCA_{2D_{tot}}) was performed on the aligned coordinates in order to visualize the pattern of total shape variance.

A subset of the conodont elements included in the present analysis were previously described using a more complete set of 3D landmarks and semi-landmarks, that were also analysed using a GPA and a PCA on the aligned coordinates (Nesme *et al.* 2025; Table 1). In order to assess the degree of match between the 2D and 3D shape descriptors, the specimens common to the two analyses were characterized by their scores along the first and second axes of the PCAs on the 2D and 3D datasets. These scores were compared using simple linear models (Pearson correlations).

Patterns of shape differences between stratigraphic levels were investigated using a between-group PCA (bgPCA_{levels}). While the PCA is an eigen analysis of the total variance-covariance in the dataset, the bgPCA analyses the variance-covariance between group means, weighted by the sample size of each group.

The allometric relationships between size and shape were investigated in several ways. Considering PC1_{2Dtot} as summarizing most of the shape variance, its correlation with LogCS was tested on the total sample and separately within each stratigraphic level using simple linear models, providing the slope of the allometric relationship between PC1_{2Dtot} and LogCS, estimates of the explained variance (R^2), and P-values. The general allometric relationship was also investigated in a multivariate way using a Procrustes ANOVA, with the aligned coordinates as a function of size (LogCS). This analysis provided scores along an axis (RegScore_{tot}) summarizing the shape variance along the regression model while including the residual variation in that direction of shape space (Drake & Klingenberg 2007). This regression score was compared to PC1_{2Dtot} using a simple regression (Pearson correlation).

The variation of the allometric relationship across stratigraphic levels was investigated using another Procrustes ANOVA, with the aligned coordinates as a function of LogCS * stratigraphic levels. The interaction term indicated whether or not the allometric relationship varied across levels.

Finally, separate Procrustes ANOVAs (aligned coordinates ~ LogCS) within each stratigraphic level provided regression scores visualizing the allometric trajectory and associated shape changes in the successive levels of the record.

In order to disentangle how paleoenvironmental influences may have acted differently along ontogeny, the specimens were split in three size classes of equal sample size, defined as the 33% smallest elements (class S), the 33% largest elements (class L) and the class in-between (class M). The threshold size values correspond to the 33rd and 66th percentiles of the size distribution. The total assemblage was split accordingly into the three size classes. The morphological disparity of each size class was estimated by the Procrustes variance of the corresponding aligned coordinates, and differences between disparity levels were tested using permutational pairwise comparisons (Adams & Otárola-Castillo 2013).

The shape variations of the size classes through the record have been assessed using a second bgPCA, performed on the aligned coordinates but with the stratigraphic level x size class as grouping factor (bgPCA_{levels*SML}).

Relationship between morphometric and paleoenvironmental proxies

Temporal series of data tend to display autocorrelation, which refers to a correlation of a variable with a delayed version of itself and can lead to an overestimation of correlations between parallel time series. To circumvent this issue, correlations between morphometric variables and paleoenvironmental proxies have been assessed in two ways using General Least Squares analyses (GLS): simple linear models, comparable to Pearson correlations, later designed as “GLS_{cor}”; and models including an autoregressive process of order 1, thus taking into account possible temporal autocorrelation and later designed as “GLS_{auto}”.

To compare the efficiency of the GLS models, their corrected Akaike Information Criterion (AICc) has been computed. The AICc penalises the models away from the parsimony, the best

AICc score being the lowest one. The significance of the difference between the models GLS_{cor} and GLS_{auto} was assessed using an Analysis of Variance (ANOVA).

Evolutionary models

A different approach was to fit evolutionary models to the morphometric data using the paleoTS package (Hunt 2006). Mean and variance per level of size (LogCS), bgPC1_{level}, and the scores of the three size classes (bgPCA_{levels}*SMLS, bgPCA_{levels}*SMLM, bgPCA_{levels}*SMLL) were considered for this analysis. Their fit to several standard evolutionary modes (e.g. Girard et al. 2023) was compared using AICc: stasis, corresponding to a constant mean; general random walk (GRW), corresponding to a directional trend; unbiased random walk (URW), corresponding to a non-directional random walk; Ornstein-Uhlenbeck (OU), corresponding to the evolution towards an adaptive peak; and environmental forcing, corresponding to a model where morphological evolution tracks a covariate (Hunt et al. 2010).

As microfacies scoring was not available for all levels (see Table 1), two sets of comparisons were performed: one on complete set of levels, including oxygen isotopes and conodont biofacies as possible environmental covariates; and one including microfacies as additional possible environmental covariate, but restricted to the levels for which this information was available. In both cases, the evolutionary model with the best fit was identified as the one with the lowest AICc.

All the analyses were realised under R version 4.3.2 (R core Team 2020). Simple linear models, Pearson tests of correlation and ANOVA performed on the GLS models are part of the default statistics in R. Shape visualizations, Procrustes ANOVA and disparity analyses were performed using the package geomorph (Adams & Otárola-Castillo 2013). GLS were performed using the nlme package (Pinheiro *et al.* 2024). GPA, PCA and bgPCA were performed with the package

ade4 (Thioulouse *et al.* 2018). The evolutionary models and their comparison were assessed using the PaleoTS package (Hunt 2006). All permutation-based tests relied on 10000 permutations.

Results

Shape variation of the unornamented *Polygnathus* P₁ elements

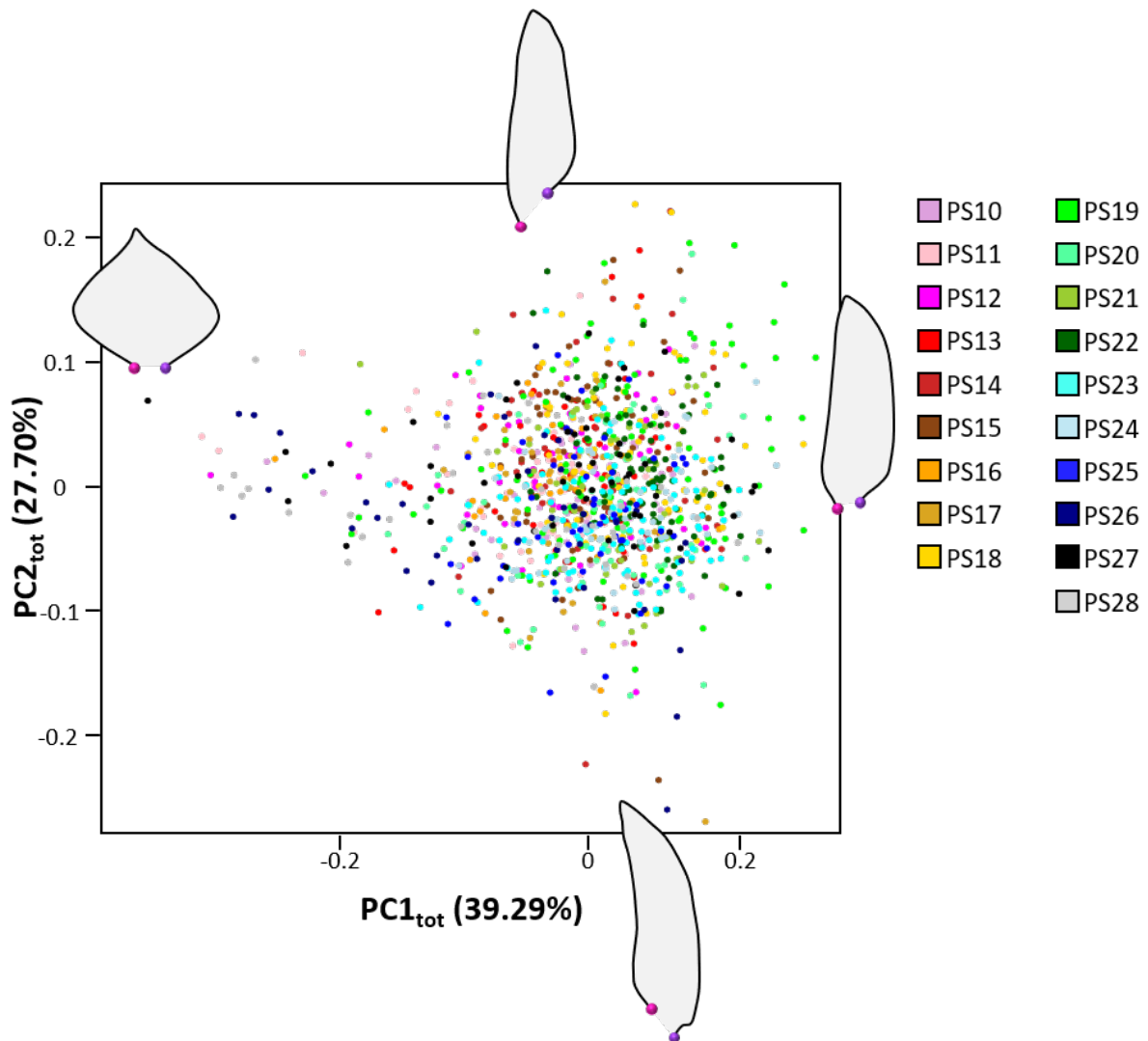


Figure 3. Total shape variance of unornamented *Polygnathus* P₁ elements at the Puech de la Suque section. The first and second axes of the PCA on the 2D aligned coordinates are represented; dots are coloured according to the stratigraphic level. The shapes corresponding to the minimal and maximal values along each axis are displayed on the graph; the caudal and rostral insertion points are figured by magenta and purple dots, respectively.

The first two principal components of the PCA on the 2D aligned coordinates (PCA_{2Dtot}) explain 39.29% and 27.70% of the total variance, respectively (Fig. 3). PC1_{2Dtot} corresponds to a decrease in platform width while PC2_{2Dtot} corresponds to the transition from dorso-ventrally arched platform with a caudal insertion point located more dorsally than the rostral insertion point, to straight platforms with a caudal insertion point located more ventrally than the rostral point. In this morphospace, the specimens are distributed within a triangular area, delineated by an increasing range on PC2_{2Dtot} while scores along PC1_{2Dtot} increase.

Focusing on the subset of conodont elements described in the present 2D study and the previous 3D analysis (Nesme et al., 2025), the comparison of the scores along the two sets of PC axes showed a rotation, PC1_{2Dtot} corresponding mostly to PC2_{3D} ($R^2 = 0.31$, P-value < 0.0001) but with a component on PC1_{3D} as well ($R^2 = 0.16$, P-value < 0.0001). The second axis of the 2D analysis was related to PC1_{3D} ($R^2 = 0.06$, P-value < 0.0001) but not to PC2_{3D} ($R^2 = 0.00$, P-value = 0.3341).

Allometric size-shape relationship and its variation across stratigraphic levels

The P₁ elements varied across stratigraphic levels in size, estimated by LogCS (Kruskal-Wallis, chi-squared = 161.01, P-value < 0.0001), and in shape (Procrustes ANOVA, aligned coordinates ~ levels: $R^2 = 0.11$, P-value = 0.0001).

PC1_{2Dtot} summarizing most of the shape variance within the total sample, it was compared to the size estimate (Fig. 4A). Overall, the two variables were correlated (Pearson correlation $R^2 = 0.21$, P < 0.0001). Here again, the specimens are distributed within a triangular area, with the range along PC1_{2Dtot} decreasing while size increases. As a consequence, P₁ elements of small size can exhibit very different shapes, from very broad to very narrow platform outlines. In contrast, large P₁ elements all tend to share a relatively narrow platform shape.

Allometric variation could however be expressed along other morphometric directions as the one represented by PC1_{2D_{tot}}. Allometry was therefore further investigated using a Procrustes ANOVA on the aligned coordinates, confirming the strong relationship between size and shape (Procrustes ANOVA, aligned coordinates ~ LogCS: $R^2 = 0.11$, $P = 0.0001$). This analysis also provided a regression score (RegScore_{tot}) summarizing the shape variance along the regression model (Fig. 4B). It was highly correlated with PC1_{2D_{tot}} (Pearson correlation: $R^2 = 0.89$, $P < 0.0001$), supporting the interpretation of PC1_{2D_{tot}} as main direction of allometric shape variance. The occupancy of the allometric space (Fig. 4) seems to vary between levels, with some early levels (e.g. PS13, PS19) plotting along the upper edge of the triangular cloud of points while later levels (e.g. PS27, PS28) tend to plot along the lower edge of the triangle.

These differences of allometric trajectories across stratigraphic levels are supported by a significant effect of the stratigraphic levels in a Procrustes ANOVA testing the relationship between size and shape (aligned coordinates ~ LogCS * levels: R^2 LogCS = 0.11, $P = 0.0001$; R^2 levels = 0.09, $P = 0.0001$; R^2 interaction = 0.07, $P = 0.0001$).

Considering PC1_{2D_{tot}} as synthetic shape axis (Table 2), the relationship with size was not significant in the levels corresponding to the upper edge of the triangular allometric space (Fig. 4A), for which the slope of the relationship was close to zero. This mostly concerned stratigraphic levels intermediate along the record. In early (PS10 to PS12) and late (PS21 to PS28) levels, the relationship was highly significant, corresponding to the lower part of the triangular allometric space, with a steep slope between PC1_{2D_{tot}} and LogCS.

However, the absence of significant regression between PC1_{2D_{tot}} and LogCS may not mean the absence of allometric variation, but may be due to the fact that the allometric variation is expressed along other morphometric multivariate directions. This was tested using Procrustes ANOVAs between aligned coordinates and LogCS within each stratigraphic level, providing regression scores within each level (Table 2, Fig. 5).

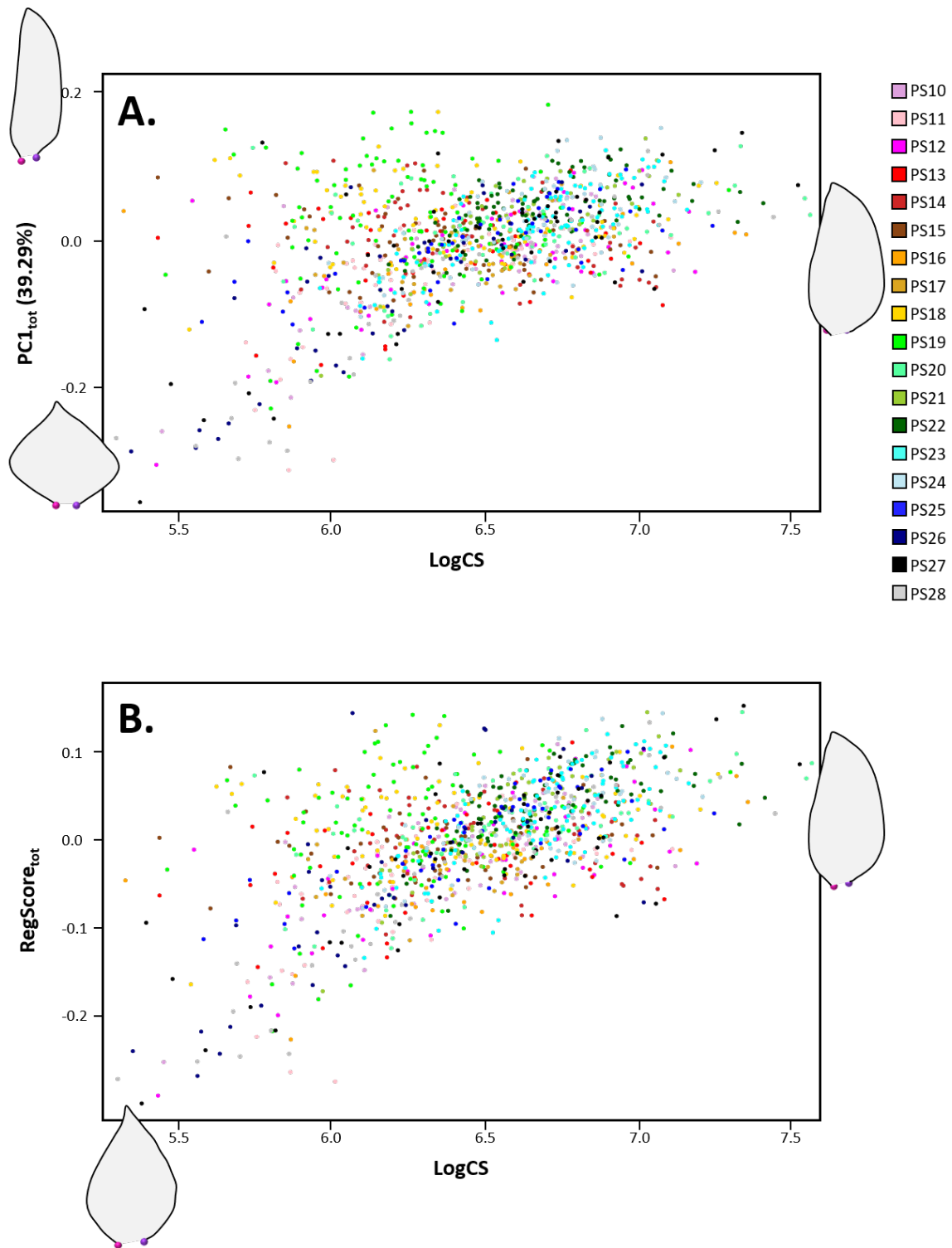


Figure 4. Total allometric variation, represented by the relationship between (A) LogCS and $PC1_{2D_{tot}}$; (B) LogCS and regression score. Dots are coloured according to their levels. (A) Three shape reconstructions are provided to illustrate the triangular cloud of points: minimum $PC1_{2D_{tot}}$; maximum $PC1_{2D_{tot}}$; maximal LogCS. (B) The shape reconstructions illustrate the minimum and maximum regression score (RegScore_{tot}). The caudal insertion point is in magenta and the rostral insertion point is in purple.

Table 2. Allometric relationship between size and shape in the different stratigraphic levels. The relationship has been investigated in two ways: 1) using simple linear models between PC1_{2Dtot} as synthetic shape axis vs LogCS; these models provided the slope of the relationship, R² and P-values; 2) using Procrustes ANOVAs on the aligned coordinates (Shape) vs LogCS, providing R² estimates and permutation-based P-values. In bold P-value < 0.001; in italics P-value < 0.05.

	PC1 _{2D tot} vs LogCS			Shape vs LogCS		
	N _{2D}	R ²	P-value	Slope	R ²	P-value
PS10	54	0.48	< 0.0001	0.1482	0.22	0.0001
PS11	57	0.38	< 0.0001	0.1377	0.20	0.0001
PS12	47	0.42	< 0.0001	0.1124	0.27	0.0001
PS13	43	0.00	0.7722	0.0071	0.10	0.0019
PS14	54	0.09	<i>0.0299</i>	-0.0467	0.07	0.0062
PS15	56	0.04	0.1187	-0.026	0.08	0.0051
PS16	34	0.27	0.0018	0.0732	0.25	0.0001
PS17	39	0.02	0.4162	0.0234	0.05	0.1037
PS18	80	0.01	0.4627	-0.0112	0.06	0.001
PS19	103	0.00	0.6638	0.0115	0.04	0.009
PS20	59	0.11	<i>0.0102</i>	0.052	0.13	0.0001
PS21	51	0.69	< 0.0001	0.1783	0.32	0.0001
PS22	87	0.28	< 0.0001	0.0796	0.13	0.0001
PS23	105	0.47	< 0.0001	0.1442	0.18	0.0001
PS24	56	0.35	< 0.0001	0.1286	0.16	0.0001
PS25	50	0.46	< 0.0001	0.0967	0.20	0.0001
PS26	41	0.64	< 0.0001	0.2022	0.37	0.0001
PS27	53	0.50	< 0.0001	0.1537	0.31	0.0001
PS28	37	0.74	< 0.0001	0.1921	0.51	0.0001

When calculated for each level independently, the allometric relationship is significant in all levels except PS17, which displays a relatively low sample size and a reduced size range. The levels PS10, PS11, PS12, PS16, and PS20 to PS28 show a narrowing of the platform along

allometry, while the other levels display a widening of the platform. All converge towards relatively similar elongated shapes.

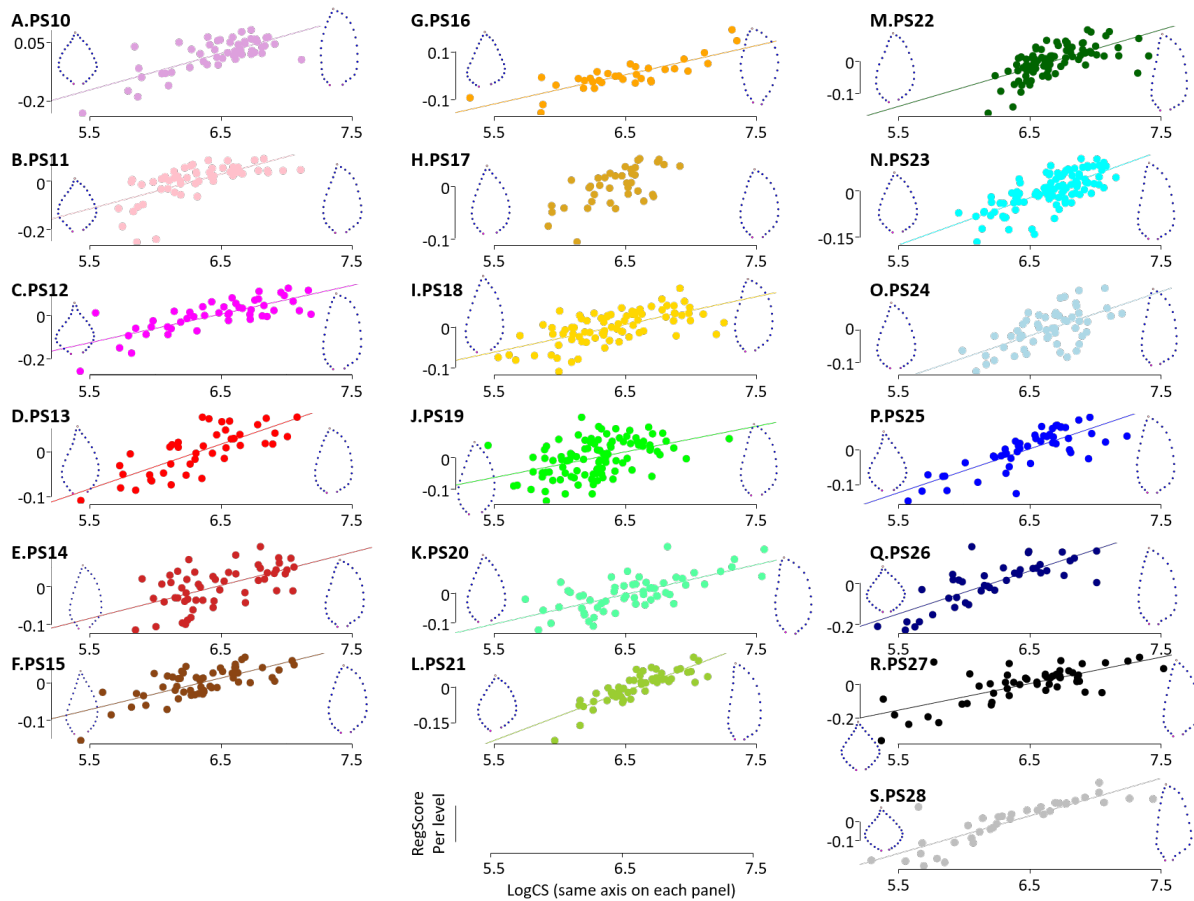


Figure 5. Relation between regression scores (RegScore per level), calculated separately for each level of the record, and size (LogCS). Significant regressions are represented by a full line. Reconstructed shapes corresponding to minimal and maximal RegScore are displayed for each level. The panels, from A to S, represent the successive stratigraphic levels.

Relationships between morphometric parameters and environmental proxies

Morphological variations across levels were described by mean size (LogCS; Fig. 6A), the slope of the allometric relationship ($PC1_{2Dtot} \sim \text{LogCS}$, see Table 2; Fig. 6C) and the morphological disparity estimated for each stratigraphic level (Fig. 6D). Shape variations among stratigraphic levels were summarized using a bgPCA using the levels as grouping factors. The first axis of the analysis ($bgPC1_{levels}$) explained 60.81% of the total variation and

was very similar to $PCA1_{2D_{tot}}$ (Pearson test on group means: $R^2 = 0.99$, $P < 0.0001$). The first axis ($bgPC1_{levels}$) opposes shapes with a wide triangular platform to narrow subtriangular outlines (Fig. 6B). Paleoenvironmental variations were assessed based on three proxies: conodont biofacies estimated by $PC1_{biofacies}$, (Fig. 6F), microfacies scores (Fig. 6G), and $\delta^{18}O$ (Fig. 6H).

The covariation of these proxies, and their correlation to morphometric descriptors, were investigated using GLS taking (GLS_{auto}) or not (GLS_{cor}) autocorrelation into account. The same approaches have been used to investigate potential links between the environmental proxies. When considering the temporal autocorrelation, none of the relationship between environmental proxies are significant (Table 3).

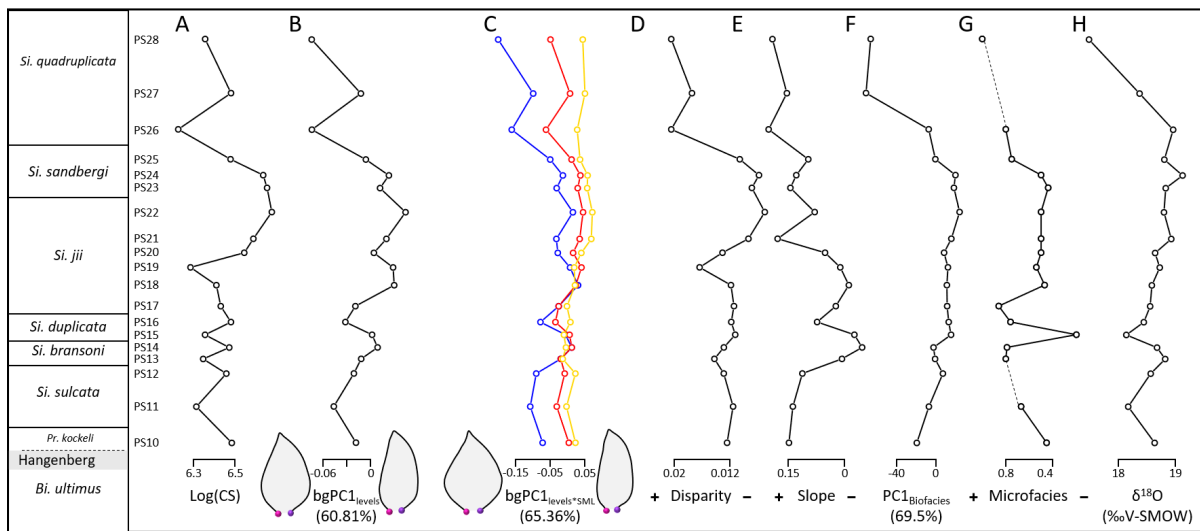


Figure 6. Temporal variations across stratigraphic levels in unornamented *Polygnathus* mean size, mean shape, mean shape by size classes, disparity, allometric slope, and paleoenvironmental proxies. A. Size, estimated by mean LogCS. B. Shape, estimated by scores on $bgPC1_{levels}$ (first axis of a bgPCA on the aligned coordinates, with levels as grouping factor). C. Shape of the three size classes by stratigraphic level, estimated by $bgPC1_{level*SML}$. Class S in blue, class M in red, class L in yellow. D. Morphological disparity of each level, calculated on the aligned coordinates. E. Slope of the linear regression between LogCS and $PC1_{2D_{tot}}$, calculated for each level separately. F. Conodont biofacies, estimated by scores on the first axis of a PCA on the relative abundances of the different conodont genera ($PC1_{biofacies}$). G. Microfacies, estimated by the ratio between the number of pelagic bioclasts and the total number of bioclasts. H. Mean oxygen isotope values ($\delta^{18}O$ ‰V-SMOW). Conodont zones from Becker et al. (2016) and Corradini et al. (2017).

Table 3. Relationships between paleoenvironmental proxies, assessed using General Linear Models without (GLS_{cor}) and with temporal autocorrelation (GLS_{auto}). The corresponding corrected Akaike Criterion (AICc), R² for GLS_{cor}, and P-value are provided. The independent variables are in columns, the dependent variables in rows. In bold: P-value < 0.01; in italics: P-value < 0.05.

		Microfacies			$\delta^{18}\text{O}$		
		R ²	AICc	P-value	R ²	AICc	P-value
PC1 ^{Biofacies}	GLS _{cor}	0.34	144.14	<i>0.0136</i>	0.37	168.84	0.0057
	GLS _{auto}		139.17	0.1431		158.42	0.2437
Microfacies	GLS _{cor}				0.07	9.62	0.3133
	GLS _{auto}					9.46	0.3836

Table 4. Relationships between morphometric descriptors and paleoenvironmental proxies, assessed using General Linear Models without (GLS_{cor}) and with temporal autocorrelation (GLS_{auto}). The corresponding corrected Akaike Criterion (AICc), R² for GLS_{cor}, and P-value are provided. For a given set of variables, GLS_{cor} and GLS_{auto} were compared using an ANOVA; the corresponding P-value is provided as well. The paleoenvironmental (independent) variables are in columns, the morphometric (dependent) variables in rows. In bold: P-value < 0.01; in italics: P-value < 0.05. The best evolutionary model using the paleoTS approach is also indicated, the potential models being stasis, general random walk (GRW), unbiased random walk (URW), Ornstein-Uhlenbeck (OU), and paleoenvironmental forcing. Two sets of comparison were performed: restricted to the stratigraphic levels with microfacies data available, including this proxy among the possible covariates (3 proxies); on all stratigraphic levels, considering $\delta^{18}\text{O}$ and conodont biofacies only as possible covariates (2 proxies).

		Biofacies			$\delta^{18}\text{O}$			Microfacies			Best evolutionary model	
N		19			19			17			17	19
		R ²	AICc	P-value	R ²	AICc	P-value	R ²	AICc	P-value	3 proxies	2 proxies
Slope	GLS _{cor}	0.18	-17.9	0.0723	0.00	-23.28	0.8327	0.03	-	0.4847		
	GLS _{auto}		-25.16	0.8542		-33.21	0.8118		26.38	0.6584		
	Comparison			0.0071			0.0016			0.0071		
LogCS	GLS _{cor}	0.09	1.84	0.1996	0.15	-7.85	0.1040	0.13	-3.94	0.1570	URW	$\delta^{18}\text{O}$
	GLS _{auto}		0.24	0.7619		-9.34	0.2300		-7.29	0.9570		
	Comparison			0.2058			0.2225			0.0673		
Bgpcl _{Levels}	GLS _{cor}	0.33	-50.54	<i>0.0102</i>	0.27	-57.78	<i>0.0223</i>	0.41	-	0.0056	Biofacies	URW
	GLS _{auto}		-50.54	0.0095		-59.08	0.0607		54.18	0.0824		
	Comparison			0.9748			0.2542			0.1135		
Disparity	GLS _{cor}	0.51	-		0.19	-		0.3	-			
	GLS _{cor}		129.33	0.0006		129.53	0.0606		115.2	2	<i>0.0233</i>	
	GLS _{auto}		-			-			118.4	3	0.2289	
Comparison			0.7130			<i>0.0210</i>			0.0736			

In all tests where the difference between the models with and without autocorrelation was significant, the model taking autocorrelation into account (GLS_{auto}) appeared as the most parsimonious (Tables 3 and 4). Based on these linear models with autocorrelation, the paleoenvironmental proxies do not appear to be correlated with each other, despite a highly significant relationship between conodont biofacies and oxygen isotopes when autocorrelation is not included in the model (Table 3).

Including autocorrelation, neither size (LogCS) nor the allometric slope appeared as significantly related to any paleoenvironmental proxies. In contrast, mean shape (bgPC1_{levels}) and disparity were correlated to the conodont biofacies.

This limited relationship between morphometric parameters and paleoenvironmental proxies may be due to the structure of the shape variance. The triangular pattern of allometric variation means that *Polygnathus* P₁ elements converge towards a typical adult shape, whereas small-sized specimens are much more disparate. Averaging all size classes in the morphometric estimates may blur environmental influences on the extensive variation of small-sized specimens.

Splitting the morphological variance in size classes

The complete assemblage was split into three size classes of equal sample size, defined as the 33% smallest elements (class S), the 33% largest elements (class L) and the class in-between (class M).

The morphological disparity was estimated in the three size classes, showing a significantly larger disparity in class S compared to M and L (Disparity S = 0.0186, Disparity M = 0.0094, Disparity L = 0.0104, P-value disparity S-M = 0.0001, P-value disparity S-L = 0.0001, P-value disparity M-L = 0.2896). To check if environmental variations had more effect on the small-sized conodonts compared to large-sized ones, the elements of each stratigraphic level were

split into similarly defined size classes (S including the 33% smallest conodonts, L including the 33% largest ones, and M in-between) (Fig. 7).

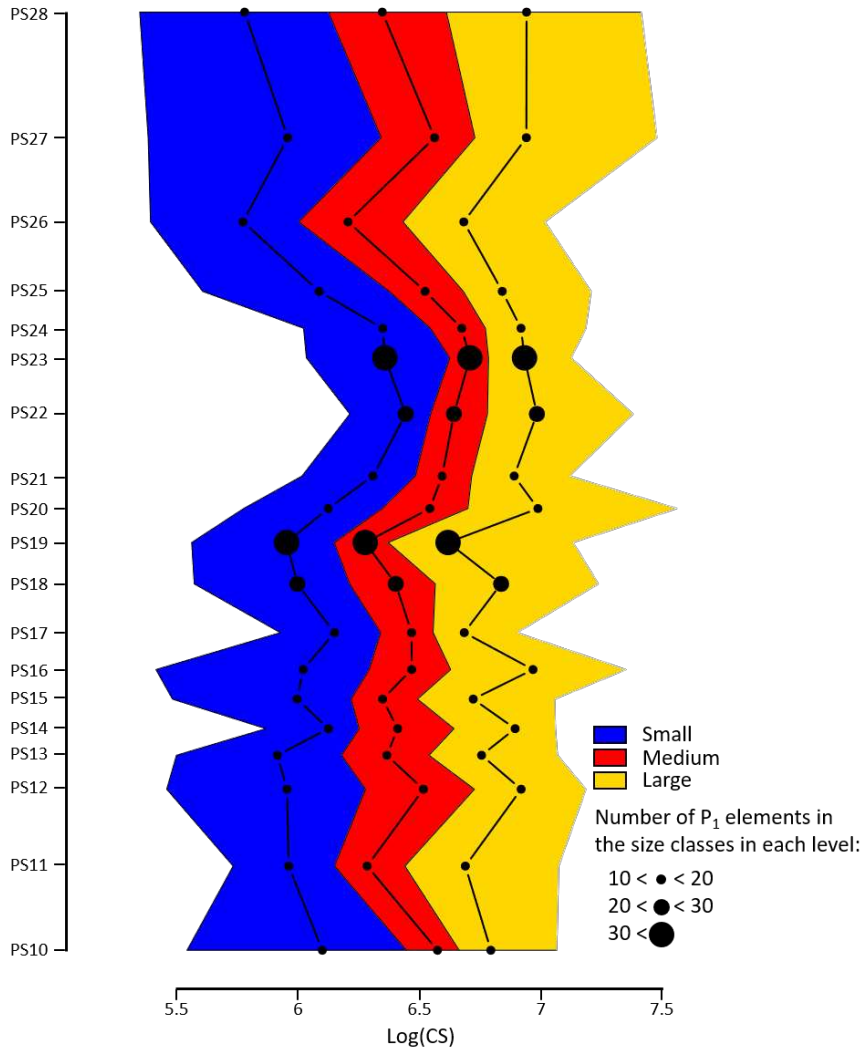


Figure 7. Split of the size range of each stratigraphic level into three size classes (S/M/L). The background colors correspond to the size class and represent the distribution of the specimens around the mean. The dots indicate the mean LogCS of the S/M/L size classes in each stratigraphic level; their size is proportional to the number of P₁ elements in the corresponding size class * stratigraphic level.

Through time, the mean size variations of the three classes are mostly congruent (Fig. 7). The three size classes displayed significant variations through time (class S: Kruskal-Wallis chi-squared = 201.66, P-value < 0.0001), class M: Kruskal-Wallis chi-squared = 266.79, P-value < 0.0001; class L: Kruskal-Wallis chi-squared = 128.19, P-value < 0.0001). During the PS21-

PS24 interval, the three size classes seem closer together as before and after, mostly due to the relatively large size of the specimens of class S.

Morphological variation by size class

The shape variations of the size classes through the record have been assessed using a second bgPCA, performed on the aligned coordinates but with the stratigraphic level * size class as grouping factor (bgPCA_{levels*SML}). The first axis (bgPC1_{levels*SML}) explained 65.36% of the between-group variation (Fig. 6C). This axis is highly related to PC1_{2Dtot} (correlation on group means: $R^2 = 1.00$, P-value < 0.0001). It opposes wide triangular-shaped platforms to elongated, lanceolate ones. The shape of the three size classes differ between stratigraphic levels (Procrustes ANOVA aligned coordinates ~ stratigraphic levels, class S: $R^2 = 0.24$, P-value = 0.0001; class M: $R^2 = 0.17$, P-value = 0.0001; class L: $R^2 = 0.17$, P-value = 0.0001).

Despite these significant variations in the three size classes, class S shows more pronounced shape differences than classes M and L (Fig. 6C). At the beginning and end of the record, the three size classes of a given stratigraphic level differ markedly along the shape axis, while in the intermediate part of the record (PS13, PS14, PS15, PS17, PS18 and PS19), the three size classes display similar shapes.

Here again, when the difference between the models with and without temporal autocorrelation was significant, the best model always appears to be the model with autocorrelation (Table 5). These models support a relationship of class S shape with conodont biofacies, a weaker relationship of class M shape with microfacies, and no relationship of class L shape with any paleoenvironmental proxies (Table 5).

Table 5. Relationships between morphometric descriptors split by size classes, estimated by scores on $bgPC1_{lev} * SML$, and paleoenvironmental proxies, assessed using General Linear Models without (GLS_{cor}) and with temporal autocorrelation (GLS_{auto}). The corresponding corrected Akaike Criterion (AICc), R^2 for GLS_{cor} , and P-value are provided. For a given set of variables, GLS_{cor} and GLS_{auto} were compared using an ANOVA; the corresponding P-value is provided as well. The paleoenvironmental (independent) variables are in columns, the morphometric (dependent) variables in rows. In bold: P-value < 0.01; in italics: P-value < 0.05. The best evolutionary model using the paleoTS approach is also indicated, the potential models being stasis, general random walk (GRW), unbiased random walk (URW), Ornstein-Uhlenbeck (OU), and paleoenvironmental forcing. Two sets of comparison were performed: restricted to the stratigraphic levels with microfacies data available, including this proxy among the possible covariates (3 proxies); on all stratigraphic levels, considering $\delta^{18}O$ and conodont biofacies only as possible covariates (2 proxies).

	N	Biofacies		$\delta^{18}O$		Microfacies		Best paleoTS model	
		19	19	17	17	3 proxies	2 proxies	17	19
		R^2	AICc	P-value	R^2	AICc	P-value	AICc	P-value
$bgPC1_{lev}$		0.48		0.26		0.32			
$els * SML(Small)$									Biofacies URW
			-33.44	0.0011	-36.29	<i>0.0249</i>	-31.50	<i>0.019</i>	
			-34.48	0.0006	-40.81	0.1069	-35.84	0.1744	
				0.8467		<i>0.0334</i>		<i>0.0371</i>	
$bgPC1_{lev}$		0.17		0.23		0.46			
$els * SML(Medium)$									Microfacies $\delta^{18}O$
			-48.62	0.0634	-58.15	<i>0.0382</i>	-54.18	0.0026	
			-48.92	0.1499	-58.78	0.0823	-55.62	<i>0.0325</i>	
				0.5842		0.4292		0.2311	
$bgPC1_{lev}$		0.00		0.07		0.04			URW URW
$els * SML(Large)$									
			-50.59	0.8175	-60.37	0.2839	-50.92	0.4153	
			-67.55	0.6679	-75.81	0.4939	-69.49	0.7593	
				<0.0001		0.0001		<0.0001	

Fitting evolutionary models

An alternate way to investigate the patterns of size and shape evolution is to fit and compare several evolutionary models, including not only models where evolution is related to an environmental proxy, but also modes such as stasis or random drift. Two sets of comparisons were considered: one with the three paleoenvironmental proxies, but restricted to a subsampling of the stratigraphic levels for which microfacies data were available (17 stratigraphic levels),

and another one with all the stratigraphic levels, but $\delta^{18}\text{O}$ and conodont biofacies only as environmental covariates (19 stratigraphic levels).

Comparisons including microfacies indicated this proxy as a potential driver of morphometric variations only in the case of class M mean shape (Table 5), in congruence with the significant correlation observed between these two variables. Except for this case, the results of the comparisons including all stratigraphic levels (but with two paleoenvironmental proxies only) indicated that mean shape of the assemblage (Table 4) and mean shape of class L (Table 5) followed an unbiased random walk. The model with $\delta^{18}\text{O}$ as covariate was the best explaining for size, but this relationship was not supported by the results of linear models (Table 4). Regarding the mean shape of class S, results were balanced, with unbiased random walk and covariance with conodont biofacies being very close in their AIC estimates (see complete results in Supp. Table 1).

Discussion

Comparison between 3D and 2D morphometric descriptors

Three-dimensional morphometric studies are rapidly expanding, due to facilitated access to microtomography and improved computing capacities. Nevertheless, they remain relatively expensive and time consuming. In that respect, analyses based on simple 2D pictures retain basic advantages with their low cost and easiness of implementation. They thus allow for larger sample sizes, opening the way to the documentation of detailed temporal series, and the description of patterns of morphological variation along these series (e.g. (Hunt 2007; Renaud *et al.* 2021)).

However, P₁ *Polygnathus* elements display a complex three-dimensional geometry, with consequences on their functioning, since the elevation and morphology of the margins played a role in the molar-like occlusion (Martinez-Pérez *et al.* 2016). Such features can be described

using 3D morphometric descriptors (Nesme *et al.* 2025) but might not be adequately captured using 2D geometric morphometrics. However, the present study indicates that the 2D outline of the platform represent an efficient simplified description of the P₁ element geometry. Such a result was already obtained for different feeding structures such as mouse molars (Ledevin *et al.* 2016). It is due to covariation between the different aspects of the three-dimensional morphologies, with, in the case of *Polygnathus* P₁ elements, the geometry of the margin having a signature on the shape of the platform in oral view. The consequence is that the 2D geometric morphometric approach provides an efficient description of the morphological variation, allowing to investigate allometric trajectories through time on an extensive sampling.

Complex allometric changes through time

A previous study examined allometric trajectories of Early Carboniferous unornamented *Polygnathus* P₁ elements using 3D geometric morphometrics (Nesme *et al.* 2025). A complex pattern emerged, with two intermingled signals. First, all allometric trajectories shared a non-linear pattern, with pronounced shape changes at small sizes while reaching a plateau at large size. Second, beyond this common pattern, the shape of the small-sized elements varied considerably through time, with trajectories starting either from narrow or wide platforms to converge towards similar elongated, lanceolate adult shapes.

The present study confirmed this general pattern. Allometric changes were significant in all but one stratigraphic level; however, trajectories starting from wide cordiform platforms were associated with pronounced changes in the 2D outline whereas trajectories starting from narrow platforms exhibited little changes towards the adult lanceolate morphology. Both kinds of allometric trajectories were associated with pronounced shape changes in 3D (Nesme *et al.* 2025) but modifications regarding the height of the margins and/or the aboral cavity cannot be

described by the 2D approximation, explaining the weaker signature of some allometric changes.

Limited evidences for heterochronic processes

A first mechanism possibly responsible for shape changes would be heterochronic displacement along the common allometric trajectory, related to changes in the size range covered by each *Polygnathus* assemblage. The maximum size was however relatively similar in all stratigraphic levels, precluding the hypotheses of shape changes due to peramorphic processes (prolongation and/or acceleration of the development) (Nesme *et al.* 2025). The size of smallest elements varied more markedly through time, juveniles being larger during an intermediate time interval (PS21 to PS24) than before and after. This should have a signature on platform shape by truncating the earliest stage of the common allometric trajectory. If contributing to the shape change along the record, there is little evidence that it was driven by environmental variations, since size appears as unrelated to any proxies considered here.

Different size classes, different relationships with the environment

The second candidate mechanism for driving shape variations along the record therefore involves the reorientation of the allometric trajectories, starting from either wide or narrow platform but converging towards a common, lanceolate adult morphology. Accordingly, small-sized elements displayed an important morphological disparity compared to the larger size classes. The next question was thus to identify if these changes were related to environmental variations. Results were discrepant depending on the size class considered.

In agreement with the fact that all allometric trajectories converged towards a common adult morphology, the shape of the large-sized class (L) displayed limited variations through time,

and did not correlate to any paleoenvironmental proxy, rather following a non-directional random walk.

To the other extreme, the small-sized class (S) displayed a consistent relationship with the signature of the environment provided by the conodont biofacies, although non-directional random walk appeared as an alternative scenario when considering evolutionary models.

In-between, the medium-sized class (M) appeared to be significantly related to microfacies scores, as pointed out by general linear models and evolutionary scenarios.

These discrepant results support the view that unornamented *Polygnathus* considered here changed their foraging habits along ontogeny, exposing the different size classes to different pressures from the environment. This also raises the question of what aspect of the former environment is traced by each proxy. Oxygen isotopes constitute a well-known proxy for paleotemperature (Luz *et al.* 1984; Joachimski & Buggisch 2002; Joachimski *et al.* 2009), but they appear here to be poorly explicative regarding conodont morphology. This agrees with the absence of relationship between the shape of *Po. communis* and $\delta^{18}\text{O}$ observed during the Late Devonian (Renaud *et al.* 2021; Girard *et al.* 2023).

Conodont biofacies and microfacies scores are both interpreted as proxy for water depth and distance to the coast, but they trace different processes and are not significantly related in the present record, when autocorrelation is considered. Microfacies scores are based here on the ratio between pelagic vs total number of bioclasts. They are therefore dependent on bottom-sea conditions, including the abundance of benthic fauna and conditions of deposition (Flügel 2010). In contrast, biofacies rely on the different habitat preferences of the conodont genera, especially with regards to water depth and distance to the coast (Seddon & Sweet 1971; Sandberg 1976; Klapper & Barrick 1978). This proxy is therefore likely to trace paleoenvironmental features characteristic of the water column, rather than bottom-sea conditions. The fact that the small- and medium-sized classes tend to be either related to

biofacies or microfacies therefore suggests changes in the exploitation of the water-column along ontogeny.

Environmental influence on shape: common features and discrepancies through time

As a result of the high shape disparity of the small-sized class, the signal related to this size class has an overwhelming signature on the shape variation of the total assemblage, which displays a similar relationship to conodont biofacies as class S does. The phases of deepening, indicated by a decrease of the $bgPC1_{biofacies}$, are associated with a widening of the platform in the unornamented *Polygnathus*, driven by small-sized elements.

This disagrees with the trend found during the Late Devonian, when *Polygnathus* platform shape also appeared to be correlated with conodont biofacies, but with a reverse direction, widening being concomitant with a shallowing trend (Renaud *et al.* 2021).

During the lattermost Devonian, *Polygnathus* experienced a reduction of his specific diversity (Corradini *et al.* 2017; Spalletta *et al.* 2017), culminating at the Hangenberg event, identified as one of the seven most important biodiversity crises in Earth's history (Walliser 1996). Overall, this led to an important turn-over in the specific composition of *Polygnathus* between the Late Devonian and Early Carboniferous (Spalletta *et al.* 2017), which might have triggered a remodelling of the shape/environment relationship, as observed for another conodont genus, *Palmatolepis*, around the crisis marking the Frasnian/Famennian boundary (Balter *et al.* 2008). Another, not mutually exclusive, explanation is that the morphological signal that is traced in the two studies is not strictly comparable. The study devoted to the Late Devonian quantified variations of the total *Polygnathus* assemblage, and the increase in platform width was due in first place to a shift in the composition of the assemblage, with the rise of heart-shaped *Po. communis* to the detriment of species with narrower platform (Renaud *et al.* 2021). However, this species replacement was not the sole explanation of the shape response to biofacies

variations. The relationship between conodont shape and biofacies hold true within two of the species of the record, *Po. communis* and *Po. costatus*, in both case sharing the same direction, with an increase in platform width associated with a decrease in water-depth (Renaud *et al.* 2021).

The source of the discrepancy between the Famennian and Carboniferous records therefore remain difficult to identify. The community of preys available at different water depth presumably changed through time, possibly leading to different functional pressures on *Polygnathus* shape. Not mutually exclusive, biotic interactions, partly reflected by biofacies, also changed between the two time-periods, possibly affecting the foraging strategies and resources available. Anyway, this discrepancy shows that the environmental influence, as estimated by conodont biofacies, on *Polygnathus* platform shape was not straightforward, and prone to vary through time, together with the communities of prey, competitors and predators.

From shape to feeding behaviour: reorientation of allometric trajectories suggest ecological changes along ontogeny

The environmental forcing on the shape of Carboniferous unornamented *Polygnathus* was pronounced on the small-sized fraction of the assemblage, and absent in the large-sized one. The morphology of tooth-like structures being under functional constraints related to diet (Frédérich & Vandewalle 2011; D'Amore 2015; Fischer *et al.* 2022), pronounced allometric shape changes suggest that unornamented *Polygnathus* conodonts varied their diet and/or foraging behaviour along growth (Nesme *et al.* 2025). Indeed, geochemical studies provided evidence of changes in trophic position along conodont ontogeny, with adult occupying a higher trophic level than juveniles (Terrill *et al.* 2022). The high morphological disparity observed in small-sized *Polygnathus* may suggest lower functional constraints possibly associated with a feeding behaviour that fluctuated along geological time (Martinez-Pérez *et al.* 2016; Nesme *et*

al. 2025). The relationship observed between their element shape and environmental conditions, as traced by conodont biofacies, further suggest that small-sized *Polygnathus* adjusted their diet and/or foraging behaviour depending on environmental conditions, including biotic interactions such as predation or competition. This might have encompassed the size of food particles, the type of prey, but also the depth of foraging. Further studies are required to better understand the changes in feeding behaviour along ontogeny.

Allometric trajectories: constraints and flexibility

Allometric relationships constitute a strong constraint to morphological evolution (Marroig & Cheverud 2005; Klingenberg 2010). Nevertheless, flexibility of allometric trajectories can contribute to morphological diversification (Wilson & Sánchez-Villagra 2009). Especially, when functional constraints differ depending on size classes, reorientation of allometric trajectories can easily occur due to discrepant selection along ontogeny (Adams & Nistri 2010). The present study illustrates that this flexibility of allometric trajectories can be under environmental forcing. The resulting pattern of morphological variation through time appears as very difficult to decipher, since responses will be different depending on the size classes, and that environmentally-driven influences will be buffered by the convergent *Polygnathus* adult morphology.

Conclusions

The present study expanded a previous analysis based on 3D geometric analysis. It validated that 2D descriptors can provide an efficient approximation of 3D signals, even for the complex morphology of *Polygnathus* platform morphology, opening the way to extensive sampling due to the easy implementation of 2D analyses. By extending the stratigraphic sampling compared to the 3D, the present study allowed addressing the complex relationships between allometric

trajectories and paleoenvironment. Selective pressures changed along ontogeny and caused small-sized elements to be more prone to environmental forcing than large-sized ones, possibly able to maintain a relatively stable high trophic-level diet thanks to their complex morphology allowing for key-lock occlusion and efficient food processing. Geochemical analysis on small-sized elements of different shapes will be required to better understand the causes underlying the important morphological variation of this size class.

Acknowledgments

We thank Anne-Lise Charruault (ISEM) and Louise Souquet (Department of Mechanical Engineering, University College London, UK) for their precious contribution to the acquisition of the material studied here. We are grateful to D. Delmas and C. Nevado (Montpellier, France) who realised the thin-sections. This is publication ISEM 202X-XXX.

References

- ADAMS, D. C. and NISTRÌ, A. 2010. Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: *Plethodontidae*). *BMC Evolutionary Biology*, **10**, 216.
- and OTÁROLA-CASTILLO, E. 2013. geomorph: an r package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 393–399.
- ALDRIDGE, R., BRIGGS, D., SMITH, M., CLARKSON, E. and CLARK, N. 1993. The Anatomy of Conodonts. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*, **340**, 405–421.
- ALDRIDGE, R. J., SMITH, M. P., BRIGGS, D. E. G. and NORBY, R. 1987. The architecture and function of Carboniferous polygnathacean conodont apparatuses. *Palaeobiology of Conodonts*, 63–75.
- BALTER, V., RENAUD, S., GIRARD, C. and JOACHIMSKI, M. 2008. Record of climate-driven morphological changes in 376 Ma Devonian fossils. *Geology*.
- BECKER, R. 2012. The uncounted species of *Polygnathus* – Plea for clear tracks through a taxonomic jungle. *SDS Newsletter*, **27**, 42–48.
- , KAISER, S. and ARETZ, M. 2016. Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian-Carboniferous Boundary. *Geological Society, London, Special Publications*, **423**, 355–386.
- BOOKSTEIN, F. L. 1997. Procrustes distance, bending energy, and the biometrical modeling of shape phenomena. *International Journal of Shape Modeling*, **03**, 17–38.
- BRIGGS, D. E. G., CLARKSON, E. N. K. and ALDRIDGE, R. J. 1983. The conodont animal. *Lethaia*, **16**, 1–14.

- CORRADINI, C., HENDERSON, C., BARRICK, J. and FERRETTI, A. 2024. Conodonts in biostratigraphy. A 300-million-years long journey through geologic time. *Newsletters on Stratigraphy*.
- , SPALLETTA, C., MOSSONI, A., MATYJA, H. and OVER, D. J. 2017. Conodonts across the Devonian/Carboniferous boundary: a review and implication for the redefinition of the boundary and a proposal for an updated conodont zonation. *Geological Magazine*, **154**, 888–902.
- D'AMORE, D. C. 2015. Illustrating ontogenetic change in the dentition of the Nile monitor lizard, *Varanus niloticus*: a case study in the application of geometric morphometric methods for the quantification of shape–size heterodonty. *Journal of Anatomy*, **226**, 403–419.
- DONOGHUE, P. C. J. and PURNELL, M. A. 1999. Mammal-like occlusion in conodonts. *Paleobiology*, **25**, 58–74.
- DRAKE, A. G. and KLINGENBERG, C. P. 2007. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 71–76.
- DU, Y., ONOUE, T., TOMIMATSU, Y., WU, Q. and RIGO, M. 2023. Lower Jurassic conodonts from the Inuyama area of Japan: implications for conodont extinction. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **11**, 1135789.
- FEIST, R., CORNÉE, J.-J., CORRADINI, C., HARTENFELS, S., ARETZ, M. and GIRARD, C. 2020. The Devonian–Carboniferous boundary in the stratotype area (SE Montagne Noire, France). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **101**, 295–311.
- FISCHER, V., BENNION, R. F., FOFFA, D., MACLAREN, J. A., MCCURRY, M. R., MELSTROM, K. M. and BARDET, N. 2022. Ecological signal in the size and shape of marine amniote teeth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **289**, 20221214.
- FLÜGEL, E. 2010. *Microfacies of Carbonate Rocks: Analysis, Interpretation and Application*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- FRÉDÉRICH, B. and VANDEWALLE, P. 2011. Bipartite life cycle of coral reef fishes promotes increasing shape disparity of the head skeleton during ontogeny: an example from damselfishes (*Pomacentridae*). *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 82.
- GIRARD, C. 1994. Conodont biofacies and event stratigraphy across the D/C boundary in the stratotype area (Montagne Noire, France). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **168**, 299–309.
- GIRARD, C., CHARRUAULT, A.-L., DUFOUR, A.-B. and RENAUD, S. 2023. Conodont size in time and space: Beyond the temperature-size rule. *Marine Micropaleontology*, **184**, 102291.
- , CORNÉE, J.-J., CORRADINI, C., FRAVALO, A. and FEIST, R. 2014. Paleoenvironmental changes at Col des Tribes (Montagne Noire, France), a reference section for the Famennian of north Gondwana-related areas. *Geological Magazine*, **151**, 864–884.
- , ———, JOACHIMSKI, M. M., CHARRUAULT, A.-L., DUFOUR, A.-B. and RENAUD, S. 2020. Paleogeographic differences in temperature, water depth and conodont biofacies during the Late Devonian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **549**, 108852.
- GROSSNICKLE, D. M., SMITH, S. M. and WILSON, G. P. 2019. Untangling the multiple ecological radiations of early mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **34**, 936–949.
- HOGANCAMP, N. and RODRIGUEZ, A. 2020. Conodont biostratigraphy and stratigraphic framework of the Englewood Formation, Black Hills, South Dakota, U.S.A. *Stratigraphy*, **17**, 65–119.

- HUNT, G. 2006. Fitting and comparing models of phyletic evolution: random walks and beyond. *Paleobiology*, **32**, 23.
- . 2007. Evolutionary divergence in directions of high phenotypic variance in the ostracode genus *Poseidonamicus*. *Evolution*, **61**, 1560–1576.
- HUNTER, J. P. and JERNVALL, J. 1995. The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**, 10718–10722.
- JOACHIMSKI, M. M. and BUGGISCH, W. 2002. Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology*, **30**, 711–714.
- , BREISIG, S., BUGGISCH, W., TALENT, J. A., MAWSON, R., GEREKE, M., MORROW, J. R., DAY, J. and WEDDIGE, K. 2009. Devonian climate and reef evolution: Insights from oxygen isotopes in apatite. *Earth and Planetary Science Letters*, **284**, 599–609.
- KLAPPER, G. and BARRICK, J. E. 1978. Conodont ecology: pelagic versus benthic. *Lethaia*, **11**, 15–23.
- KLINGENBERG, C. P. 2010. There's something afoot in the evolution of ontogenies. *BMC Evolutionary Biology*, **10**, 221.
- LEDEVIN, R., CHEVRET, P., GANEM, G., BRITTON-DAVIDIAN, J., HARDOUIN, E., CHAPUIS, J.-L., PISANU, B., MATHIAS, M. da L., SCHLAGER, S., AUFRAY, J.-C. and RENAUD, S. 2016. Phylogeny and adaptation shape the teeth of insular mice. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **283**.
- LUZ, B., KOLODNY, Y. and HOROWITZ, M. 1984. Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone-phosphate and environmental drinking water. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 1689–1693.
- MARROIG, G. and CHEVERUD, J. M. 2005. Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World Monkeys. *Evolution*, **59**, 1128–1142.
- MARTINEZ-PÉREZ, C., RAYFIELD, E., BOTELLA, H. and DONOGHUE, P. 2016. Translating taxonomy into the evolution of conodont feeding ecology. *Geology*, **44**, 247–250.
- MAWSON, R. 1998. Thoughts on Late Pragian-Emsian polygnathid evolution: Documentation and discussion. *Palaeontologia Polonica*, **58**, 201–211.
- NESME, F., GIRARD, C., CORRADINI, C. and RENAUD, S. 2025. Convergent allometric trajectories in Devonian – Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts. *Acta Palaeontologica Polonica*.
- PAUL, D., SKRZYPEK, G. and FÓRIZS, I. 2007. Normalization of measured stable isotopic compositions to isotope reference scales--a review. *Rapid communications in mass spectrometry: RCM*, **21**, 3006–3014.
- PINHEIRO, J., BATES, D., and R CORE TEAM. 2024. *Nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. .
- POLLY, P. D., ERONEN, J. T., FRED, M., DIETL, G. P., MOSBRUGGER, V., SCHEIDEGGER, C., FRANK, D. C., DAMUTH, J., STENSETH, N. C. and FORTELIUS, M. 2011. History matters: ecometrics and integrative climate change biology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 1131–1140.
- PURNELL, M. A. and DONOGHUE, P. C. J. 1997. Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **352**, 1545–1564.
- R CORE TEAM, R. 2020. A language and environment for statistical computing. *Computing*, **1**.

- RENAUD, S., ECALLE, B., CLAISSE, P., CHARRUAULT, A.-L., LEDEVIN, R. and GIRARD, C. 2021. Patterns of bilateral asymmetry and allometry in Late Devonian *Polygnathus* conodonts. *Palaeontology*, **64**, 137–159.
- ROHLF, F. 2004. *TpsDig version 1.40. Program for facilitating the statistical analysis of landmark data in morphometrics by making it easier to collect and maintain landmark data from digitized images.* .
- ROHLF, F. J. and SLICE, D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, **39**, 40–59.
- SANDBERG, C. 1976. Conodont biofacies of Late Devonian *Polygnathus styriacus* Zone in western United States. *Geological Association of Canada - Special Paper*, **15**, 171–186.
- SEDDON, G. and SWEET, W. C. 1971. An Ecologic Model for Conodonts. *Journal of Paleontology*, **45**, 869–880.
- SPALLETTA, C., PERRI, M. C., OVER, D. and CORRADINI, C. 2017. Famennian (Upper Devonian) conodont zonation: revised global standard. *Bulletin of Geosciences*, **92**, 31–57.
- TERRILL, D. F., JAROCHOWSKA, E., HENDERSON, C. M., SHIRLEY, B. and BREMER, O. 2022. Sr/Ca and Ba/Ca ratios support trophic partitioning within a Silurian conodont community from Gotland, Sweden. *Paleobiology*, **48**, 601–621.
- THIOULOUSE, J., DRAY, S., DUFOUR, A.-B., SIBERCHICOT, A., JOMBART, T. and PAVOINE, S. 2018. *Multivariate analysis of ecological data with ade4*. Springer, New York, NY.
- VENNEMANN, T. W., FRICKE, H. C., BLAKE, R. E., O'NEIL, J. R. and COLMAN, A. 2002. Oxygen isotope analysis of phosphates: a comparison of techniques for analysis of Ag_3PO_4 . *Chemical Geology*, **185**, 321–336.
- WALLISER, O. H. 1996. *Global events and event Stratigraphy in the Phanerozoic: results of the international interdisciplinary cooperation in the IGCP-Project 216 "Global Biological Events in Earth History"*. In WALLISER, O. H. (ed.) Springer, Berlin, Heidelberg.
- WILSON, L. A. B. and SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. 2009. Diversity trends and their ontogenetic basis: an exploration of allometric disparity in rodents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 1227–1234.
- YOLKIN, E. A., WEDDIGE, K., IZOKH, N. G. and ERINA, M. V. 1994. New Emsian conodont zonation (Lower Devonian). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **168**, 139–157.

Supplementary Tables

Supplementary Tables 1-5: Comparison of evolutionary models for LogCS and morphometric descriptors taking into account microfacies.

Supplementary Tables 6-10: Comparison of evolutionary models for LogCS and morphometric descriptors not taking into account microfacies.

Supplementary Tables 11: Correlation between size of each class size and environmental proxies.

Supplementary Table 1. Comparison of the evolutionary models for the 17 values of $\text{bgPC1}_{\text{levels} \times \text{SML}}$ from the Small class for which the microfacies data are available. The environmental covariates are the conodont biofacies, the $\delta^{18}\text{O}$ and the microfacies. $\log L$ = model log likelihood, K = number of model parameters, AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, dAICc = difference in AICc score between the best model and the model being compared and Akaike.wt : Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	28.355768	3	48.8653822	4.27110341	0.074
URW	28.1357661	2	51.4143894	1.72209625	0.266
Stasis	23.021119	2	41.1850952	11.9513904	0.002
OU	28.6125143	4	45.8916953	7.24479033	0.017
Biofacies as covariate	30.4913197	3	53.1364856	0	0.63
$\delta^{18}\text{O}$ as covariate	25.3274494	3	42.8087449	10.3277407	0.004
Microfacies as covariate	26.1197315	3	44.3933091	8.74317652	0.008

Supplementary Table 2. Comparison of the evolutionary models for the 17 values of $bgPC1_{levels*SML}$ from the Medium class for which the microfacies datas are available. The environmental covariates are the conodont biofacies, the $\delta^{18}O$ and the microfacies. $\log L$ = model log likelihood, K = number of model parameters, $AICc$ = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, $dAICc$ = difference in $AICc$ score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	$\log L$	K	$AICc$	$dAICc$	Akaike.wt
GRW	36.3431524	3	64.8401509	6.47687734	0.026
URW	36.243112	2	67.6290811	3.68794707	0.104
Stasis	34.0169139	2	-63.176685	8.14034322	0.011
OU	37.4819257	4	-63.630518	7.68651019	0.014
Biofacies as covariate	38.1941084	3	68.5420629	2.77496536	0.165
$\delta^{18}O$ as covariate	36.0334884	3	-64.220823	7.09620524	0.019
Microfacies as covariate	39.581591	3	71.3170282	0	0.66

Supplementary Table 3. Comparison of the evolutionary models for the 17 values of $bgPC1_{levels*SML}$ from the Large class for which the microfacies datas are available. The environmental covariates are the conodont biofacies, the $\delta^{18}O$ and the microfacies. $\log L$ = model log likelihood, K = number of model parameters, $AICc$ = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, $dAICc$ = difference in $AICc$ score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	$\log L$	K	$AICc$	$dAICc$	Akaike.wt
GRW	45.8274185	3	83.8086832	2.82811234	0.183
URW	45.7469692	2	86.6367955	0	0.752
Stasis	37.853396	2	70.8496491	15.7871465	0
OU	46.5341852	4	-81.735037	4.90175849	0.065
Biofacies as covariate	38.0153353	3	68.1845167	18.4522788	0
$\delta^{18}O$ as covariate	38.7052517	3	69.5643495	17.0724461	0
Microfacies as covariate	38.2885555	3	68.7309572	17.9058383	0

Supplementary Table 4. Comparison of the evolutionary models for the 17 values of $bgPC1_{Levels}$ for which the microfacies datas are available. The environmental covariates are the conodont biofacies, the $\delta^{18}O$ and the microfacies. logL = model log likelihood, K = number of model parameters, AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, dAICc = difference in AICc score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	38.5320381	3	69.2179224	3.96750034	0.072
URW	38.4136553	2	71.9701677	1.21525499	0.285
Stasis	34.0868876	2	63.3166323	9.86879041	0.004
OU	39.2162214	4	67.0991095	6.08631317	0.025
Biofacies as covariate	40.5157883	3	73.1854227	0	0.523
$\delta^{18}O$ as covariate	37.0476175	3	66.2490812	6.93634149	0.016
Microfacies as covariate	38.5859065	3	69.3256591	3.85976359	0.076

Supplementary Table 5. Comparison of the evolutionary models for the 17 values of the LogCS for which the microfacies datas are available. The environmental covariates are the conodont biofacies, the $\delta^{18}O$ and the microfacies. logL = model log likelihood, K = number of model parameters, AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, dAICc = difference in AICc score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	10.7926114	3	-13.739069	2.93453005	0.075
URW	10.7653709	2	-16.673599	0	0.324
Stasis	9.79112795	2	-14.725113	1.94848598	0.122
OU	12.859407	4	14.3854808	2.28811827	0.103
Biofacies as covariate	11.6221993	3	15.3982448	1.27535418	0.171
$\delta^{18}O$ as covariate	11.2682075	3	14.6902611	1.98333788	0.12
Microfacies as covariate	10.9139744	3	13.9817949	2.69180411	0.084

Supplementary Table 6. Comparison of the evolutionary models for all the values of $bgPC1_{levels*SML}$ of the Small class. The environmental covariates are the conodont biofacies and the $\delta^{18}O$. logL = model log likelihood, K = number of model parameters, AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, dAICc = difference in AICc score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	30.9336838	3	54.2673676	2.4700441	0.121
URW	30.7437058	2	56.7374117	0	0.417
Stasis	26.181119	2	-47.612238	9.12517373	0.004
OU	31.4086553	4	51.9601677	4.77724395	0.038
Biofacies as covariate	32.1360768	3	56.6721536	0.06525812	0.403
$\delta^{18}O$ as covariate	28.8987651	3	50.1975302	6.53988149	0.016

Supplementary Table 7. Comparison of the evolutionary models for all the values of $bgPC1_{levels*SML}$ of the Medium class. The environmental covariates are the conodont biofacies and the $\delta^{18}O$. logL = model log likelihood, K = number of model parameters, AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, dAICc = difference in AICc score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	39.5153002	3	71.4306003	3.19505699	0.055
URW	39.4418384	2	74.1336769	0.49198044	0.212
Stasis	38.9944757	2	73.2389514	1.38670595	0.135
OU	41.6806937	4	72.5042446	2.12141274	0.094
Biofacies as covariate	40.9620834	3	74.3241668	0.30149048	0.233
$\delta^{18}O$ as covariate	41.1128287	3	74.6256573	0	0.271

Supplementary Table 8. Comparison of the evolutionary models for all the values of $bgPC1_{levels*SML}$ of the Large class. The environmental covariates are the conodont biofacies and the $\delta^{18}O$. logL = model log likelihood, K = number of model parameters, AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, dAICc = difference in AICc score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	49.996892	3	-92.393784	2.64491927	0.192
URW	49.8943516	2	95.0387033	0	0.722
Stasis	42.717266	2	-80.684532	14.3541712	0.001
OU	50.8004698	4	90.7437967	4.29490653	0.084
Biofacies as covariate	42.7529464	3	77.9058927	17.1328105	0
$\delta^{18}O$ as covariate	43.3835469	3	79.1670938	15.8716095	0

Supplementary Table 9. Comparison of the evolutionary models for all the values of $bgPC1_{Levels}$. The environmental covariates are the conodont biofacies and the $\delta^{18}O$. logL = model log likelihood, K = number of model parameters, AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, dAICc = difference in AICc score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	42.2740343	3	76.9480685	2.65614585	0.125
URW	42.1771072	2	79.6042144	0	0.471
Stasis	38.959304	2	-73.168608	6.43560642	0.019
OU	43.4346287	4	76.0121145	3.59209984	0.078
Biofacies as covariate	42.6713981	3	77.7427963	1.86141812	0.186
$\delta^{18}O$ as covariate	42.2436633	3	76.8873267	2.71688769	0.121

Supplementary Table 10. Comparison of the evolutionary models for all the values of LogCS. The environmental covariates are the conodont biofacies and the $\delta^{18}\text{O}$. logL = model log likelihood, K = number of model parameters, AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size, dAICc = difference in AICc score between the best model and the model being compared and Akaike.wt: Akaike weights (proportion of the total amount of predictive power).

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	11.6903458	3	15.7806916	3.60998214	0.044
URW	11.6684098	2	18.5868197	0.80385404	0.177
Stasis	11.9439868	2	19.1379737	0.25270006	0.233
OU	14.4897641	4	18.1223854	1.26828834	0.14
Biofacies as covariate	12.8653086	3	18.1306171	1.26005661	0.141
$\delta^{18}\text{O}$ as covariate	13.4953369	3	19.3906737	0	0.265

Supplementary Table 11. Relationships between each Class size mean LogCS and paleoenvironmental proxies, assessed using General Linear Models without (GLS_{cor}) and with temporal autocorrelation (GLS_{auto}). The corresponding corrected Akaike Criterion (AICc), R^2 for GLS_{cor} , and P-value are provided. For a given set of variables, GLS_{cor} and GLS_{auto} were compared using an ANOVA; the corresponding P-value is provided as well. The paleoenvironmental (independent) variables are in columns, the LogCS (dependent) variables in rows. In bold: P-value < 0.01; in italics: P-value < 0.05. Two sets of comparison were performed: restricted to the stratigraphic levels with microfacies data available, including this proxy among the possible covariates (3 proxies); on all stratigraphic levels, considering $\delta^{18}\text{O}$ and conodont biofacies only as possible covariates (2 proxies).

	N	Biofacies			$\delta^{18}\text{O}$			Microfacies		
		19	19	19	19	17	17	17		
		R^2	AICc	P-value	R^2	AICc	P-value	R^2	AICc	P-value
LogCS Small	GLS_{cor}	0.31	9.26	<i>0.0124</i>	0.28	1.39	<i>0.0192</i>	0.22	4.53	0.0607
	GLS_{auto}		4.94	0.8962		-4.70	0.1689		-1.89	0.9818
	Comparison			<i>0.0379</i>			<i>0.0136</i>			<i>0.0113</i>
LogCS Medium	GLS_{cor}	0.04	5.61	0.4121	0.15	-5.03	0.1073	0.14	-2.13	0.1419
	GLS_{auto}		5.00	0.7492		-5.34	0.1486		-4.83	0.6766
	Comparison			0.4348			0.5758			0.1006
LogCS Large	GLS_{cor}	0.01	-0.28	0.6516	0.00	-8.74	0.9244	0.00	-6.12	0.8913
	GLS_{auto}		-0.60	0.7336		-9.24	0.9811		-6.46	0.6033
	Comparison			0.5740			0.4805			0.5591

Chapitre 3 : Variations de la relation entre la forme de *Polygnathus* et l'environnement du Frasnien au Carbonifère

Manuscrit en préparation

Contributeurs : Félix NESME, Néo NICOLLET (photographies et pose de landmarks des éléments de Coumiac Carrière Supérieure et analyses préliminaires sur cette coupe), Catherine GIRARD (tri des conodontes de Coumiac, expertise sur le Famennien), Michael M. JOACHIMSKI (acquisition des données des isotopes de l'oxygène), Sabrina RENAUD (expertise sur les analyses et sur la morphométrie géométrique).

Introduction

L'histoire de la planète est marquée d'épisodes courts de diminution brusques et importantes de la faune à l'échelle globale, accompagnés de changements drastiques des réseaux trophiques. De tels événements sont appelés crises biologiques. Le Famennien, dernier étage du Dévonien, débute et se conclut à la suite de deux de ces événements, respectivement la crise du Kellwasser et la crise du Hangenberg. Si les causes exactes de ces crises sont encore débattues, elles sont toutes deux en lien avec des périodes d'anoxie des fonds marins avec lesquelles elles coïncident. En plus de ces deux crises majeures, deux petits événements d'anoxie de moindre importance sont présents au Famennien : l'événement *annulata*, marqué par la radiation de certaines espèces d'ammonoïdes (Becker, 1993) et Dasberg, une crise biotique mineure surtout marquée chez les ammonoïdes (Hartenfels and Becker, 2009). En ayant entraîné des épisodes de radiations et d'extinctions, les événements d'anoxie du Frasnien et du Famennien ont impacté les chaînes trophiques. Ces changements dans la composition des chaînes trophiques ont changé les sources de nourritures en présence qui sont à leur tour susceptibles d'avoir induit des

changements morphologiques chez les organismes qui les ont vécu (Streelman et al., 2003; Ward-Campbell et al., 2005).

L'impact de l'évènement anoxique du Hangenberg a été évoqué comme explication à la fin du chapitre 2 pour expliquer les différences « d'orientation » de la relation liant la forme des éléments P₁ de *Polygnathus* avec le biofaciès entre le Tournaisien du Puech de la Suque et le Famennien étudiés lors d'une précédente étude (Renaud et al., 2021). Ce changement d'orientation de la relation correspond au fait qu'au Tournaisien, la plateforme s'élargit lorsque la profondeur augmente, alors qu'au Famennien la plateforme devient plus mince lorsque la profondeur augmente.

Dans l'étude de Renaud et al. (2021), le signal principal de variation, correspondant à un élargissement soudain de la plateforme alors que la profondeur diminue, semble dû à un changement de la composition taxonomique au milieu de la séquence. Ce changement correspond à une réduction du nombre d'espèces, ne laissant presque plus que *Polygnathus communis* et coïncide dans les coupes étudiées avec l'évènement d'anoxie de *annulata*. Il est possible que la relation portée par ce changement de morphologie important ne soit pas représentative de toute la séquence. Il y aurait donc plusieurs orientations de relation forme-biofaciès différentes au Famennien. D'autre part, les travaux sur le Famennien (Renaud et al., 2021) n'étudie pas les relations forme-biofaciès pour chaque classe de taille. Or, au Tournaisien les variations de formes sont essentiellement induites par les changements morphologiques des petits spécimens, elles-mêmes corrélées au biofaciès. La même relation forme-biofaciès pourrait donc exister au Famennien ainsi qu'au Frasnien, mais en étant portée par d'autres classes de tailles. Si les variations morphologiques de ces classes de tailles ne sont pas celles qui dominent la variation globale au Dévonien supérieur, alors la relation avec le biofaciès ne serait pas décelable. Ce chapitre aura donc pour but de tester ces hypothèses.

Matériel

Contexte géologique

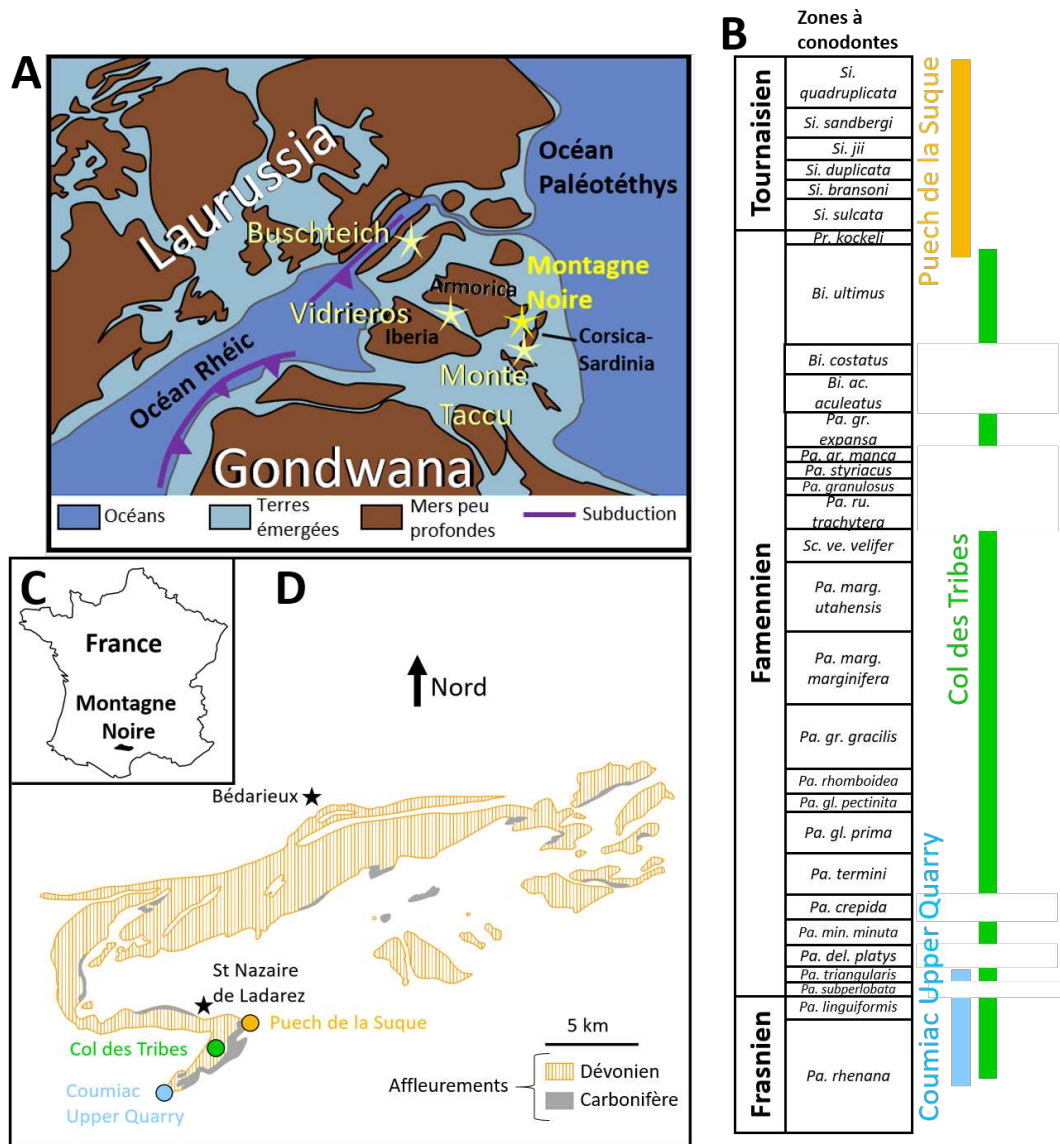


Figure 1. Distribution géographique et temporelle des trois coupes étudiées : Coumiac Carrière Supérieure (CUQ), Col des Tribes (CT) et Puech de la Suque (PS). A. Localisation de la Montagne Noire et d'autres coupes stratigraphiques (Monte Taccu (Sardaigne), Vidrieros (Espagne), Buscheich (Allemagne)) durant le Famennien (modifié d'après Franke et al., 2017). B. Distribution temporelle des trois coupes étudiées. Les lignes sont colorées en fonction de la coupe : bleu pour CUQ, vert pour CT, et doré pour PS. Les zones à conodontes sont d'après Becker et al. (2016), Corradini et al. (2017), Spalletta et al. (2017), Ziegler and Sandberg (1990). C. Position de la Montagne Noire au sein de la France métropolitaine. D. Localisation des trois coupes étudiées en Montagne Noire (d'après Girard, 1994). *Pa.* = *Palmatolepis*, *min.* = *minuta*, *gl.* = *glabra*, *gr.* = *gracilis*, *marg.* = *marginifera*, *Sc.* = *Scaphignathus*, *ve.* = *velifer*, *rug.* = *rugosa*, *Ps.* = *Pseudopolygnathus*, *Po.* = *Polygnathus*, *Bi.* = *Bispathodus*, *Si.* = *Siphonodella*.

Les coupes du Puech de la Suque (PS), du Col des Tribes (CT) et de Coumiac Carrière Supérieure (Coumiac Upper Quarry, CUQ), toutes provenant de la Montagne Noire, ont fourni le matériel nécessaire à l'étude. Ces coupes couvrent la période allant du Frasnien supérieur (Dévonien Supérieur, zone à conodontes *Pa. rhenana* inférieure) au début du Tournaisien (Carbonifère, zone à conodontes *Si. quadruplicata*) (Figure 1).

Cette période est caractérisée par plusieurs évènements d'anoxie marqués par des changements du faciès sédimentologique et/ou des compositions d'espèces (Walliser, 1996) ; les évènements Kellwasser, *annulata*, Dasberg et Hangenberg. Parmi eux, les évènements Kellwasser sont visibles au Col des Tribes et à Coumiac Carrière Supérieure, et sont matérialisés par des calcaires gris sombre (Girard et al., 2014; Klapper et al., 1993). Le sommet de l'évènement Kellwasser supérieur (UKW) marque la limite Frasnien / Famennien. L'évènement *annulata* a été identifié au Col des Tribes avec la biostratigraphie précise (Girard et al., 2014). L'évènement du Hangenberg est matérialisé par la mise en place de schistes noirs au Col des Tribes et au Puech de la Suque (Feist et al., 2020; Girard, 1994; Girard et al., 2014), déposés légèrement avant la limite Dévonien (Famennien) / Carbonifère (Tournaisien). L'évènement Dasberg n'a été repéré sur aucune des coupes et n'a donc pas été considéré dans les analyses.

Échantillonnage

Les éléments P₁ de *Polygnathus* considérés ici proviennent d'études précédentes : Girard et al. (2014) pour le Col des Tribes ; Girard et Feist (1997), Girard et Renaud (2007) pour Coumiac Carrière Supérieure et Girard (1994) et le chapitre 2 pour le Puech de la Suque.

La plupart des éléments P₁ de *Polygnathus* du Col des Tribes ont déjà fait l'objet d'une analyse morphométrique (Renaud et al., 2021) ainsi que ceux du Puech de la Suque (voir chapitre 2). Deux niveaux ont été ajoutés : l'un daté du Frasnien (CT18) pour le Col des Tribes, et l'autre daté du Famennien (PS90) pour le Puech de la Suque. Les éléments P₁ de *Polygnathus*

provenant de douze niveaux de la coupe de Coumiac Carrière Supérieure ont également été inclus. Les éléments P₁ de *Polygnathus* des douze niveaux de Coumiac Carrière Supérieure ont été photographiés, les landmarks posés, et les premières analyses effectuées par Néo Nicollet, étudiant en Sciences de la Terre à l'ENS de Lyon, que j'ai co-encadré lors de son stage de Licence 3 entre juin et juillet 2024. Les niveaux considérés et le nombre de spécimens mesurés par niveau sont détaillés dans le Tableau 1. Les données de $\delta^{18}\text{O}$ et de biofaciès étaient disponibles pour les mêmes échantillons que ceux dont proviennent les éléments P₁ de *Polygnathus* (PS : Girard, 1994; CT : Girard et al., 2014; CUQ : Girard and Feist, 1997; Girard and Renaud, 2007; PS : chapitre 2).

Contrairement à l'étude des *Polygnathus* du Carbonifère du chapitre 1 qui ne prenait en compte qu'un morphotype de *Polygnathus*, le morphotype non ornementé, dans la présente étude tous les éléments P₁ de *Polygnathus* avec une plateforme complète ont été retenus.

Méthodes

Morphométrie géométrique

Le protocole de pose de landmarks utilisé est le même que celui du chapitre 2, repris du travail de Renaud et al. (2021). Celui-ci se résume à la pose de trois landmarks, un sur chaque point d'insertion et un sur l'apex de la plateforme, complétée par la pose de 13 semi-landmarks glissant sur chacune des deux marges.

Séries temporelles

- *La série KW*

Afin d'étudier les conséquences à court terme des événements Kellwasser sur la morphologie de *Polygnathus* et sur la relation entre la forme et l'environnement, une série d'analyses centrée sur cet intervalle ont été effectuées. Pour cela une première série d'analyses portant sur les

niveaux datés du Frasnien et sur les premiers niveaux du Famennien a été effectuée, i.e. les niveaux datés des zones à conodontes *Palmatolepis rhenana* à *Palmatolepis triangularis*. Cette série, appelée par la suite « série KW », comporte les douze niveaux de Coumiac Carrière Supérieure et neuf niveaux du Col des Tribes (Figure 2).

- *La série synthèse*

Une seconde série d'analyses portant sur l'ensemble des niveaux des trois coupes, couvrant les étages allant de la fin du Frasnien jusqu'au Tournaisien, appelée « série synthèse », a été réalisée. La série couvre une durée d'environ 14 millions d'années, alors que les 18 niveaux datés du Frasnien ne couvrent qu'environ 0.7 millions d'années. A l'échelle de la série synthèse, les variations se produisant sur la partie frasnienne risquent de ne pas être lisibles sur les figures. Pour remédier à ce problème, les durées séparant les niveaux datant du Frasnien ont été visuellement « doublées » uniquement pour les représentations graphiques de la série synthèse.

Analyses de la forme

Une superposition Procuste a été effectuée séparément sur les séries KW et synthèse. Le logarithme de la taille au centroïde (LogCS) issu de ces analyses Procuste a été utilisé comme estimateur de la taille. Les coordonnées alignées issues des superpositions Procuste ont quant à elles été analysées dans des Analyses par Composantes Principales (ACP) et des Analyse par Composantes Principales inter-groupes (bgPCA) avec les niveaux en facteurs de groupement.

Analyses de l'allométrie

Pour la série KW, l'allométrie a été évaluée à l'aide de régressions multivariées des coordonnées alignées en fonction du LogCS. Les corrélations entre les scores de régressions (« regression scores » ou RegScore dans le chapitre 2), les axes de l'ACP et le LogCS ont été testées à l'aide de tests de Pearson.

Pour la série KW et la série synthèse, les changements d'allométrie au cours du temps ont été évalués à l'aide d'une bgPCA avec les classes de taille par niveau en facteur de groupement (voir chapitre 2). Pour cela, chaque niveau a été scindé en trois groupes de classe de taille d'effectifs égaux : les petits (P), les moyens (M) et les grands (G) (voir chapitre 2).

Regroupement des niveaux

Pour que les résultats des analyses sur les classes de tailles soient représentatifs, les classes de tailles doivent contenir un effectif suffisant. Il a été fixé à trois spécimens par classe de taille pour cette étude, soit neuf spécimens par niveau. Certains niveaux provenant du Col des Tribes ne présentaient pas un effectif suffisant et n'ont donc pas été retenus. Cependant, pour conserver un maximum de matériel, les niveaux avec un effectif trop faible respectant les critères suivants ont été regroupés :

- Les deux niveaux appartiennent à la même coupe ;
- Les deux niveaux appartiennent à la même zone à conodontes ;
- Les deux niveaux se succèdent ;
- Si un niveau coïncide avec un événement géologique, l'autre le doit aussi ;
- Les deux niveaux disposent tous les deux des données de biofaciès et / ou de $\delta^{18}\text{O}$ ou aucun des deux.

Suite à ces regroupements, 34 niveaux (ou « niveaux groupés ») ont été retenus pour le Col des Tribes (voir Tableau 1).

Biofaciès

Les biofaciès à conodontes correspondent à l'abondance relative des différents genres composant la faune de conodontes. En raison des préférences d'habitat des différents genres, le biofaciès est un estimateur de la bathymétrie et de la distance à la côte (Klapper and Barrick, 1978; Sandberg, 1976; Seddon and Sweet, 1971). Une ACP permet de résumer sur quelques

seul axes de variation les principaux changements de biofaciès au cours du temps (Girard et al., 2020). Lorsque plusieurs genres partagent des préférences écologiques similaires, ils apparaissent séparément sur le biofaciès alors qu'ils correspondent à un même signal environnemental, ce qui affecte l'interprétation de l'ACP en termes d'estimateur environnemental. Pour que l'ACP puisse prendre en compte cette « redondance écologique », les genres non contemporains mais ayant des écologies communes ont été regroupés. Cette approche étant nouvelle, le résultat des deux ACP (biofaciès classique : $ACP_{\text{biof.genre}}$ et avec la prise en compte de la redondance écologique : $ACP_{\text{biof.groupe}}$) seront comparés qualitativement aux fluctuations bathymétriques connues sur ces coupes (Feist et al., 2020; Girard et al., 2014; Girard and Renaud, 2007).

Les regroupements effectués pour l' $ACP_{\text{biof.groupe}}$ sont les suivants :

- *Palmatolepis* et *Siphonodella* sont deux des genres de conodontes associés à des milieux d'eau profonde (Girard, 1994; Sandberg, 1976). Leurs distributions stratigraphiques ne se chevauchent presque pas. On retrouve les premiers *Siphonodella* dans le milieu de la zone à conodontes *Bi. ultimus* (Spalletta et al., 2017), peu de temps avant l'évènement Hangenberg au cours duquel disparaît le genre *Palmatolepis* (Spalletta et al., 2017).
- *Icriodus* et *Protognathodus* sont généralement considérés comme inféodés aux environnements peu profonds (Dreesen and Houleberghs, 1980; Druce, 1969; Sandberg, 1976; Sandberg and Dreesen, 1984; Ziegler and Sandberg, 1984). Les deux genres ne sont presque pas contemporains : on ne retrouve *Protognathodus* qu'à partir de la zone *Bi. ultimus* (Spalletta et al., 2017) la même zone où l'on retrouve les derniers *Icriodus* (Spalletta et al., 2017).

Une troisième ACP sur le biofaciès a été effectuée pour la série KW (ACP_{biofKW}). La série KW étant très restreinte temporellement, la question du regroupement des genres ne se pose pas.

Relations forme-environnement

Les corrélations entre les variables morphologiques et les variables environnementales ont été calculées à l'aide de modèles Generalised Least Square (GLS), qui permettent de prendre en compte l'effet de l'autocorrélation temporelle. Afin de mettre en évidence si les relations entre la forme *Polygnathus* et l'environnement sont similaires dans les périodes entre les événements d'anoxie identifiés sur les coupes (i.e. les événements Kellwasser, *annulata* et Hangenberg), des séquences de niveaux plus courtes, appelées « séquences intra-événement », ont été constituées (Tableau 1) :

SIE1 : Tous les niveaux Frasnien de Coumiac Carrière Supérieure et Col des Tribes,

SIE2 : Base du Famennien ante *annulata*,

SIE3 : Famennien post *annulata* et ante Hangenberg,

SIE 4 : Tous les niveaux post Hangenberg.

Des modèles GLS ont ensuite été effectués entre la forme et les variables environnementales avec les séquences inter-événement comme variable d'interaction.

Disparité morphologique

Pour mettre en évidence les variations de disparité à court terme dans la série KW, la disparité de chaque niveau a été calculée. Pour la série synthèse, les effectifs de certains niveaux ne permettant pas une analyse par niveau, la disparité a été calculée pour chaque classe de taille et pour chaque classe de taille à l'intérieur des séquences inter-événements.

Tableau 1. Synthèse des données provenant des coupes de Coumiac Carrière Supérieure, du Col des Tribes et du Puech de la Suque. Pour chaque niveau, l'étage géologique, la zone à conodontes, les âges, la coupe, l'attribution à une « séquence inter-événement », l'effectif (N), le $\delta^{18}\text{O}$ et les scores de PC1 des ACP sur le biofaciès sont indiqués. La source des données morphométriques est indiquée : + cette étude, ++ Renaud et al., 2021, +++ chapitre 2. Lorsque deux niveaux successifs ne contenant pas assez de spécimens sont regroupés, les deux lignes concernées sont surlignées de la même couleur. Zones à conodontes d'après Becker et al. (2016), Corradini et al. (2017), Spalletta et al. (2017), Ziegler and Sandberg (1990). *Pa.* = *Palmatolepis*, *min.* = *minuta*, *gl.* = *glabra*, *gr* = *gracilis*, *marg.* = *marginifera*, *Sc.* = *Scaphignathus*, *ve.* = *velifer*, *rug.* = *rugosa*, *Ps.* = *Pseudopolygnathus*, *Po.* = *Polygnathus*, *Bi.* = *Bispathodus*, *Si.* = *Siphonodella*. Ages d'après ce travail (chapitre2), Girard et al. (2023), Renaud et al. (2021).

Etage	Conodonte zone	Age (Ma)	Niveau	Etude	Coupe	Séquence événement	N	$\delta^{18}\text{O}$ (‰V-SMOW)	PC1 _{BiofGenr}	PC1 _{BiofGr}	PC1 _{BiofK}
									e	oupe	W
Tournaisien (Carbonifère)	<i>Si. quadruplicata</i>	-356.58	PS28	+++	PS	SIE4	37	17.50	-1.596	-0.797	
		-356.93	PS27	+++	PS	SIE4	53	18.38	-1.625	-0.842	
		-357.19	PS26	+++	PS	SIE4	42	18.96	-1.499	1.452	
	<i>Si. sandbergi</i>	-357.36	PS25	+++	PS	SIE4	50	18.8	-1.771	1.014	
		-357.5	PS24	+++	PS	SIE4	56	19.12	-1.407	1.676	
		-357.61	PS23	+++	PS	SIE4	106	18.83	-1.418	1.699	
	<i>Si. jüi</i>	-357.72	PS22	+++	PS	SIE4	88	18.80	-1.393	1.751	
		-357.78	PS21	+++	PS	SIE4	51	18.92	-1.425	1.615	
		-357.85	PS20	+++	PS	SIE4	59	18.64	-1.444	1.598	
		-357.89	PS19	+++	PS	SIE4	103	18.72	-1.432	1.532	
		-357.93	PS18	+++	PS	SIE4	80	18.59	-1.553	1.32	
		-357.98	PS17	+++	PS	SIE4	39	18.56	-1.510	1.397	
	<i>Si. duplicata</i>	-358.12	PS16	+++	PS	SIE4	34	18.45	-1.615	1.271	
		-358.27	PS15	+++	PS	SIE4	56	18.15	-1.426	1.741	
	<i>Si. bransoni</i>	-358.41	PS14	+++	PS	SIE4	54	18.68	-1.459	1.794	
		-358.56	PS13	+++	PS	SIE4	43	18.82	-1.466	1.675	
	<i>Si. sulcata</i>	-358.8	PS12	+++	PS	SIE4	47	18.57	-1.477	1.733	
-359.15		PS11	+++	PS	SIE4	57	18.18	-1.996	0.66		

Tableau 1 (suite)

Etage	Conodonte zone	Age (Ma)	Niveau	Etude	Coupe	Séquence évènement	N	$\delta^{18}\text{O}$ (‰V-SMOW)	PC1 _{BiofGenre}	PC1 _{Biof.gro upe}	PC1 _{BiofKW}
Famennien (Dévonien)	<i>Pr. kockeli</i>	-359.33	PS10	+++	PS	SIE4	54	18.64	-2.402	-0.195	
		-359.35	CT70_3	++	CT	SIE3	19		-1.371	1.49	
		-359.36	PS90	+	PS	SIE3	207	17.10	-1.149	1.188	
		-359.42	CT70_2	++	CT	SIE3	25	18.50	-1.142	1.195	
		-359.72	CT70_1	++	CT	SIE3	15		-0.920	0.982	
		-359.84	CT70	++	CT	SIE3	20		-1.585	1.706	
	<i>Bi. ultimus</i>	-360.18	CT69_5	++	CT	SIE3	16		-1.609	1.786	
		-360.28	CT69_4	++	CT	SIE3	13		-1.565	1.743	
		-360.37	CT69_3	++	CT	SIE3	9		-1.482	1.628	
		-360.62	CT69_1	++	CT	SIE3	53	19.00	-1.265	1.434	
		-360.85	CT68	++	CT	SIE3	17		-0.991	1.036	
	<i>Pa. gr. expansa</i>	-362.27	CT63	++	CT	SIE3	79	19.20	-0.623	0.616	
	<i>Sc. v. velifer</i>	-364.25	CT59	++	CT	SIE2	11	19.10	1.229	-1.428	
		-364.47	CT56	++	CT	SIE2	9	18.20	1.092	-1.49	
	<i>Pa. marg. utahensis</i>	-364.61	CT55	++	CT	SIE2	9		0.328	-0.509	
		-364.94	CT54	++	CT	SIE2	3				
		-365.09	CT53	++	CT	SIE2	17	17.80	1.181	-1.575	
		-365.64	CT51	++	CT	SIE2	24	17.90	1.033	-1.442	
		-366.02	CT49	++	CT	SIE2	27	18.20	1.457	-1.956	
	<i>Pa. marg. marginifera</i>	-366.17	CT48	++	CT	SIE2	2		1.387	-1.867	
		-366.29	CT47	++	CT	SIE2	11				
		-366.37	CT46	++	CT	SIE2	27		0.582	-0.797	
	<i>Pa. gr. gracilis</i>	-367.3	CT42	++	CT	SIE2	28	18.20	1.497	-1.618	
		-367.55	CT41	++	CT	SIE2	23	17.70	1.579	-1.939	
	<i>Pa. rhomboidea</i>	-367.73	CT39	++	CT	SIE2	65	17.60	1.009	-1.165	
	<i>Pa. gl. pectinita</i>	-368	CT38_3	++	CT	SIE2	2				
		-368.16	CT38_2	++	CT	SIE2	7				
	<i>Pa. gl. prima</i>	-368.5	CT38_1	++	CT	SIE2	14				
	-368.6	CT38	++	CT	SIE2	1					
<i>Pa. termini</i>	-369.14	CT36	++	CT	SIE2	8					
	-369.57	CT35	++	CT	SIE2	3	18.10	1.937	-2.005		
<i>Pa. min. minuta</i>	-370.26	CT30	++	CT	SIE2	44	17.10	1.664	-1.768		
	-370.9	CUQ32b	+	CUQ	SIE2	17	17.28	1.976	-1.891	-2.462	
<i>Pa. triangularis</i>	-371	CT24	++	CT	SIE2	11	17.70	2.549	-1.954	-1.824	
	-371.1	CUQ32a	+	CUQ	SIE2	12	17.41	2.140	-1.423	-0.861	

Tableau 1 (suite)

Étage	Conodonte zone	Age (Ma)	Niveau	Etude	Coupe	Séquence évènement	N	$\delta^{18}\text{O}$ (‰V-SMOW)	PC1 _{BiofGenre}	PC1 _{Biof.gr oupeGP}	PC1 _{BiofKW}
Frasnien (Dévonien)	<i>Pa. linguiformis</i>	-371.13	CUQ31g2	+	CUQ	SIE1	62	17.12	0.861	0.209	2.249
		-371.14	CUQ31g1	+	CUQ	SIE1	51	16.93	0.759	-0.248	0.674
		-371.15	CT22	++	CT	SIE1	64	17.40	1.210	-1.146	-1.241
		-371.17	CT18	+	CT	SIE1	361				
		-371.2	CUQ31c	+	CUQ	SIE1	73	16.71	1.586	-1.616	-1.820
	<i>Pa. rhenana</i> supérieure	-371.4	CUQ28c	+	CUQ	SIE1	116	17.87	0.957	-0.633	-0.128
		-371.42	CT12	++	CT	SIE1	50		0.545	-0.383	-0.147
		-371.43	CUQ27	+	CUQ	SIE1	119	17.85	0.301	0.021	0.746
		-371.45	CT11c	++	CT	SIE1	57	17.70	0.630	-0.41	-0.057
		-371.52	CT10	++	CT	SIE1	43		0.819	-0.438	0.358
		-371.53	CUQ26b	+	CUQ	SIE1	72	18.15	1.784	-1.167	-0.399
		-371.66	CT07	++	CT	SIE1	180	17.70	0.169	0.147	0.884
		-371.66	CUQ24d	+	CUQ	SIE1	44	18.30	2.236	-1.3	0.184
	-371.68	CT06	++	CT	SIE1	14		1.259	-1.362	-1.731	
	<i>Pa. rhenana</i> inférieure	-371.7	CUQ24a	+	CUQ	SIE1	104	17.48	2.474	-0.934	3.512
		-371.71	CT05	++	CT	SIE1	11		1.524	-1.194	-0.250
		-371.72	CT04	++	CT	SIE1	8				
		-371.73	CUQ23e	+	CUQ	SIE1	85	17.40	2.255	-0.615	2.153
-371.76		CUQ23d	+	CUQ	SIE1	98	17.59	1.606	-1.002	0.162	

Modèles d'évolution

Afin de déterminer si les variations de forme au cours du temps répondent au hasard, à un forçage environnemental ou si elles correspondent plutôt à des tendances adaptatives, une approche par modèles d'évolution utilisant le package paleoTS du logiciel R (Hunt, 2006; Hunt and Carrano, 2010) a été utilisée (cf chapitre 2). Les données de biofaciès et les $\delta^{18}\text{O}$ ne sont pas disponibles pour tous les niveaux, mais les données de biofaciès sont disponibles dans tous les niveaux où les $\delta^{18}\text{O}$ sont disponibles. En conséquence, deux jeux d'analyses ont été effectués : un jeu comprenant seulement le $\text{PC1}_{\text{biof.groupe}}$ en co-variable et un deuxième jeu avec $\text{PC1}_{\text{biof.groupe}}$ et le $\delta^{18}\text{O}$ en co-variables.

Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été réalisées grâce au logiciel R version 4.3.2 (R core Team, 2020). Les ACP et bgPCA ont été effectuées avec le package ade4 (Thioulouse et al., 2018). Les superpositions Procuste, les reconstructions de forme, les ANOVA Procuste et les analyses de disparité ont été effectuées avec le package geomorph (Adams and Otárola-Castillo, 2013). Les GLS ont été effectués grâce au package nlme (Pinheiro et al., 2024). L'estimation des modèles d'évolution et leur comparaison ont été effectuées avec le package PaleoTS (Hunt, 2006). La disparité est calculée grâce à Morpho (Schlager, 2017). Tous les tests basés sur des permutations sont basés sur 10000 permutations.

Résultats

Analyses de la série KW

Variation morphologique des *Polygnathus* de la série KW

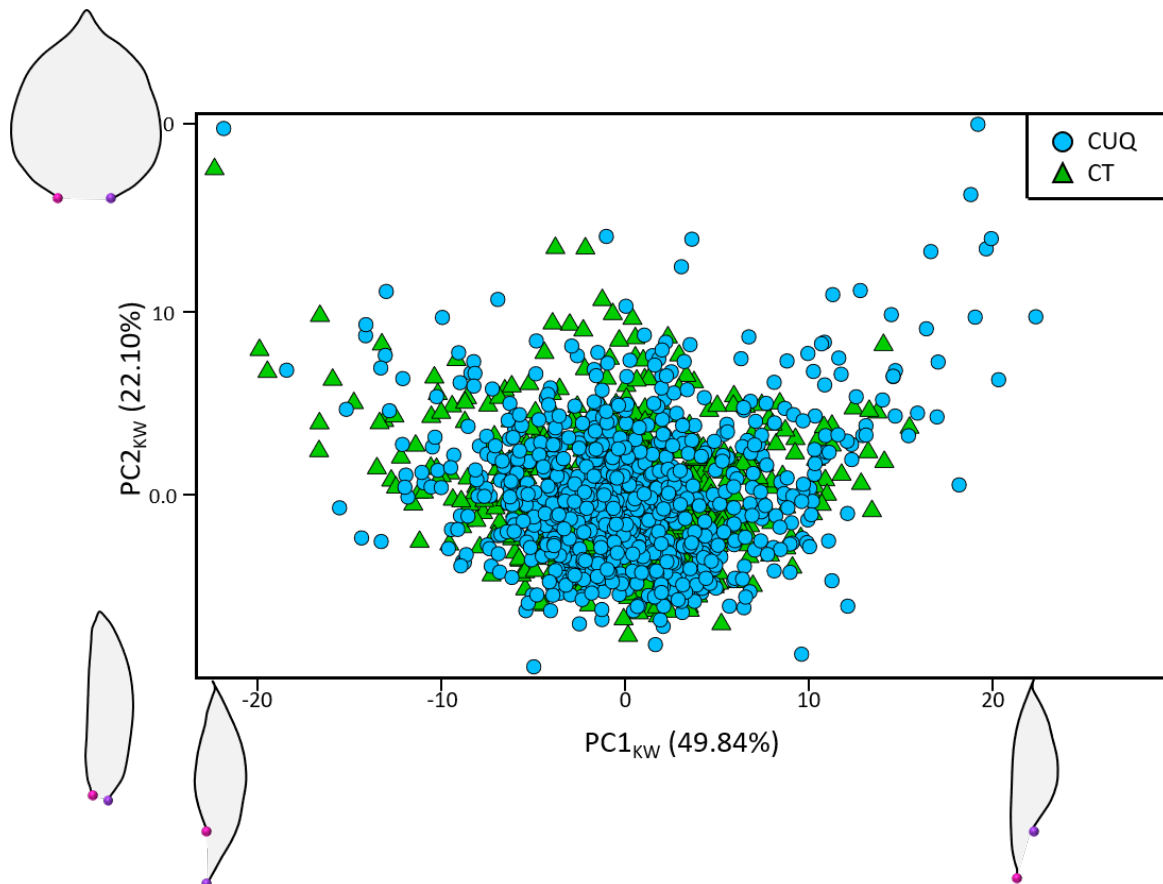


Figure 2. Variations morphologiques des spécimens de *Polygnathus* des niveaux de la série KW. Les deux premiers axes de l'ACP_{KW} sont représentés. Les spécimens des niveaux provenant de CUQ sont représentés par des cercles bleus et ceux provenant du CT par des triangles verts. Les reconstructions des formes pour les valeurs minimales et maximales de chacun des axes sont représentées. Le point d'insertion caudal est en magenta et le point d'insertion rostral est en violet.

Les deux premiers axes de l'ACP sur les niveaux de la série KW (ACP_{KW}) expliquent respectivement 49.84% et 22.10% de la variation morphologique (Figure 2). PC1_{KW} montre le passage d'une plateforme avec un point d'insertion caudal fortement décalé dorsalement par rapport au point d'insertion rostrale, à une plateforme au point d'insertion caudal décalé ventralement. PC2_{KW} montre le passage d'une plateforme fine et lancéolée à une plateforme

assez ronde et pointue. La distribution des spécimens dans l'espace morphologique décrit un arc de cercle, avec les valeurs de PC2_{KW} qui diminuent lorsque les valeurs de PC1_{KW} s'éloignent de zéro. Les spécimens de CT et CUQ couvrent la même zone de l'espace morphologique.

Allométrie des *Polygnathus* de la série KW

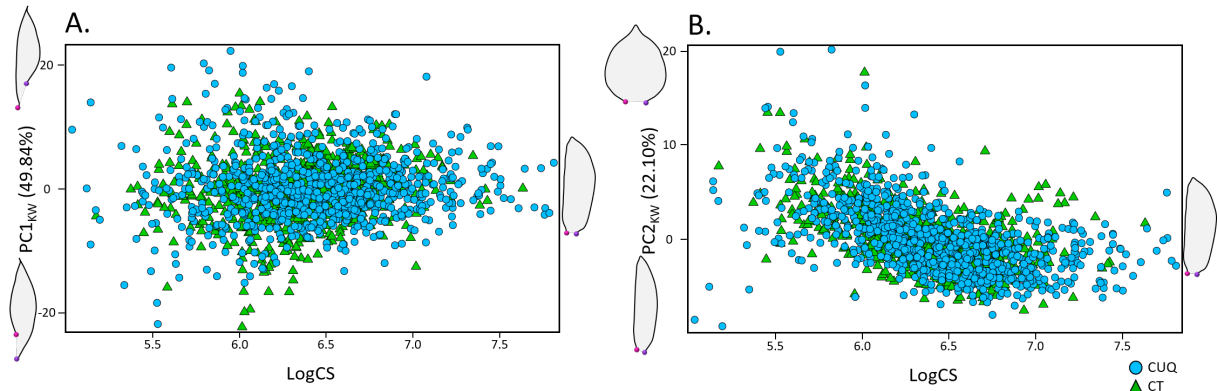


Figure 3. Relations entre les deux premiers axes de l'ACP_{KW} et le LogCS. Le PC1_{KW} (A) et le PC2_{KW} (B) de la série KW sont représentés en fonction de la taille (LogCS) des spécimens. Les spécimens des niveaux provenant de CUQ sont représentés par des cercles bleus et ceux provenant du CT par des triangles verts. Les reconstructions des formes pour les valeurs minimales et maximales de chacun des axes et pour le maximum de LogCS sont représentées. Le point d'insertion caudal est en magenta et le point d'insertion rostral est en violet.

Les relations entre les PC1_{KW} et PC2_{KW} et le LogCS sont également similaires entre les deux coupes (Figure 3 A&B) : lorsque la taille (LogCS) augmente, la morphologie des plateformes converge vers une plateforme fine et lancéolée. Le PC2_{KW} est corrélé avec le LogCS (Figure 3 B ; Tableau 2), ce qui montre un rôle important de l'allométrie dans la variation morphologique.

Tableau 2. Relation entre la forme et la taille pour les niveaux de la série KW. Les R² et P-values des tests de Pearson et des ANOVA Procuste entre PC1_{KW}, PC2_{KW} et LogCS, effectués sur l'ensemble des spécimens ainsi que pour chaque coupe, sont fournis. Le nombre de spécimens de chaque coupe est indiqué (N). P-value ≤ 0.001 (***), P-value < 0.01 (**), P-value < 0.05 (*).

Corrélation avec LogCS	PC1 _{KW}		PC2 _{KW}		Coordonnées alignées _{KW}	
	R ²	Pearson P-value	R ²	Pearson P-value	ANOVA Procuste R ²	ANOVA Procuste P-value
Total N = 1652	0.00	*0.0180	0.28	*** 0.0001	0.01	***0.0001
Coumiac N = 853	0.00	0.4533	0.29	*** 0.0001	0.06	***0.0001
Col des Tribes N = 799	0.01	**0.0028	0.29	*** 0.0001	0.05	***0.0001

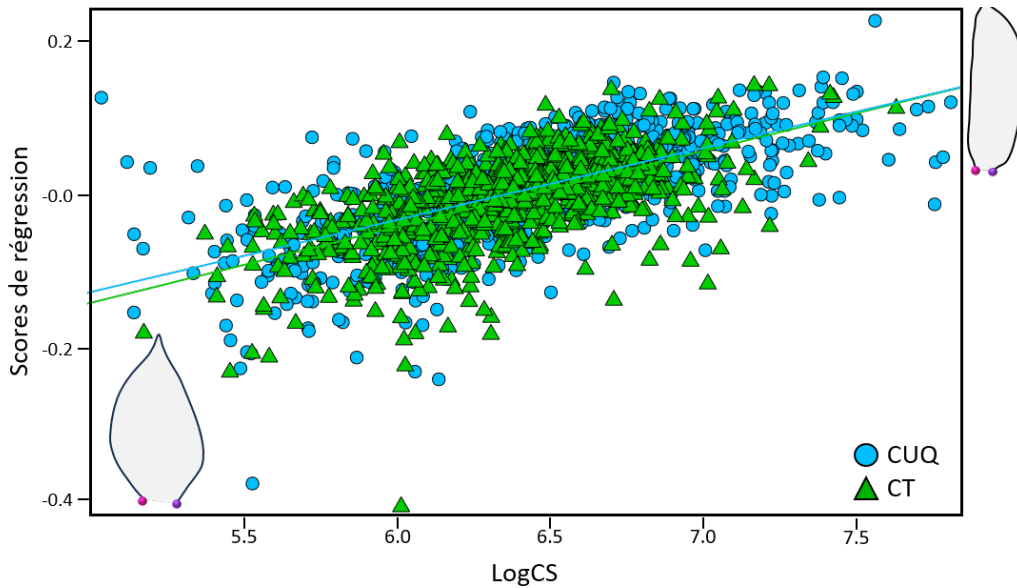
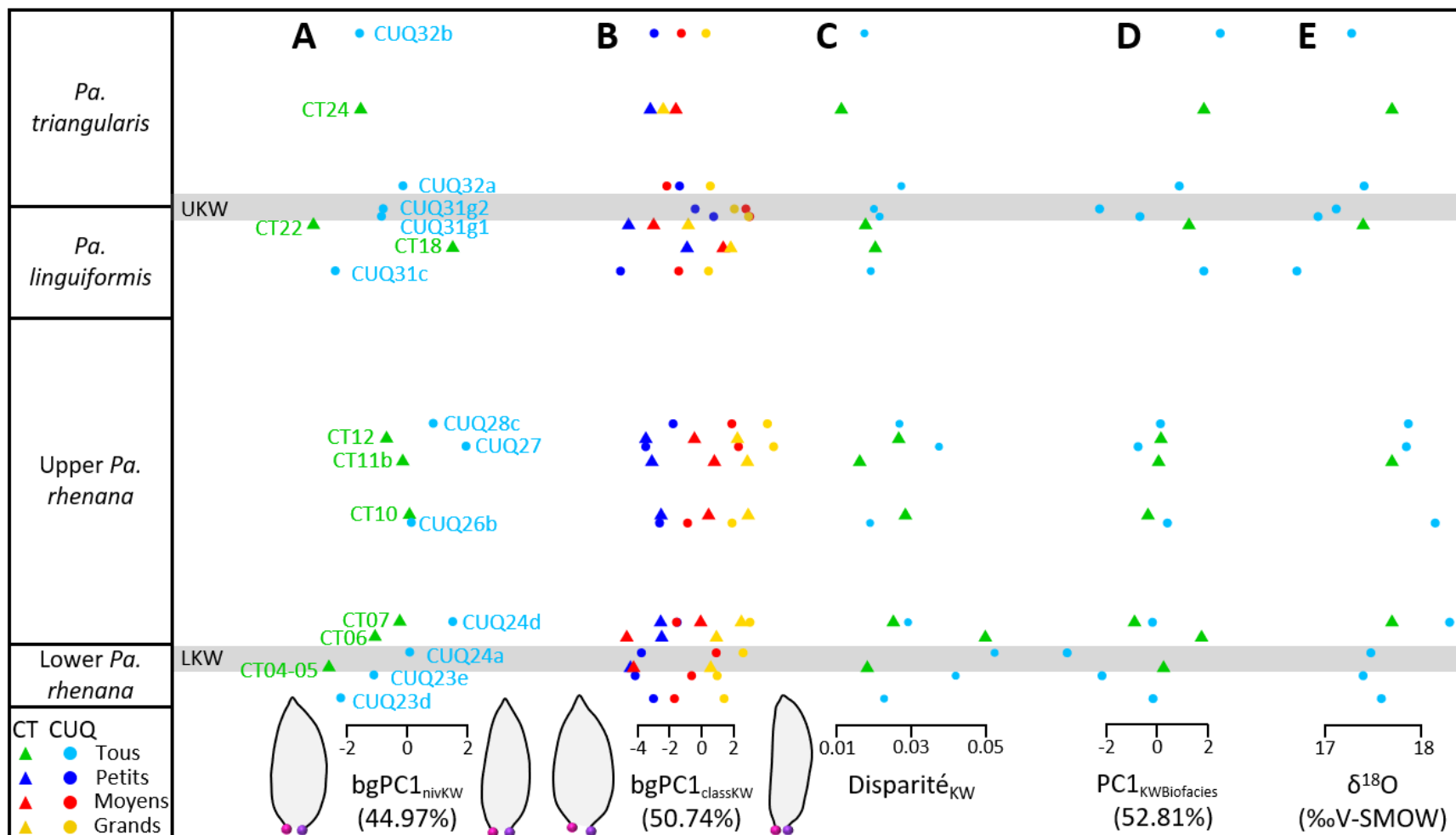


Figure 4. Relation allométrique des éléments P_1 de *Polygnathus* de la série KW. Les scores de régression sont affichés en fonction du LogCS. Les régressions significatives sont représentées par une droite colorée en fonction de la coupe. Les reconstructions des formes pour les LogCS minimum et maximum sont représentées. Le point d'insertion caudal est en magenta et le point d'insertion rostral est en violet.

Le signal allométrique des deux coupes est très similaire (Figure 4), ce qui est appuyé par les analyses de variance Procuste (forme~LogCS : $R^2 = 0.05$, P-value = 0.0001 ; forme ~ coupe : $R^2 = 0.01$; P-value = 0.0001 ; interaction LogCS ~ coupe : $R^2 = 0.00$, P-value = 0.0473) et se traduit par le passage de plateformes subtriangulaires relativement larges ventralement et pointues dorsalement pour les petits spécimens à des plateformes fines et lancéolées pour les grands.

Variations temporelles dans la série KW

Pour visualiser l'évolution temporelle de la forme au cours des niveaux de la série KW, une bgPCA a été effectuée sur l'ACP_{KW} avec les niveaux en facteurs de groupe (bgPCA_{nivKW}). Les valeurs faibles et élevées de bgPC1_{nivKW} (44.97%) sont associées à des plateformes lancéolées, qui s'amincissent pour les valeurs élevées (Figure 5 A). Le début de la série KW est caractérisé par une tendance temporelle à l'affinement qui traverse l'évènement LKW. La morphologie tend ensuite à s'élargir durant jusqu'à la zone *Palmatolepis linguiformis*. La morphologie tend ensuite à nouveau à s'affiner à travers l'évènement UKW.



1
2 Figure 5. Variations temporelles de la forme moyenne, forme moyenne par classe de taille, disparité par niveau et paramètres environnementaux à
3 travers les niveaux de la série KW. A. Forme moyenne des niveaux, estimé par les scores de $bgPC1_{nivKW}$. B. Forme moyenne des trois classes de
4 taille par niveau, estimée par les scores de $bgPC1_{classKW}$ (classe P en bleu, classe M en rouge, classe G en jaune). C. Disparité morphologique par
5 niveau. D. $PC1_{KWbiofacies}$. E. Isotopes de l'oxygène ($\delta^{18}O$ ‰V-SMOW). Les reconstructions des formes pour les valeurs minimales et maximales
6 des $bgPC1_{nivKW}$ et $bgPC1_{classKW}$ sont représentées le long des axes correspondants. En magenta : point d'insertion caudal, en violet : point d'insertion
7 rostral. Zones à conodontes d'après Ziegler and Sandberg (1990).

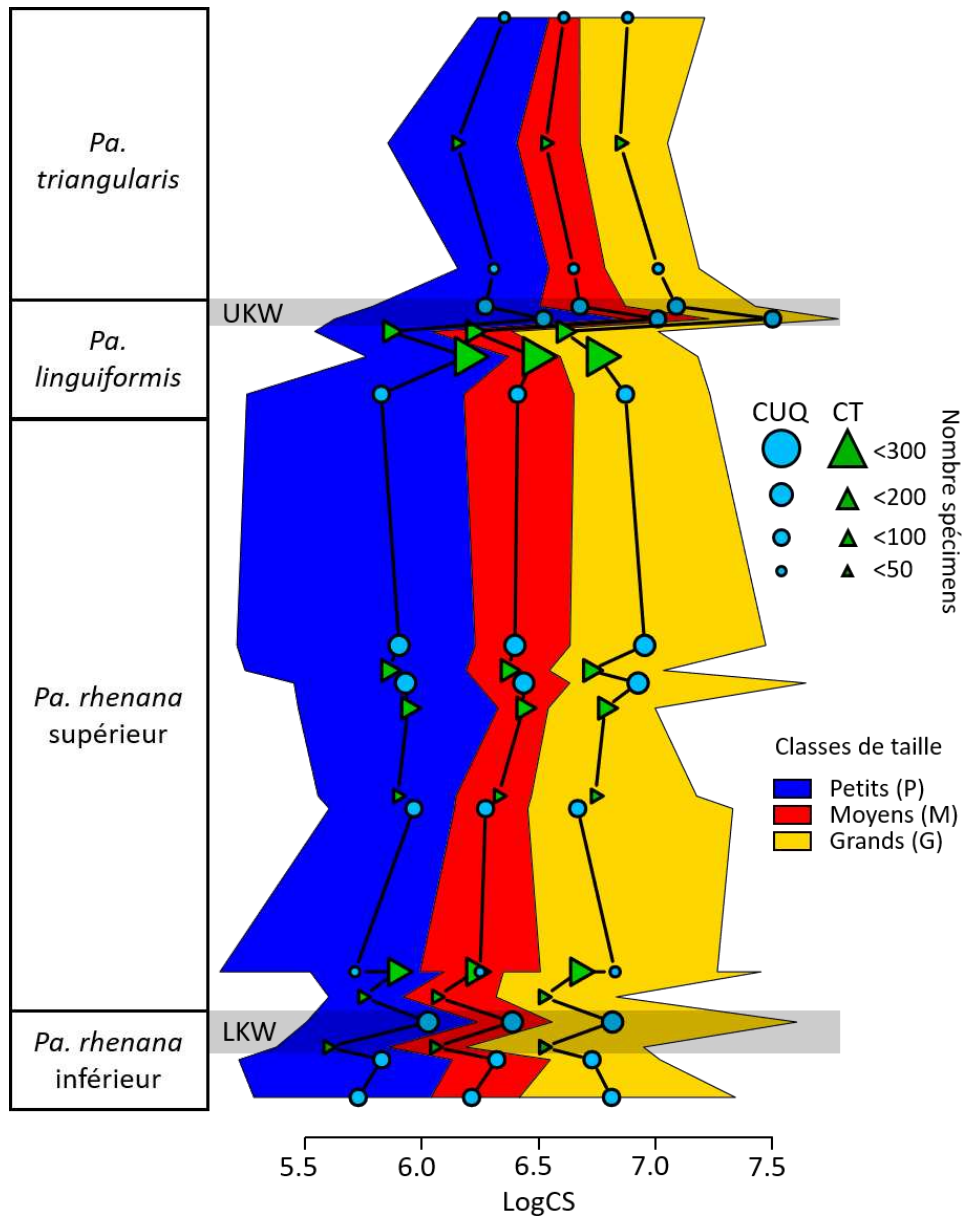


Figure 6. Répartition de la gamme de tailles de chaque niveau stratigraphique en trois classes de taille (P / M / G). Chaque classe de taille est représentée par une couleur et correspond à la distribution des spécimens autour de la moyenne de la classe de taille. La taille des marqueurs est proportionnelle au nombre de spécimens dans le niveau. Les niveaux provenant de CUQ sont représentés par des cercles bleus et CT par des triangles verts.

Afin de suivre les changements de trajectoires allométriques au cours du temps, chaque niveau a été divisé en trois classes de tailles d'effectifs égaux (Figure 6). Globalement les tailles moyennes de chaque classe de taille varient de façon concomitante au cours du temps. Les deux

événements Kellwasser sont marqués par une augmentation de la taille des trois classes de taille. Les sorties des évènements sont marquées par une réduction des gammes de tailles.

Une seconde bgPCA (bgPCA_{classKW}) a été effectuée sur les classes de tailles par niveau et son premier axe représenté en fonction du temps (Figure 5 B). Lorsque le bgPC1_{classKW} (50.74%) augmente, la forme s'affine (Figure 5 B). Tout au long de la série et pour les deux coupes, les classes P ont des valeurs de bgPC1_{classKW} plus faibles que les classes G, ce qui indique que la direction de la trajectoire allométrique (amincissement de la plateforme quand la taille augmente) est conservée au cours du temps (Figure 5 B). On observe un affinement important de la plateforme des trois classes de tailles pendant l'évènement UKW. Sur le reste de la série KW, les tendances temporelles des formes par classe de taille sont globalement similaires aux tendances temporelles des formes moyenne par niveau.

La disparité morphologique ne dessine pas de tendance claire au cours du temps et ne semble pas être impacté par les évènements Kellwasser (Figure 5 C). Les disparités des zones à conodontes *Palmatolepis rhenana* inférieure et supérieure sont plus élevées que celles des autres zones à conodontes.

Le biofaciès augmente progressivement au cours de la série KW (Figure 5 D), ce qui correspond à une augmentation de l'abondance relative de *Palmatolepis*. Cette tendance correspondant à une augmentation de la profondeur, est interrompue au cours des deux évènements Kellwasser. Le LKW est caractérisé par une transgression suivie d'une régression. Le UKW est caractérisé par une régression rapide.

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (Figure 5 E) montrent une augmentation des valeurs à travers le LKW, ce qui correspond à une diminution de la température. La température augmente ensuite progressivement jusqu'au UKW où elles diminuent à nouveau jusqu'à la fin de la série KW.

Relations entre la morphologie et les variables environnementales

Les relations morphologie-environnement sont légèrement différentes entre les deux coupes. Pour le CT, les variations de la forme sans distinction de classe de taille et celles de la classe G sont corrélées avec les variations du biofaciès, tandis que les variations de forme de la classe P sont corrélées aux fluctuations des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ (Tableau 3). Pour la coupe de CUQ, seule la forme de la classe M est corrélée aux variations du biofaciès (Tableau 3). Lorsque tous les niveaux de la série KW sont pris en compte, les variations de la classe M sont corrélées avec le biofaciès.

Tableau 3. Corrélation des variables morphologiques avec les variables environnementales dans la série KW. Les AICc et P-values issus des GLS prenant en compte l'autocorrélation sont fournis. Le nombre de niveaux inclus dans chaque test est indiqué (N). P-value ≤ 0.001 (***), P-value < 0.01 (**), P-value < 0.05 (*).

		PC1 _{KWbiofaciès}			$\delta^{18}\text{O}$		
		N	AICc	P-value	N	AICc1	P-value
CT	LogCS	8	17.27	0.7025	4	-37.01	0.1011
	bgPCA _{nivKW}		41.18	**0.0019		-29.49	*0.0445
	bgPC1 _{classKW P}		40.58	0.7882		-34.24	**0.0017
	bgPC1 _{classKW M}		45.53	*0.0262		-27.05	0.1465
	bgPC1 _{classKW G}		44.58	**0.0029		-24.12	0.6267
CUQ	LogCS	12	14.77	0.2410	12	12.49	0.2203
	bgPCA _{nivKW}		52.26	0.2612		44.65	*0.0125
	bgPC1 _{classKW P}		58.95	0.6890		55.33	0.0709
	bgPC1 _{classKW M}		55.19	***0.0027		59.37	0.7012
	bgPC1 _{classKW G}		52.59	0.0992		49.93	0.1138
Tout	LogCS	20	7.85	*0.0369	16	6.36	0.0717
	bgPCA _{nivKW}		73.07	*0.0205		57.55	*0.0205
	bgPC1 _{classKW P}		79.55	0.4211		66.51	0.7516
	bgPC1 _{classKW M}		82.16	***0.0001		72.80	0.5879
	bgPC1 _{classKW G}		79.28	*0.0125		68.99	0.7032

Discussion des résultats des analyses sur la série KW

Comparaisons des deux coupes

Les conodontes et l'environnement (e.g. biofaciès, température, productivité) des niveaux Frasnien des coupes de Coumiac Carrière Supérieure et du Col des Tribes ont fait l'objet de nombreuses études (e.g. Balter et al., 2008; Bond and Wignall, 2008; Dopieralska et al., 2016; Girard et al., 2014; Girard and Renaud, 2012; Klapper et al., 1993; Lethiers and Feist, 1991;

Percival et al., 2020; Preat et al., 1998; Renaud et al., 2021). Cependant, une étude comparative de l'environnement des deux coupes n'a jamais été faite. Il est donc nécessaire d'évaluer si ces deux coupes, bien que très proches géographiquement aussi bien aujourd'hui que durant le Dévonien, montrent des tendances similaires. Les présentes analyses mettent en avant une similarité des morphologies et de l'allométrie des P₁ de *Polygnathus* ainsi que de leurs tendances temporelles respectives entre les deux coupes. Les tendances temporelles environnementales sont également comparables entre les deux coupes, même si dans le cas de la température cette comparaison est limitée en raison de données moins nombreuses en isotopes de l'oxygène pour la coupe du Col des Tribes.

Réponse morphologique aux événements Kellwasser

Des études précédentes ont mis en évidence une réponse morphologique des genres de conodontes *Ancyrodella* et *Palmatolepis* aux événements Kellwasser (Girard et al., 2004; Girard and Renaud, 2008, 2007). Chez les deux genres, la réponse morphologique est plus marquée durant l'évènement UKW qu'en réponse à l'évènement LKW. Malgré cet écart d'intensité de l'impact entre les deux évènements, LKW et UKW sont tous les deux marqués par des signaux isotopiques de l'oxygène et du carbone d'amplitude similaire (Joachimski and Buggisch, 2002) et des tendances communes en matière d'apport détritique, de disponibilité des nutriments et d'activité hydrothermale (Pujol et al., 2006). Pour expliquer la différence dans l'amplitude des réponses morphologiques des conodontes aux deux évènements, Girard and Renaud (2007) ont proposé que le UKW pouvait avoir été témoin de changements bathymétriques plus important que le LKW. Les changements de bathymétrie sont donc un candidat potentiel pour expliquer les réponses morphologiques plus importantes lors de l'évènement UKW. Ceci étant dit, même si la forme des P₁ des *Polygnathus* de la série KW varie effectivement en fonction du biofaciès, qui est un estimateur de la profondeur, les changements de la morphologie et de la disparité de *Polygnathus* ne sont pas plus importants

lors de l'évènement UKW que lors du LKW. Cette observation est cohérente avec le fait que *Polygnathus* est considéré comme un genre plutôt ubiquiste lors des interprétations de biofaciès (Sandberg, 1979; Ziegler and Sandberg, 1984). *Polygnathus* serait donc un genre moins impacté par les variations bathymétriques que d'autres genres de conodontes sur le plan morphologique. Toutefois, deux niveaux seulement sont disponibles pour la partie du Frasnien précédant le LKW. Il n'est donc pas possible de conclure si ces évènements ont provoqué des changements des tendances morphologiques des *Polygnathus* préexistantes à l'évènement LKW. Un échantillonnage plus extensif dans le Frasnien supérieur serait nécessaire pour éclaircir ce point.

Augmentation de taille au niveau des évènements Kellwasser

Les variations de taille de plusieurs genres de conodontes, dont *Polygnathus*, autour des évènements Kellwasser ont été étudiées lors de précédents travaux sur les coupes de Coumiac Carrière Supérieure et Coumiac Carrière Inférieure (Girard and Renaud, 2008, 1996; Renaud and Girard, 1999). Même si les résultats variaient légèrement d'une coupe à l'autre, les études avaient mis en avant une augmentation de la taille des conodontes pendant les évènements Kellwasser.

La présente étude montre également une telle augmentation de la taille pendant les deux évènements Kellwasser. Différentes hypothèses ont été proposées pour expliquer l'augmentation de taille ponctuelle dans l'histoire d'un groupe taxonomique, comme une baisse de la température (Atkinson, 1994; Bergmann, 1847) ou une augmentation de l'abondance des sources de nourriture (Hart and Bychek, 2011; Huston and Wolverton, 2011; Wacker and Von Elert, 2003). Les eaux plus froide pouvant accueillir d'avantage d'oxygène que les eaux chaudes, une baisse de température donne accès à plus d'oxygène et conduirait à une augmentation de taille (Horne et al., 2017, 2015; Rollinson and Rowe, 2018). La présente étude ne montre pas de corrélation entre la taille des P₁ de *Polygnathus* et les variations du $\delta^{18}\text{O}$ ce qui va dans le sens de précédents travaux qui ont mis en évidence que la taille des conodontes

n'était probablement pas liée aux variations de températures (Girard et al., 2023). En revanche, une précédente étude a mis en avant que *Polygnathus* semblait prospérer dans les périodes post crises (Nesme et al., 2025), où les environnement dépeuplés de compétiteurs rendent l'accès à la nourriture plus facile. Cependant durant les évènements Kellwasser, les autres genres de conodontes montrent aussi une augmentation de la taille. Les évènements Kellwasser coïncident avec des pics de productivité (Joachimski et al., 2001). Ces hausses de productivité peuvent avoir entraîné une augmentation des nutriments disponible pour tous les genres de conodontes, leur permettant ainsi d'atteindre des tailles plus importantes.

Relations forme et environnement dans la série KW

Deux études précédentes (chapitre 2; Renaud et al., 2021) avaient analysé les variations morphologiques des P₁ de *Polygnathus* au cours du Tournaisien et du Famennien. Ces relations correspondent au Tournaisien à une augmentation de la largeur des P₁ de *Polygnathus* lorsque la profondeur augmente, et au Famennien une augmentation de la largeur des P₁ de *Polygnathus* lorsque la profondeur diminue. Les résultats de l'analyse sur les évènements Kellwasser montrent une corrélation correspondant à une diminution de la largeur de la plateforme des P₁ de *Polygnathus* lorsque la profondeur diminue et une augmentation de la largeur lorsque la profondeur augmente. Cette relation forme-environnement semble donc cohérente avec la relation du Tournaisien mais pas avec celles du Famennien.

Les compositions taxonomiques des échantillons sont différentes entre la série KW et l'échantillon Tournaisien, puisque les espèces qui composent ce dernier, i.e. *Polygnathus communis* et *Polygnathus purus*, n'apparaissent pas avant la zone *Palmatolepis crepida* pour le premier et *Bispathodus ultimus* pour le second. Malgré cela l'orientation de la relation forme-

biofaciès est similaire entre les deux échantillons. Cela indique qu'un remplacement d'espèce n'implique pas forcément une réorientation des relations au biofaciès.

Au Tournaisien la classe P répond davantage aux variations de biofaciès que les autres classes de taille, dans la série KW c'est la classe M qui montre la plus forte relation au biofaciès. Cette différence peut éventuellement être dû au fait que la séquence du Tournaisien montrait plusieurs réorientations des trajectoires allométriques, ce qui n'est pas le cas ici.

La relation forme-biofaciès, quelle que soit la classe de taille, est différente au Famennien. Les crises d'extinction qui séparent le Famennien du Tournaisien et du Frasnien ont entraîné des changements des compositions fauniques et bouleversé les chaînes trophiques. Cela peut être une explication possible au fait que l'orientation de la relation forme-bathymétrie soit différente entre le Famennien et les deux autres étages géologiques. Toutefois la comparaison est limitée par le fait que les analyses ont été réalisées séparément. Une analyse prenant en compte les éléments P₁ des niveaux des coupes de Coumiac Carrière Supérieure, du Col des Tribes et du Puech de la Suque va permettre d'évaluer dans quelle mesure ces relations sont comparables.

Analyses de la série synthèse

Le premier axe de variation (PC₁_{synthèse} = 40.41%) de l'ACP_{synthèse} effectuée sur l'ensemble des spécimens des coupes de CUQ, CT et PS oppose des P₁ de *Polygnathus* avec un point d'insertion caudal fortement décalé ventralement par rapport au point rostral pour les valeurs faibles, à des P₁ avec un point d'insertion caudal fortement décalé dorsalement pour les valeurs élevées (Figure 7 A). PC₂_{synthèse} (35.13%), montre le passage de plateformes fines et élancées à des plateformes triangulaires et larges. En outre, les spécimens tendent à avoir une taille plus grande lorsque les valeurs de PC₂_{synthèse} diminuent (Figure 7 B).

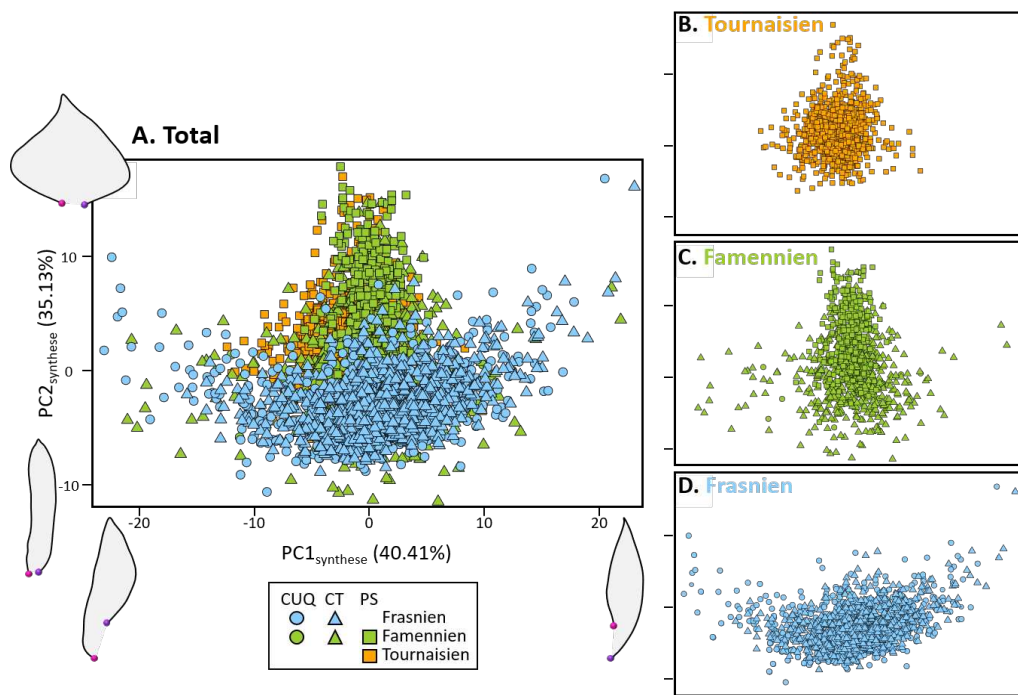


Figure 7. Variations morphologiques de l'ensemble des spécimens de l'analyse synthèse. Les spécimens sont distribués en fonction de leurs scores de $PC1_{synthèse}$ et de $PC2_{synthèse}$. La couleur des points correspond à l'étage géologique, la forme des points correspond à la coupe de provenance. A. Distribution de tous les spécimens. Les reconstructions des formes pour les valeurs minimales et maximales des deux axes sont pourvues. En magenta : point d'insertion caudal, en violet : point d'insertion rostral. B. Distributions des spécimens du Tournaisien. C. Distributions des spécimens du Famennien. D. Distributions des spécimens du Frasnien.

Les points sont distribués en forme de « T » inversé, ce qui indique que les ensembles de *Polygnathus* qui varient beaucoup sur un des axes, varient peu sur l'autre et réciproquement. La branche horizontale du « T » est occupée par les spécimens du Frasnien et par une partie des spécimens du Famennien, tandis que la branche verticale du « T » est occupée par l'autre partie des spécimens Famennien et par les spécimens du Tournaisien.

Variations temporelles des paramètres morphologiques

Afin de déterminer de façon plus précise quand se produit ce changement de patrons de variations au cours du Famennien, une bgPCA a été effectuée sur l'ACP_{synthèse} précédente avec les niveaux en facteurs de groupes (bgPC_{NIV}). Les tests de corrélation de Pearson montrent que

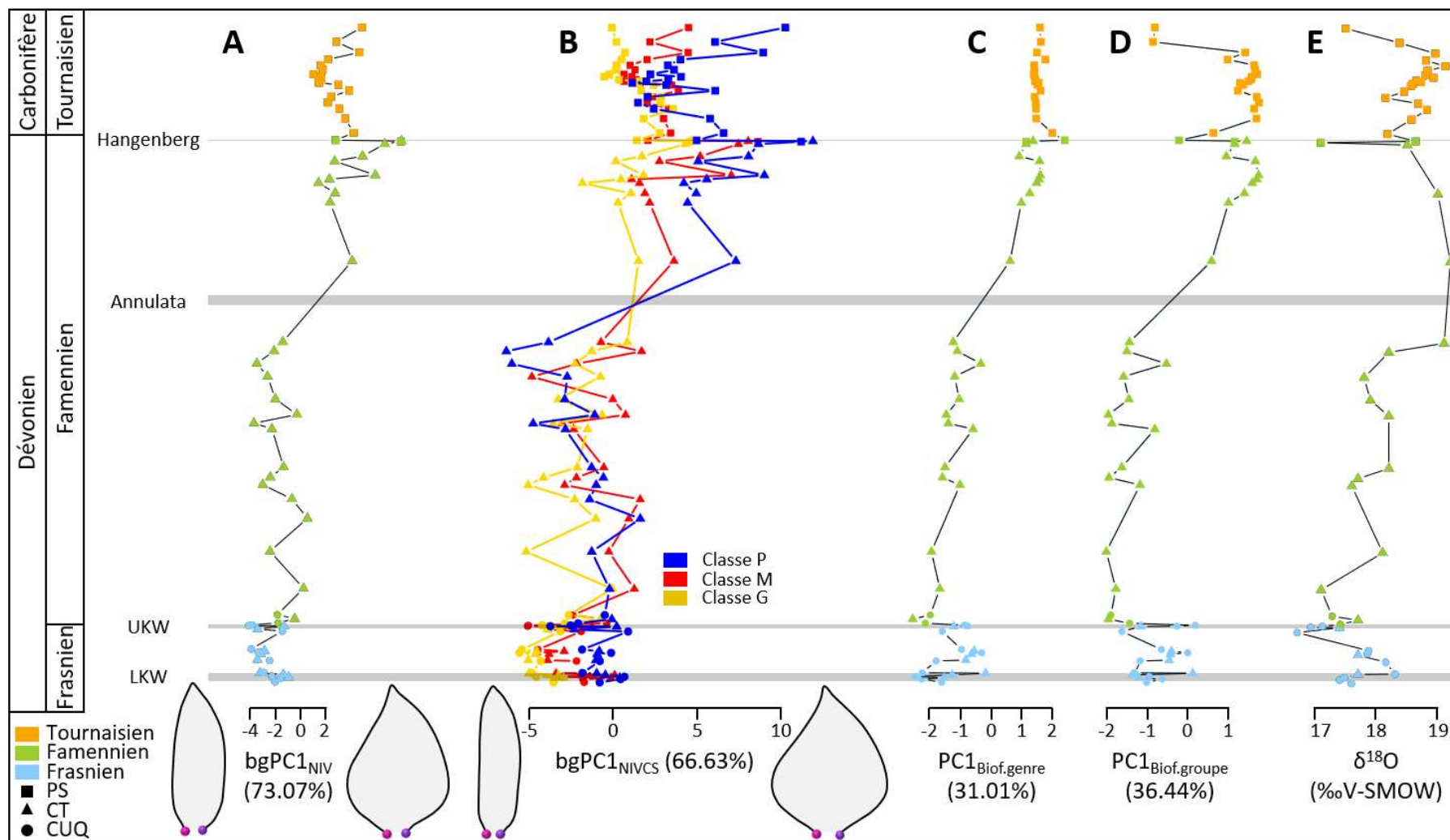
le bgPC1_{NIV} (73.07%) est similaire à la moyenne des PC2_{synthèse} par niveau ($R^2 = 0.99$, P-value < 0.0001). Le bgPC1_{NIV} montre le passage de formes larges et triangulaires pour les valeurs faibles à des formes plus fines et lancéolées pour les valeurs élevées (Figure 8 A). La répartition des formes moyennes par niveau au cours du temps indique qu'un changement morphologique important s'observe au milieu de la série synthèse, vers l'intervalle au cours duquel est situé l'évènement *annulata*. Les formes moyennes des niveaux pré-*annulata* correspondent à des plateformes plutôt fines et lancéolées, tandis que celles des niveaux post-*annulata* correspondent à des plateformes subtriangulaires larges (Figure 8 A). Deux changements de forme moindres sont visibles à la limite Frasnien-Famennien, où les plateformes s'élargissent, et de part et d'autre de l'évènement Hangenberg où les plateformes s'amincissent. Les niveaux suivants l'évènement Hangenberg montrent aussi moins de variations morphologiques que les niveaux précédents l'évènement. Ces changements de formes coïncident avec des évènements globaux d'anoxie. Afin d'évaluer si les relations entre la forme et l'environnement étaient les mêmes dans les périodes entre ces évènements d'anoxie, la série synthèse a été partagée en quatre séquences de niveaux, appelées « séquences inter-évènement », définies comme suit :

SIE1 : Tous les niveaux Frasnien de Coumiac Carrière Supérieure et du Col des Tribes,

SIE2 : Famennien ante *annulata*.

SIE3 : Famennien post *annulata* et pré-Hangenberg,

SIE4 : Tous les niveaux post-Hangenberg.



1
2 Figure 8. Variations morphologiques et environnementales au cours de la série synthèse. A. Forme moyenne par niveau, estimée par $bgPC1_{NIV}$. B. Forme
3 moyenne par classe de taille par niveau estimée par $bgPC1_{NIVCS}$. C. Biofaciès à conodontes estimé par $PC1_{Biof.genre}$. D. Biofaciès à conodontes intégrant la
4 redondance écologique, estimé par $PC1_{Biof.groupe}$. E. Valeurs des isotopes de l'oxygène ($\delta^{18}O$ ‰V-SMOW). Les reconstructions des formes pour les valeurs
5 minimales et maximales de $bgPC1_{NIV}$ et $bgPC1_{NIVCS}$ sont représentées. Le point d'insertion caudal est en magenta, le point d'insertion rostral est en violet. Les
6 bandes grises indiquent les positions des différents évènements d'anoxie localisés dans les coupes.

Variations temporelles de l'allométrie

Afin d'évaluer si les changements de la forme moyenne par niveau des P₁ de *Polygnathus* sont les mêmes pour toutes les classes de tailles, une seconde bgPCA a été effectuée avec les classes de tailles P, M et G par niveaux en facteur de groupe (bgPCA_{NIVCS}). Le bgPC1_{NIVCS} (66.63%) ressemble au bgPC1_{NIV}, avec le passage de formes fines et allongées pour les valeurs minimales à des formes larges et triangulaires pour les valeurs maximales (Figure 8 B). Les tests de Pearson montrent que le bgPC1_{NIVCS} est corrélé au PC2_{synthèse} moyen par niveau ($R^2 = 0.99$, P-value < 0.0001). Le changement principal de morphologie, qui oppose les niveaux des SIE1 et 2 (ante *annulata*) aux SIE3 et 4 (post *annulata*) impacte surtout la classe de taille P (Figure 8 B) et dans une moindre mesure la classe de taille M. Le changement de forme au niveau du Frasnien / Famennien semble impacter de la même manière toutes les classes de taille. Le changement de forme à l'évènement Hangenberg impacte les classes de tailles P et M.

Le positionnement des classes de taille les unes par rapport aux autres permet de suivre les changements de trajectoires allométriques au cours du temps. Lorsque les classes de taille P ont des valeurs de bgPC1_{NIVCS} plus faibles que les classes de taille G, alors la trajectoire allométrique correspond à un élargissement des plateformes lorsque la taille augmente. On désignera ce type de trajectoire comme « élargissante ». Lorsque c'est l'inverse, la trajectoire allométrique sera désignée comme « amincissante ». L'allométrie est élargissante pendant la seconde partie de la SIE2 et dans le milieu de la SIE3 (zones à conodontes *Si. bransoni* et *Si. duplicata*), le reste du temps elle est amincissante.

Ces changements de trajectoires allométriques, surtout décrits par les changements de valeurs de bgPC1_{NIVCS} des classes P au cours du temps, suggèrent une plus grande variation morphologique des spécimens de la classe P que ceux des autres classes (Figure 8 B). Cette observation est soutenue par les analyses de disparité qui montre que lorsque tout les niveaux de la série synthèse sont pris en compte la disparité des petits spécimens est plus importante

que celle des autres classes de taille (Figure 9). Les analyses de disparité par classes de tailles par séquences inter-événement, montrent que la classe P a une disparité significativement plus élevée que la classe G dans les séquences 1, 2 et 4, et significativement plus élevée que la classe M dans les séquences 1 et 4 (Figure 9).

Les tests de disparité montrent en plus que les séquences 1 et 2 ont une disparité significativement plus élevée que les séquences 3 et 4 (P-value = 0.0001).

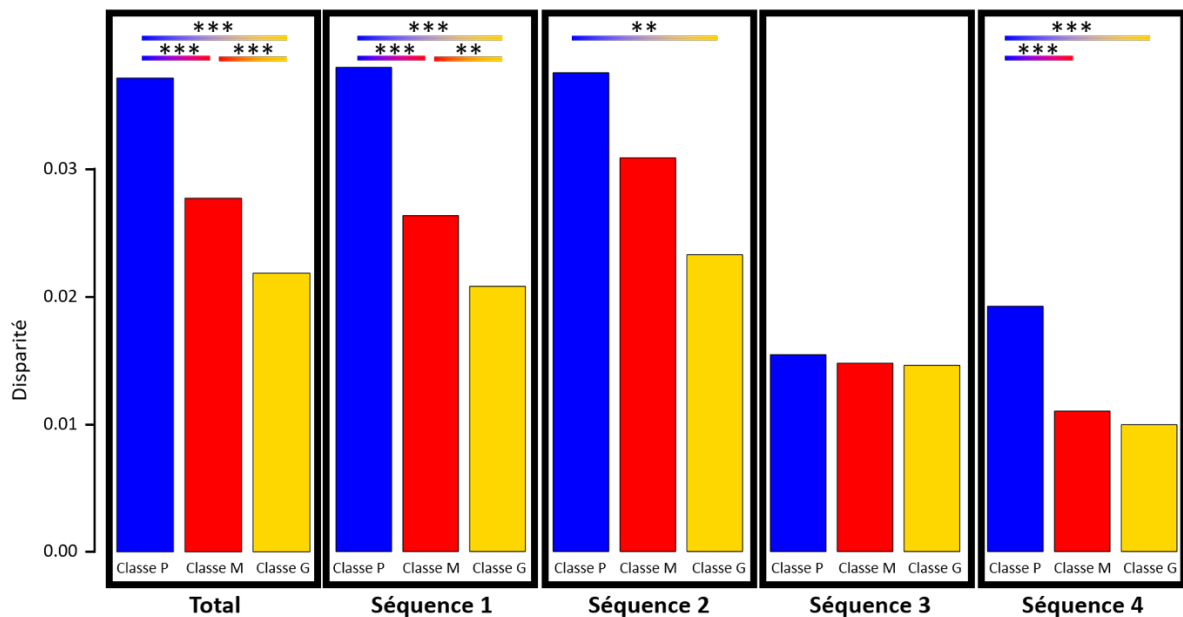


Figure 9. Disparité par classe de taille sur toute la série synthèse et par séquence de niveau. L'analyse sur le total est issu d'une analyse séparée. La différence significative (P-value < 0.01) de disparité entre deux classes est symbolisé par une ligne allant d'une classe à l'autre. Le degré de significativité est indiqué : P-value ≤ 0.001 (***) , P-value < 0.01 (**).

Variations du biofaciès au cours du temps

Afin de tester si les variations de forme au cours du temps étaient corrélées aux variations du biofaciès, une ACP a été effectuée sur les pourcentages de conodontes ($ACP_{\text{Biof.genre}}$) et une ACP a été effectuée sur les regroupements des genres par affinité bathymétrique ($ACP_{\text{Biof.groupe}}$). $PC1_{\text{Biof.genre}}$ (31.01%) et $PC1_{\text{Biof.groupe}}$ (36.44%) ont des signaux similaires sur l'essentiel de la série synthèse, ce qui est appuyé par les tests de corrélation de Pearson ($R^2 = 0.76$, P-value = 0.0001).

Pour le $PC1_{\text{Biof.genre}}$, le premier axe est très corrélé à l'abondance relative de *Palmatolepis*. Le $PC1_{\text{Biof.groupe}}$ est très fortement corrélé à l'abondance relative du groupe *Siphonodella-Palmatolepis*. Dans les deux cas, lorsque la valeur de biofaciès augmente, cela correspond respectivement à une diminution de *Palmatolepis* et du groupe *Palmatolepis-Siphonodella*.

$PC1_{\text{Biof.genre}}$ et $PC1_{\text{Biof.groupe}}$ montrent des variations très prononcées aux moments des événements Kellwasser qui sont marquées par des baisses de l'abondance relative du genre *Palmatolepis* durant les événements. Au cours du Famennien, les deux ACP montrent une même tendance régressive progressive.

La différence entre les deux analyses se fait à partir de l'évènement Hangenberg. $PC1_{\text{Biof.genre}}$ qui est corrélé aux variations du % de *Palmatolepis* ne montre plus aucune variation puisque *Palmatolepis* ne survit pas à l'évènement Hangenberg. Le $PC1_{\text{Biof.groupe}}$ qui est corrélé au groupe *Palmatolepis-Siphonodella*, en revanche, montre une tendance à un approfondissement au sommet de la coupe.

Le $PC1_{\text{Biof.groupe}}$ permettant de suivre les variations bathymétriques aussi bien au Dévonien supérieur qu'au Tournaisien là où $PC1_{\text{Biof.genre}}$ ne le permet pas, c'est lui qui a été retenu pour les comparaisons avec les estimateurs morphologiques.

Tout comme pour le $bgPC1_{\text{NIV}}$ et les $bgPC1_{\text{NIVCS}}$ des classes P et M, un changement important du biofaciès intervient entre les SIE2 et SIE3, ce qui correspond au passage de valeurs négatives à des valeurs positives du $PC1_{\text{Biof.groupe}}$.

Variations temporelles des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ changent au cours du temps. En dehors des événements Kellwasser, le Frasnien est caractérisé par une tendance à la diminution des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$, ce qui correspond à une augmentation de la température.

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ indiquent par la suite des températures élevées jusqu'au dernier niveau ante *annulata* où la température est beaucoup plus basse. Les températures restent ensuite basses jusqu'au dernier niveau avant l'évènement Hangenberg où la température augmente subitement. Les températures restent ensuite basses durant le début du Carbonifères avant d'augmenter pendant les derniers niveaux.

Relations forme-environnement

Les relations entre la forme et l'environnement ont été testées pour la moyenne des formes de chaque niveau et pour la moyenne dans chaque classe de taille sur la série synthèse (Tableau 4). Ces tests de corrélation ont été complétés par des analyses de modèles d'évolution PaleoTS. Le $\delta^{18}\text{O}$ n'étant pas disponible pour tous les niveaux, deux jeux d'analyses ont été effectués, l'un avec le biofaciès et le second avec le biofaciès et le $\delta^{18}\text{O}$. Les modèles PaleoTS indiquent que la forme évolue vers un pic adaptatif aussi bien pour la forme moyenne de chaque niveau que la forme pour chaque classe de taille.

Aucun estimateur de forme n'est significativement corrélé au biofaciès et au $\delta^{18}\text{O}$. La corrélation qui s'approche le plus du seuil de significativité de 0.01 est entre $\text{bgPC1}_{\text{NIVCS}}$ et le $\text{bgPC1}_{\text{Biof.groupe}}$.

Tableau 4. Corrélation entre les variables morphologiques et les paramètres environnementaux. Les relations entre $\text{bgPC1}_{\text{NIV}}$, $\text{bgPC1}_{\text{NIVCS}}$ de la classe P, de la classe M et de la classe G et les variables environnementales ont été testées pour l'ensemble des niveaux. Les P-values et les AICc des GLS avec autocorrélation (GLS_{auto}) sont disponibles. Deux modèles de PaleoTS ont été testés : un premier avec $\text{PC1}_{\text{biof.groupe}}$ en covariable et un second en prenant en compte les $\text{PC1}_{\text{biof.groupe}}$ et les $\delta^{18}\text{O}$. A chaque fois le nombre de niveaux pris en compte dans le modèle est indiqué (N). P-value ≤ 0.001 (***), P-value < 0.01 (**), P-value < 0.05 (*).

	$\text{PC1}_{\text{Biof.groupe}}$			$\delta^{18}\text{O}$			PaleoTS			
	N	AICc	P-value	N	AICc	P-value	N	$\text{PC1}_{\text{Biof.groupe}}$	N	$\text{PC1}_{\text{Biof.groupe}} \& \delta^{18}\text{O}$
$\text{bgPC1}_{\text{NIV}}$	63	251.34	0.3055	49	192.53	*0.0453	63	OU	49	OU
$\text{bgPC1}_{\text{NIVCS}}$ classe P	63	293.85	*0.0175	49	235.01	0.0937	63	OU	49	OU
$\text{bgPC1}_{\text{NIVCS}}$ classe M	63	284.53	0.6973	49	223.45	0.3885	63	OU	49	OU
$\text{bgPC1}_{\text{NIVCS}}$ classe G	63	238.71	0.9000	49	181.26	0.1023	63	OU	49	OU

Afin d'évaluer si les relations forme-environnement étaient différentes entre les périodes séparées par les événements d'anoxie, une série de GLS évaluant les corrélations entre les estimateurs morphologiques et les variables environnementales avec les séquences inter-événements en second facteur a été effectuée.

Les tests montrent que lorsque les séquences inter-événements sont pris en compte, les variations temporelles de morphologies sont corrélées aux variations du biofaciès quelques soient la classe de taille. Les relations entre forme et $\delta^{18}\text{O}$ sont significatives lorsque tous les spécimens sont pris en compte et pour la classe de taille M. L'interaction entre les variables environnementales et les séquences inter-événements n'est significative dans aucun cas. Cela indique que la direction des relations entre forme et environnements ne sont pas significativement différentes entre les séquences inter-événements.

Tableau 5. Corrélation entre variables morphologiques et environnementales en fonction des séquences inter-événements. Les relations entre $\text{bgPC1}_{\text{NIV}}$, $\text{bgPC1}_{\text{NIVCS}}$ des classes P, M et G et les variables environnementales en fonction des séquences inter-événements ont été testées pour l'ensemble des niveaux. Les P-values des relations entre la forme-biofaciès et forme-séquences inter-événements sont fournis ainsi que les P-value de l'interaction entre les variables environnementales et les séquences. L'interaction indique si les relations entre la forme et les variables environnementales sont significativement différente ou non entre les séquences. A chaque fois le nombre de niveaux pris en compte dans le modèle est indiqué (N). P-value ≤ 0.001 (***), P-value < 0.01 (**), P-value < 0.05 (*).

		Relation au biofaciès			Relation au $\delta^{18}\text{O}$			
		N	AICc	P.value	N	AICc	P.value	
		Biofaciès			$\delta^{18}\text{O}$ -			
		:			séquences			
		biofaciès	séquences	séquences	AICc	$\delta^{18}\text{O}$	séquences	s
Total	63	***0.000	***0.000	0.2470	4	***0.000	***0.000	
Classe	63	***0.000	***0.000	0.1075	9	156.95	1	0.1075
P	63	***0.000	***0.000	0.5910	4	199.32	0.4599	1
Classe	63	***0.000	***0.000	0.6680	9	199.32	0.4599	1
M	63	***0.000	***0.000	0.0976	4	187.65	1	*0.0219
Classe	63	***0.000	***0.000	0.1837	9	174.01	*0.0187	1
G	63	***0.000	***0.000	0.3454	4	174.01	*0.0187	1

Discussion

Préférences écologiques et interprétation des biofaciès

Le biofaciès à conodontes est régulièrement utilisé comme estimateur de la bathymétrie sur des périodes courtes (e.g Sandberg, 1976, 1979; Sandberg and Dreesen, 1984). La présente étude se démarque par le fait qu'elle utilise le biofaciès sur un temps très long, en conséquence de quoi plusieurs genres de conodontes apparaissent alors que d'autres disparaissent le long de la série étudiée. Parmi eux, certains genres indicateurs de bathymétrie ne sont pas présents tout au long de la série, comme par exemple *Palmatolepis* et *Icriodus* présents au Dévonien. Ils sont remplacés, en termes de préférences bathymétriques, par les genres *Siphonodella* et *Protognathodus* au Carbonifère. Dans le cadre de la présente analyse, cela entraîne une « redondance écologique » qui affecte l'ACP réalisée sur le biofaciès.

Ici, le $PC1_{\text{Biof.genre}}$ effectué sur les genres de conodontes est très lié à l'abondance relative de *Palmatolepis*, un genre inféodé aux environnements profonds. L'extinction de ce genre, largement dominant au Dévonien supérieur, pendant l'évènement Hangenberg fait que le $PC1_{\text{Biof.genre}}$ ne montre aucune variation bathymétrique dans le Carbonifère.

Or les tendances bathymétriques du Carbonifère du Puech de la Suque déjà décrites (Feist et al., 2020; Girard, 1994) montre que la profondeur augmente, comme indiqué par l'augmentation de l'abondance relative de *Siphonodella*, lui aussi inféodé aux environnements profonds. La mise en place de lydites au sommet de la coupe confirme cette tendance à un approfondissement du début du Carbonifère (Feist et al., 2020). Ces tendances bathymétriques correspondent davantage à celle décrites par $PC1_{\text{Biof.groupe}}$.

Il semble que l'utilisation des biofaciès estimés avec les genres soit efficace sur des séquences courtes sans renouvellement taxonomique majeur comme le montrent les nombreux travaux qui confrontent tendances obtenues avec des biofaciès à conodontes et analyses des microfaciès

(e.g Morrow, 2000; Sandberg, 1976). En revanche le regroupement de genres partageant des préférences bathymétriques similaires semble être une bonne solution pour tenter des interprétations environnementales sur le plus long terme.

Variations de la relation forme-environnement

La question centrale de la présente étude était d'expliquer la divergence des orientations des relations entre la forme des P₁ de *Polygnathus* et le biofaciès entre le Famennien et le Tournaisien. Au Famennien, la relation forme-biofaciès est caractérisé par un élargissement de la plateforme lorsque la profondeur diminue (Renaud et al., 2021) et le Tournaisien où la largeur de la plateforme augmente lorsque la profondeur augmente (voir chapitre 2).

L'analyse de la « série synthèse » montre que la forme et le biofaciès varient de façon concomitante au cours de l'ensemble de la série synthèse et que cette tendance n'est pas différente entre les séquences inter-événements. Lorsque les scores de biofaciès diminuent, i.e. lorsque la profondeur augmente, la largeur de la plateforme a tendance à augmenter et inversement.

Cette relation est interrompue entre les séquences inter-événements 2 et 3, où la plateforme s'élargit beaucoup alors que la profondeur diminue et où s'opère une réorientation des trajectoires allométriques. Et entre les séquences 3 et 4 où la plateforme s'amincit et que le biofaciès diminue.

Ce rapide changement de morphologie important entre les SIE3 et 4, également observé par Renaud et al. (2021), coïncide avec un renouvellement des espèces de *Polygnathus* présentes au Col des Tribes (Girard et al., 2014). Au Col des Tribes, ce remplacement d'espèces se produit au même moment que l'évènement *annulata* et se traduit par une diminution importante du nombre d'espèces ne laissant pratiquement plus que *Polygnathus communis* (Girard et al., 2014; Renaud et al., 2021). Cette chute de diversité spécifique est associé avec le fait que la disparité

des niveaux post *annulata* soit beaucoup plus faible que celles des niveaux ante *annulata*. On peut dès lors conjecturer qu'un remplacement d'espèce de *Polygnathus* a occasionné un changement important des formes en présence. Ce changement se produit en même temps que la profondeur baisse, ce qui n'est pas en accord avec l'orientation de la relation dans les séquences évènements. Toutefois les orientations des relations forme biofaciès ne sont pas différentes entre les séquences inter-évènements. On en déduit que le changement soudain de la composition taxonomique serait à l'origine une nouvelle orientation momentanée de la relation entre la morphologie et le biofaciès.

Au Col des Tribes, ce renouvellement d'espèces coïncide avec l'évènement *annulata* (Girard et al., 2014; Renaud et al., 2021). Néanmoins l'évènement *annulata* n'est associé à aucune crise d'extinction dans la littérature, mais plutôt avec la radiation de certaines espèces d'ammonoïdes (Becker, 1993; Hartenfels and Becker, 2016; House, 1996). Toutefois, certains auteurs ont relevé une absence brève de certaines espèces de conodontes durant l'évènement *annulata*, avant que celles-ci ne réapparaissent un peu plus tard (Hartenfels and Becker, 2016). Une augmentation importante de l'abondance de *Polygnathus communis ca* de l'évènement a toutefois été relevé par certains auteurs (Sandberg and Poole, 1977; Sandberg, 1979).

D'autres coupes ont néanmoins montré comme au Col des Tribes une chute durable du nombre d'espèce de *Polygnathus* suite à l'évènement *annulata* tel que Buschteich en Allemagne (Girard et al., 2017), Monte Taccu en Sardaigne (Mossoni, 2015) et la formation Vidrieros en Espagne (Sanz-López et al., 1999) (Figure 1 A).

Les coupes du Col des Tribes, de Buschteich et de Monte Taccu montrent des biofaciès similaires, avec notamment une baisse significative de l'abondance de *Palmatolepis* suite à l'évènement *annulata*, suivie d'une ré-augmentation de l'abondance de *Palmatolepis* au cours de la zone à conodontes *Pa. gracilis expansa*. A Buschteich, les conditions environnementales

restent globalement stables en raison de conditions tectoniques particulières (Girard, 2017), mais la diminution du niveau marin dans la plupart des localités de la Prototéthys a probablement réduit les niches des taxons d'eau profondes et affecté les faunes qu'elles que soient leur préférences écologiques.

Relation entre forme et biofaciès

Quelle que soit la séquence inter-événements de la série synthèse (Fig. 9), les petits spécimens montrent une plus grande disparité que les autres classes de taille. Cela s'explique par le fait que la forme des petits est celle qui varie le plus dans l'espace morphologique au cours du temps, alors qu'au contraire la forme des grands *Polygnathus* est très stable (Figure 8) ce qui rappelle ce qui a été observé durant les chapitres précédents (voir chapitre 1 et 2). On suppose que les éléments P₁ de certains conodontes, comme les *Polygnathus*, jouaient un rôle dans la comminution des particules alimentaires en entrant en occlusion, de façon similaire aux molaires des mammifères (Donoghue and Purnell, 1999; Martinez-Pérez et al., 2016, 2014). Or, la morphologie des structures en lien avec la digestion mécanique, telles que les dents, est fortement liée à des impératifs d'occlusion et de régime alimentaire (D'Amore, 2015; Davis, 2011; Frédérick and Vandewalle, 2011; Polly, 2015; Smits and Evans, 2012).

Si on ignore avec certitude ce que mangeaient les conodontes, des travaux précédents ont montré que les compositions en isotope du Calcium des éléments de conodontes les positionent comme consommateurs primaires, occupant une niche de zooplanktivore-piscivore primaire (Balter et al., 2019). D'autres études ont mis en évidence que le régime alimentaire pouvait varier au cours de l'ontogénie des conodontes (Shirley et al., 2018, Terrill et al. 2022). De précédentes observations ont mis en évidence que la taille des proies ingérables chez les poissons était limitée par la taille du consommateur (Schmitt and Holbrook, 1984; Wainwright and Richard, 1995). S'il en allait de même pour les conodontes, le zooplankton devaient occuper une plus grande fraction du régime alimentaire des petits spécimens, du fait de leur

taille, que celui des grands. Bien que le biofaciès soit un estimateur de la profondeur, il est peu probable que la morphologie des éléments buccaux de *Polygnathus* soit directement impactée par les variations bathymétriques. En revanche la composition du zooplankton varie en fonction de plusieurs facteurs, dont la bathymétrie (Fernández de Puellas et al., 2019; Kodama et al., 2018).

Si les petits *Polygnathus* mangeaient plus de zooplankton que les adultes, du fait de leur taille, il est possible qu'il en allait de même pour les petits spécimens des autres genres de conodontes. Cela est conforté par le fait que chez les poissons actuels, quel que soit le taxon, les larves des poissons se nourrissent majoritairement de zooplankton, avant que leur régime alimentaire ne se diversifie au cours de l'ontogénie, aboutissant à des positions trophiques différentes entre les taxons (Nunn et al., 2012).

Il serait donc possible que les petits conodontes soient plus en compétition entre eux que ne l'étaient leurs versions adultes. La corrélation de la forme des petits *Polygnathus* avec le biofaciès au cours du temps pourrait donc être à la fois due à une variation de la composition de leur source de nourriture et de la variation de la compétition en fonction de la bathymétrie.

La forme peu diversifiée des grands *Polygnathus* suggère au contraire un régime alimentaire plus contraint, ayant peu changé au cours du temps et en fonction du biofaciès. Cela peut éventuellement être interprété comme un régime alimentaire plus spécialisé (Frédérich and Vandewalle, 2011) et qui pourrait être associé à une réduction de la compétition entre les genres de *Polygnathus*. Ce dernier point est soutenu par des études précédentes qui ont tendu à montrer une partition trophique entre différents genres de conodontes (Assemat et al., 2023; Terrill et al., 2022).

Conclusions

La présente étude, en regroupant les *Polygnathus* de plusieurs coupes datant du Dévonien supérieur et du Carbonifère inférieur, a cherché à déterminer si les relations entre la forme des P_1 de *Polygnathus* et les variations environnementales changeaient dans la période allant du Frasnien supérieur au Dévonien. Il résulte de cette étude que 1) les évènements d'anoxie tels que *annulata* peuvent affecter momentanément les orientations de relation forme-biofaciès des *Polygnathus*, 2) les orientations de relation forme-biofaciès ne sont toutefois pas différentes entre les espèces de *Polygnathus* sur le plus long terme, 3) La relation forme-biofaciès n'est pas toujours portée par les variations de formes des petits spécimens.

La convergence des trajectoires allométriques au cours de l'ontogénie semble être une caractéristique de *Polygnathus*, tout comme le facteur environnemental qui influence le plus *Polygnathus* semble être principalement la bathymétrie.

Références bibliographiques

- Adams, D.C., Otárola-Castillo, E., 2013. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 393–399. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12035>
- Assemat, A., Thiery, G., Lieffroy, T., Girard, C., 2023. Shape diversity in conodont elements, a quantitative study using 3D topography. *Marine Micropaleontology* 184, 102292. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2023.102292>
- Atkinson, D., 1994. Temperature and organism size—A biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1. Res. 25.
- Balter, V., Martin, J.E., Tacail, T., Suan, G., Renaud, S., Girard, C., 2019. Calcium stable isotopes place Devonian conodonts as first level consumers. *Geochemical Perspectives Letters* 36–39. <https://doi.org/10.7185/geochemlet.1912>
- Balter, V., Renaud, S., Girard, C., Joachimski, M., 2008. Record of climate-driven morphological changes in 376 Ma Devonian fossils. *Geology*.
- Becker, R., 1993. Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to Lowermost Carboniferous global ammonoid diversity, in: *The Ammonoidea: Environment, Ecology, and Evolutionary Change*. pp. 105–164.
- Becker, R.T., Kaiser, S.I., Aretz, M., 2016. Review of chrono-, litho- and biostratigraphy across the global Hangenberg Crisis and Devonian–Carboniferous Boundary. *SP 423*, 355–386. <https://doi.org/10.1144/SP423.10>
- Bergmann, C., 1847. *Über die Verhältnisse der warmeökonomie der Thiere zu über Grosso*. *Gottinger studien* 3, 595–708.

- Bond, D.P.G., Wignall, P.B., 2008. The role of sea-level change and marine anoxia in the Frasnian–Famennian (Late Devonian) mass extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 263, 107–118. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.02.015>
- Corradini, C., Spalletta, C., Mossoni, A., Matyja, H., Over, D.J., 2017. Conodonts across the Devonian/Carboniferous boundary: a review and implication for the redefinition of the boundary and a proposal for an updated conodont zonation. *Geological Magazine* 154, 888–902. <https://doi.org/10.1017/S001675681600039X>
- D’Amore, D.C., 2015. Illustrating ontogenetic change in the dentition of the Nile monitor lizard, *Varanus niloticus*: a case study in the application of geometric morphometric methods for the quantification of shape–size heterodonty. *Journal of Anatomy* 226, 403–419. <https://doi.org/10.1111/joa.12293>
- Davis, B.M., 2011. Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the “Dual-Origin” hypothesis. *J Mammal Evol* 18, 227–244. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9168-8>
- Donoghue, P.C.J., Purnell, M.A., 1999. Mammal-like occlusion in conodonts. *Paleobiology* 25, 58–74. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(1999\)025<0058:MOIC>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(1999)025<0058:MOIC>2.3.CO;2)
- Dopieralska, J., Belka, Z., Walczak, A., 2016. Nd isotope composition of conodonts: An accurate proxy of sea-level fluctuations. *Gondwana Research* 34, 284–295. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2015.02.022>
- Dreesen, R., Houleberghs, E., 1980. Evolutionary trends of Famennian icriodids in the Dinant and Vesdre basins (conodonts, Belgian Upper Devonian). *Annales de la Société géologique de Belgique*.
- Druce, E.C., 1969. Devonian and Carboniferous conodonts from the Bonaparte Gulf Basin, northern Australia, and their use in international correlation. Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics.
- Feist, R., Cornée, J.-J., Corradini, C., Hartenfels, S., Aretz, M., Girard, C., 2020. The Devonian–Carboniferous boundary in the stratotype area (SE Montagne Noire, France). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 101, 295–311. <https://doi.org/10.1007/s12549-019-00402-6>
- Fernández de Puellas, M.L., Gazá, M., Cabanellas-Reboredo, M., Santandreu, M. del M., Irigoien, X., González-Gordillo, J.I., Duarte, C.M., Hernández-León, S., 2019. Zooplankton Abundance and Diversity in the Tropical and Subtropical Ocean. *Diversity* 11, 203. <https://doi.org/10.3390/d11110203>
- Franke, W., Cocks, L., 2017. The Palaeozoic Variscan oceans revisited. *Gondwana Research* 48. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2017.03.005>
- Franke, W., Cocks, L.R.M., Torsvik, T.H., 2017. The Palaeozoic Variscan oceans revisited. *Gondwana Research* 48, 257–284. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2017.03.005>
- Frédérich, B., Vandewalle, P., 2011. Bipartite life cycle of coral reef fishes promotes increasing shape disparity of the head skeleton during ontogeny: an example from damselfishes (*Pomacentridae*). *BMC Evol Biol* 11, 82. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-82>
- Girard, C., 2017. Conodont biostratigraphy and palaeoenvironmental trends during the Famennian (Late Devonian) in the Thuringian Buschteich section (Germany). *Newsletters on Stratigraphy* 50, 71–89.
- Girard, C., 1994. Conodont biofacies and event stratigraphy across the D/C boundary in the stratotype area (Montagne Noire, France). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 168, 299–309.
- Girard, C., Charruault, A.-L., Dufour, A.-B., Renaud, S., 2023. Conodont size in time and space: Beyond the temperature-size rule. *Marine Micropaleontology* 184, 102291. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2023.102291>

- Girard, C., Cornée, J.-J., Charruault, A.-L., Corradini, C., Weyer, D., Bartzsch, K., Joachimski, M., Feist, R., 2017. Conodont biostratigraphy and palaeoenvironmental trends during the Famennian (Late Devonian) in the Thuringian Buschteich section (Germany). *nos* 50, 71–89. <https://doi.org/10.1127/nos/2016/0318>
- Girard, C., Cornée, J.-J., Corradini, C., Fravallo, A., Feist, R., 2014. Paleoenvironmental changes at Col des Tribes (Montagne Noire, France), a reference section for the Famennian of north Gondwana-related areas. *Geological Magazine* 151, 864–884.
- Girard, C., Cornée, J.-J., Joachimski, M.M., Charruault, A.-L., Dufour, A.-B., Renaud, S., 2020. Paleogeographic differences in temperature, water depth and conodont biofacies during the Late Devonian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Global Events impacting Conodont evolution* 549, 108852. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.06.046>
- Girard, C., Feist, R., 1997. Eustatic trends in conodont diversity across the Frasnian–Famennian boundary in the stratotype area, Montagne Noire, Southern France. *Lethaia* 29, 329–337. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1996.tb01668.x>
- Girard, C., Renaud, S., 2012. Disparity changes in 370 Ma Devonian fossils: the signature of ecological dynamics? *PloS one* 7, e36230. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036230>
- Girard, C., Renaud, S., 2008. Disentangling allometry and response to Kellwasser anoxic events in the Late Devonian conodont genus *Ancyrodella*. *Lethaia* 41, 383–394. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2008.00095.x>
- Girard, C., Renaud, S., 2007. Quantitative conodont-based approaches for correlation of the Late Devonian Kellwasser anoxic events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 250, 114–125. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.03.007>
- Girard, C., Renaud, S., 1996. Size variation in conodonts in response to the Upper Kellwasser crisis (Upper Devonian of the Montagne Noire France). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Serie II. Sciences de la Terre et des Planetes* 323, 435–442.
- Girard, C., Renaud, S., Sérayet, A., 2004. Morphological variation of *Palmatolepis* Devonian conodonts: species versus genus. *Comptes Rendus Palevol* 3, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2003.09.008>
- Hart, R.C., Bychek, E.A., 2011. Body size in freshwater planktonic crustaceans: an overview of extrinsic determinants and modifying influences of biotic interactions. *Hydrobiologia* 668, 61–108. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0400-y>
- Hartenfels, S., Becker, R., 2009. The Global Dasberg Crisis - Implications for Famennian Eustasy and Chronostratigraphy. *Palaeontographica Americana* 63.
- Hartenfels, S., Becker, R.T., 2016. The global Annulata Events: review and new data from the Rheris Basin (northern Tafilalt) of SE Morocco. *Geological Society, London, Special Publications* 423, 291–354. <https://doi.org/10.1144/SP423.14>
- Horne, C.R., Hirst, A.G., Atkinson, D., 2017. Seasonal body size reductions with warming covary with major body size gradients in arthropod species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284, 20170238. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0238>
- Horne, C.R., Hirst, Andrew.G., Atkinson, D., 2015. Temperature-size responses match latitudinal-size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial species. *Ecology Letters* 18, 327–335. <https://doi.org/10.1111/ele.12413>
- House, M.R., 1996. Juvenile goniatite survival strategies following Devonian extinction events. *Geological Society, London, Special Publications* 102, 163–185. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.1996.001.01.12>
- Hunt, G., 2006. Fitting and comparing models of phyletic evolution: random walks and beyond. *Paleobiology* 32, 23. <https://doi.org/10.1666/05070.1>

- Hunt, G., Carrano, M., 2010. Models and methods for analyzing phenotypic evolution in lineages and clades, in: *Quantitative Methods in Paleobiology*. pp. 245–279.
- Huston, M.A., Wolverson, S., 2011. Regulation of animal size by eNPP, Bergmann’s rule and related phenomena. *Ecological Monographs* 81, 349–405. <https://doi.org/10.1890/10-1523.1>
- Joachimski, M.M., Buggisch, W., 2002. Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology* 30, 711–714. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0711:CAOSIC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0711:CAOSIC>2.0.CO;2)
- Joachimski, M.M., Ostertag-Henning, C., Pancost, R.D., Strauss, H., Freeman, K.H., Littke, R., Sinninghe Damsté, J.S., Racki, G., 2001. Water column anoxia, enhanced productivity and concomitant changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{34}\text{S}$ across the Frasnian–Famennian boundary (Kowala — Holy Cross Mountains/Poland). *Chemical Geology, Response of the Oceanic / Atmospheric Systems to Past Global Changes* 175, 109–131. [https://doi.org/10.1016/S0009-2541\(00\)00365-X](https://doi.org/10.1016/S0009-2541(00)00365-X)
- Klapper, G., Barrick, J.E., 1978. Conodont ecology: pelagic versus benthic. *Lethaia* 11, 15–23. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1978.tb01212.x>
- Klapper, G., Feist, R., Becker, R., House, M., 1993. Definition of the Frasnian-Famennian stage boundary. *Episodes* 16, 433–441. <https://doi.org/10.18814/epiiugs/1993/v16i4/003>
- Kodama, T., Wagawa, T., Iguchi, N., Takada, Y., Takahashi, T., Fukudome, K.-I., Morimoto, H., Goto, T., 2018. Spatial variations in zooplankton community structure along the Japanese coastline in the Japan Sea: influence of the coastal current. *Ocean Science* 14, 355–369. <https://doi.org/10.5194/os-14-355-2018>
- Lethiers, F., Feist, R., 1991. La crise des ostracodes benthiques au passage Frasnien-Famennien de Coumiac (Montagne Noire, France méridionale). *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences* 312, 1057–1063.
- Martinez-Pérez, C., Plasencia, P., Jones, D., Kolar-Jurkovšek, T., Sha, J., Botella, H., Donoghue, P., 2014. There is no general model for occlusal kinematics in conodonts. *Lethaia*. <https://doi.org/10.1111/let.12080>
- Martinez-Pérez, C., Rayfield, E., Botella, H., Donoghue, P., 2016. Translating taxonomy into the evolution of conodont feeding ecology. *Geology* 44, 247–250. <https://doi.org/10.1130/G37547.1>
- Morrow, J.R., 2000. Shelf-to-Basin lithofacies and conodont paleoecology across Frasnian-Famennian (F-F, mid-Late Devonian) boundary, Central Great Basin (Western U.S.A.). *CFS Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 219, 1–57.
- Mossoni, A., 2015. Selected Famennian (Late Devonian) events (Condroz, Annulata, Hangenberg) in Sardinia and in the Carnic Alps: conodont biostratigraphy, magnetic susceptibility and geochemistry.
- Nesme, F., Girard, C., Cornée, J.-J., Joachimski, M., Corradini, C., Renaud, S., in prep [Chapitre 2]. Environmental variations modulate allometric trajectories in unornamented Carboniferous *Polygnathus* conodonts (in prep.).
- Nesme, F., Girard, C., Corradini, C., Renaud, S., 2025. Convergent allometric trajectories in Devonian – Carboniferous unornamented *Polygnathus* conodonts. *Acta Palaeontologica Polonica*. <https://doi.org/10.4202/app.01198.2024>
- Nunn, A.D., Tewson, L.H., Cowx, I.G., 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Rev Fish Biol Fisheries* 22, 377–408. <https://doi.org/10.1007/s11160-011-9240-8>
- Percival, L.M.E., Bond, D.P.G., Rakociński, M., Marynowski, L., Hood, A. v. S., Adatte, T., Spangenberg, J.E., Föllmi, K.B., 2020. Phosphorus-cycle disturbances during the Late Devonian anoxic events. *Global and Planetary Change* 184, 103070. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.103070>

- Pinheiro, J., Bates, D., R Core Team, 2024. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.nlme>
- Polly, P.D., 2015. Gene networks, occlusal clocks, and functional patches: new understanding of pattern and process in the evolution of the dentition. *Odontology* 103, 117–125. <https://doi.org/10.1007/s10266-015-0208-3>
- Preat, A., Mamet, B., Devleeschouwer, X., 1998. Sedimentologie du stratotype de la limite Frasnien-Famennien (Coumiac, Montagne Noire, France). *Bulletin de la Société Géologique de France* 169, 331–342.
- Pujol, F., Berner, Z., Stüben, D., 2006. Palaeoenvironmental changes at the Frasnian/Famennian boundary in key European sections: Chemostratigraphic constraints. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Evolution of the System Earth in the Late Palaeozoic: Clues from Sedimentary Geochemistry* 240, 120–145. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.055>
- R core Team, R., 2020. A language and environment for statistical computing. *Computing* 1. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3097:CFHIWS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3097:CFHIWS]2.0.CO;2)
- Renaud, S., Ecalte, B., Claisse, P., Charruault, A.-L., Ledevin, R., Girard, C., 2021. Patterns of bilateral asymmetry and allometry in Late Devonian *Polygnathus* conodonts. *Palaeontology* 64, 137–159. <https://doi.org/10.1111/pala.12513>
- Renaud, S., Girard, C., 1999. Strategies of survival during extreme environmental perturbations: evolution of conodonts in response to the Kellwasser crisis (Upper Devonian). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 146, 19–32. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00138-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00138-2)
- Rollinson, N., Rowe, L., 2018. Temperature-dependent oxygen limitation and the rise of Bergmann's rule in species with aquatic respiration. *Evolution* 72, 977–988. <https://doi.org/10.1111/evo.13458>
- Sandberg, C., 1976. Conodont biofacies of Late Devonian *Polygnathus styriacus* Zone in western United States. *Geological Association of Canada - Special Paper* 15, 171–186.
- Sandberg, C., Dreesen, R., 1984. Late Devonian icriodontid biofacies models and alternate shallow-water conodont zonation. *Special Paper of the Geological Society of America* 196, 143–178.
- Sandberg, C., Poole, F.G., 1977. Conodont biostratigraphy and depositional complexes of Upper Devonian cratonic-platform and continental-shelf rocks in the western United States 4, 144–182.
- Sandberg, C.A., 1979. Devonian and Lower Mississippian conodont zonation of the Great basin and Rocky Mountains. *Brigham Young University Geology Studies* 26, 87–105.
- Sanz-López, J., García-López, S., Montesinos, J., Arbizu, M., 1999. Biostratigraphy and sedimentation of the Vidrieros Formation (middle Famennian–lower Tournaisian) in the Gildar-Montó unit (northwest Spain). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 37, 393–406.
- Schlager, S., 2017. Chapter 9 Morpho and Rvcg – Shape Analysis in R R-Packages for Geometric Morphometrics, Shape Analysis and Surface Manipulations, in: *Statistical Shape and Deformation Analysis*. pp. 217–256. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-810493-4.00011-0>
- Schmitt, R.J., Holbrook, S.J., 1984. Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia* 63, 6–12. <https://doi.org/10.1007/BF00379778>
- Seddon, G., Sweet, W.C., 1971. An ecologic model for conodonts. *Journal of Paleontology* 45, 869–880.
- Shirley, B., Grohganz, M., Bestmann, M., Jarochovska, E., 2018. Wear, tear and systematic repair: testing models of growth dynamics in conodonts with high-resolution imaging.

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 285, 20181614. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1614>
- Smits, P.D., Evans, A.R., 2012. Functional constraints on tooth morphology in carnivorous mammals. *BMC Evol Biol* 12, 146. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-146>
- Spalletta, C., Perri, M.C., Over, D., Corradini, C., 2017. Famennian (Upper Devonian) conodont zonation: revised global standard. *Bulletin of Geosciences* 92, 31–57. <https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1623>
- Streelman, J.T., Webb, J.F., Albertson, R.C., Kocher, T.D., 2003. The cusp of evolution and development: a model of cichlid tooth shape diversity. *Evolution & Development* 5, 600–608. <https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2003.03065.x>
- Terrill, D.F., Jarochowska, E., Henderson, C.M., Shirley, B., Bremer, O., 2022. Sr/Ca and Ba/Ca ratios support trophic partitioning within a Silurian conodont community from Gotland, Sweden. *Paleobiology* 48, 601–621. <https://doi.org/10.1017/pab.2022.9>
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.-B., Siberchicot, A., Jombart, T., Pavoine, S., 2018. Multivariate analysis of ecological data with ade4. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1>
- Wacker, A., Von Elert, E., 2003. Food quality controls reproduction of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Oecologia* 135, 332–338. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1208-5>
- Wainwright, P.C., Richard, B.A., 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environ Biol Fish* 44, 97–113. <https://doi.org/10.1007/BF00005909>
- Walliser, O.H., 1996. Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: results of the international interdisciplinary cooperation in the IGCP-Project 216 “Global Biological Events in Earth History.” Springer, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-79634-0>
- Ward-Campbell, B.M.S., Beamish, F.W.H., Kongchaiya, C., 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *Journal of Fish Biology* 67, 1266–1279. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2005.00821.x>
- Ziegler, W., Sandberg, C., 1990. The Late Devonian Standard Conodont Zonation, Courier Forschungsinstitut Senckenberg.
- Ziegler, W., Sandberg, C., 1984. *Palmatolepis*-based revision of upper part of standard Late Devonian conodont zonation 196, 179–194. <https://doi.org/10.1130/SPE196-p179>

Tableaux supplémentaires

Tableau supplémentaires 1 : Comparaison des modèles d'évolution pour la morphologie moyenne de chaque niveau, estimée par bgPC1_{NIV}, et le PC1_{Biof.groupe} en covariables.

Tableau supplémentaires 2-4 : Comparaison des modèles d'évolution pour la morphologie moyenne de chaque classe de taille, estimée par bgPC1_{NIVCS}, et le PC1_{Biof.groupe} en covariables.

Tableau supplémentaires 5 : Comparaison des modèles d'évolution pour la morphologie moyenne de chaque niveau, estimée par bgPC1_{NIV}, et le PC1_{Biof.groupe} et $\delta^{18}\text{O}$ en covariables.

Tableau supplémentaires 6-8 : Comparaison des modèles d'évolution pour la morphologie moyenne de chaque classe de taille, estimée par bgPC1_{NIVCS}, et le PC1_{Biof.groupe} et $\delta^{18}\text{O}$ en covariables.

Tableau 1. Comparaison des modèles d'évolution pour les 63 valeurs de bgPC1_{NIV} pour lesquelles les données de biofaciès étaient disponibles. La covariable environnementale est le PC1_{Biof.groupe}. logL = log likelihood du modèle, K = nombre de paramètres du modèle, AICc = Critère d'information d'Akaike corrigé, dAICc = différence entre les scores d'AICc et le meilleur score d'AICc et Akaike.wt : poids de l'Akaike, qui correspond à la proportion du montant total du pouvoir de prédiction.

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	-133.152847	3	272.712473	8.16182988	0.016
URW	-133.211036	2	270.622071	6.07142766	0.045
StrictStasis	-2191.0368	1	4384.13917	4119.58853	0
OU	-127.930494	4	264.550643	0	0.939
PC1 _{Biof.groupe}	-143.049354	3	292.505487	27.9548438	0

Tableau 2. Comparaison des modèles d'évolution pour les 63 valeurs de bgPC1_{NIV} des classes P pour lesquelles les données de biofaciès étaient disponibles. La covariable environnementale est le PC1_{Biof.groupe}. logL = log likelihood du modèle, K = nombre de paramètres du modèle, AICc = Critère d'information d'Akaike corrigé, dAICc = différence entre les scores d'AICc et le meilleur score d'AICc et Akaike.wt : poids de l'Akaike, qui correspond à la proportion du montant total du pouvoir de prédiction.

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	-147.821353	3	302.049485	3.20668444	0.115
URW	-147.929995	2	300.059989	1.21718851	0.312
StrictStasis	-971.54803	1	1945.16163	1646.31883	0
OU	-145.076573	4	298.842801	0	0.573
PC1 _{Biof.groupe}	-162.023547	3	330.453874	31.6110732	0

Tableau 3. Comparaison des modèles d'évolution pour les 63 valeurs de bgPC1_{NIV} des classes M pour lesquelles les données de biofaciès étaient disponible. La covariable environnementale est le PC1_{Biof.groupe}. logL = log likelihood du modèle, K = nombre de paramètres du modèle, AICc = Critère d'information d'Akaike corrigé, dAICc = différence entre les scores d'AICc et le meilleur score d'AICc et Akaike.wt : poids de l'Akaike, qui correspond à la proportion du montant total du pouvoir de prédiction.

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	-158.864055	3	324.134889	21.4331899	0
URW	-158.887508	2	321.975017	19.2733174	0
StrictStasis	-1523.1033	1	3048.27217	2745.57047	0
OU	-147.006022	4	302.701699	0	0.951
PC1 _{Biof.groupe}	-151.106879	3	308.620538	5.91883912	0.049

Tableau 4. Comparaison des modèles d'évolution pour les 63 valeurs de bgPC1_{NIV} des classes G pour lesquelles les données de biofaciès étaient disponible. La covariable environnementale est le PC1_{Biof.groupe}. logL = log likelihood du modèle, K = nombre de paramètres du modèle, AICc = Critère d'information d'Akaike corrigé, dAICc = différence entre les scores d'AICc et le meilleur score d'AICc et Akaike.wt : poids de l'Akaike, qui correspond à la proportion du montant total du pouvoir de prédiction.

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	-110.119199	3	226.645177	3.09358123	0.117
URW	-110.17459	2	224.54918	0.9975835	0.334
StrictStasis	-1290.89318	1	2583.85194	2360.30034	0
OU	-107.430971	4	223.551596	0	0.549
PC1 _{Biof.groupe}	-137.577141	3	281.561061	58.0094649	0

Tableau 5. Comparaison des modèles d'évolution pour les 49 valeurs de bgPC1_{NIV} pour lesquelles les données de $\delta^{18}\text{O}$ étaient disponible. Les covariables environnementales sont le PC1_{Biof.groupe} et le $\delta^{18}\text{O}$. logL = log likelihood du modèle, K = nombre de paramètres du modèle, AICc = Critère d'information d'Akaike corrigé, dAICc = différence entre les scores d'AICc et le meilleur score d'AICc et Akaike.wt : poids de l'Akaike, qui correspond à la proportion du montant total du pouvoir de prédiction.

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	-105.819966	3	218.173264	7.97646192	0.017
URW	-105.877794	2	216.016457	5.81965497	0.051
StrictStasis	-1964.39611	1	3930.87732	3720.68052	0
OU	-100.643856	4	210.196802	0	0.932
PC1 _{Biof.groupe}	-110.865838	3	228.265009	18.0682067	0
$\delta^{18}\text{O}$	-117.494384	3	241.522102	31.3252998	0

Tableau 6. Comparaison des modèles d'évolution pour les 49 valeurs de bgPC1_{NIVCS} des classes P pour lesquelles les données de $\delta^{18}\text{O}$ étaient disponibles. Les covariables environnementales sont le PC1_{Biof.groupe} et le $\delta^{18}\text{O}$. logL = log likelihood du modèle, K = nombre de paramètres du modèle, AICc = Critère d'information d'Akaike corrigé, dAICc = différence entre les scores d'AICc et le meilleur score d'AICc et Akaike.wt : poids de l'Akaike, qui correspond à la proportion du montant total du pouvoir de prédiction.

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	-119.929849	3	246.39303	4.28033754	0.081
URW	-120.025508	2	244.311885	2.1991925	0.229
StrictStasis	-832.523027	1	1667.13116	1425.01847	0
OU	-116.601801	4	242.112693	0	0.689
PC1 _{Biof.groupe}	-124.843629	3	256.220592	14.107899	0.001
$\delta^{18}\text{O}$	-132.134118	3	270.801569	28.6888758	0

Tableau 7. Comparaison des modèles d'évolution pour les 49 valeurs de bgPC1_{NIVCS} des classes M pour lesquelles les données de $\delta^{18}\text{O}$ étaient disponibles. Les covariables environnementales sont le PC1_{Biof.groupe} et le $\delta^{18}\text{O}$. logL = log likelihood du modèle, K = nombre de paramètres du modèle, AICc = Critère d'information d'Akaike corrigé, dAICc = différence entre les scores d'AICc et le meilleur score d'AICc et Akaike.wt : poids de l'Akaike, qui correspond à la proportion du montant total du pouvoir de prédiction.

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	-124.171991	3	254.877315	19.1602363	0
URW	-124.197187	2	252.655243	16.9381644	0
StrictStasis	-1366.11893	1	2734.32296	2498.60588	0
OU	-113.403994	4	235.717079	0	0.934
PC1 _{Biof.groupe}	-117.381399	3	241.296131	5.57905222	0.057
$\delta^{18}\text{O}$	-119.373978	3	245.281289	9.56420987	0.008

Tableau 8. Comparaison des modèles d'évolutions pour les 49 valeurs de bgPC1_{NIVCS} des classes G pour lesquelles les données de $\delta^{18}\text{O}$ étaient disponibles. Les covariables environnementales sont le PC1_{Biof.groupe} et le $\delta^{18}\text{O}$. logL = log likelihood du modèle, K = nombre de paramètres du modèle, AICc = Critère d'information d'Akaike corrigé, dAICc = différence entre les scores d'AICc et le meilleur score d'AICc et Akaike.wt : poids de l'Akaike, qui correspond à la proportion du montant total du pouvoir de prédiction.

	logL	K	AICc	dAICc	Akaike.wt
GRW	-86.0466449	3	178.626623	2.73502999	0.127
URW	-86.0990395	2	176.458949	0.56735547	0.375
StrictStasis	-1222.14783	1	2446.38077	2270.48918	0
OU	-83.4912511	4	175.891593	0	0.498
PC1 _{Biof.groupe}	-108.35724	3	223.247813	47.3562202	0
$\delta^{18}\text{O}$	-113.191145	3	232.915623	57.0240294	0

Conclusions et perspectives

Au cours des travaux présentés dans cette thèse, la morphologie des éléments P₁ de *Polygnathus* de la fin du Dévonien et du début du Carbonifère a été caractérisée. Les hypothèses testées étaient 1) l'ontogénie explique tout ou partie des changements morphologiques de l'élément P₁, 2) il existe un patron d'asymétrie stable au cours du temps, 3) les changements de morphologie de l'élément P₁ au cours du temps sont associés aux variations environnementales et 4) des conditions environnementales exceptionnelles, telles que celles associées à des événements d'anoxie, peuvent induire des modifications de la morphologie des éléments P₁ de *Polygnathus*.

Convergence des trajectoires allométriques

Il est apparu que la morphologie des *Polygnathus* change beaucoup au cours de l'ontogénie (chapitres 1-2-3). La forme des grands spécimens est très similaire entre les niveaux étudiés, tandis que la forme des petits spécimens change beaucoup. Cette variation plus importante des petits spécimens indique que les formes convergent vers une forme adulte commune lors de la croissance ce qui implique des changements de trajectoires allométriques au cours du temps. Ce changement de morphologie au cours de l'ontogénie est possiblement associé à des changements de régime alimentaire au cours des temps géologiques. Ces observations vont dans le sens de précédents travaux qui avaient mis en évidence sur la base de l'étude de l'histologie (Shirley et al., 2018) et d'analyses géochimiques (Terrill et al., 2022) que les conodontes juvéniles et adultes avaient des régimes alimentaires distincts.

Cependant de telles études n'ont pas encore été réalisées sur le genre *Polygnathus*. L'application de ces méthodes à *Polygnathus* pourrait permettre d'évaluer comment les changements morphologiques au cours de l'ontogénie sont liés à des variations de régime alimentaire au cours de l'ontogénie chez *Polygnathus*.

Patron d'asymétrie commun

Malgré ces changements morphologiques, le patron d'asymétrie bilatérale entre éléments dextres et éléments senestres reste stable au cours des périodes de temps étudiées et de l'ontogénie. Cette asymétrie oppose éléments dextres, avec un point d'insertion caudal décalé dorsalement et aboralement aux éléments senestres qui ont un point d'insertion caudal décalé ventralement et oralement. Les éléments senestres étant supposés glisser leur lame libre derrière la lame libre de l'élément dextre (Purnell, 1995; Purnell and Donoghue, 1997; Purnell and von Bitter, 1992), ce décalage des points d'insertion facilite l'accueil de la lame libre de l'élément opposé et jouerait par conséquent un rôle dans l'occlusion (Renaud et al., 2021). Cependant, certaines morphologies de *Polygnathus* sont caractérisées par une plateforme très asymétrique, un des côtés de la plateforme étant beaucoup plus développé que l'autre. Il serait donc possible que ces morphologies soient caractérisées par un patron d'asymétrie différent et / ou par un autre patron occlusal. Il serait donc nécessaire de caractériser les patrons d'asymétrie de ces morphologies pour élucider si le patron d'asymétrie observé ici est caractéristique ou non du genre *Polygnathus*.

Relations entre morphologie et environnement

Les variations de la morphologie des spécimens les plus petits le long des niveaux stratigraphiques paraissent être en lien avec les variations du biofaciès à conodonte. Celui-ci, en étant basé sur l'abondance relative des différents genres de conodontes, qui ont des préférences bathymétriques différentes, est un estimateur des variations du niveau marin. Lorsque la profondeur du milieu dans lequel évolue l'animal conodonte augmente, les plateformes des petits *Polygnathus* s'élargissent, tandis que lorsque la profondeur du milieu de vie diminue, les plateformes de leur éléments P₁ s'amincissent. Cette relation est interrompue lors de l'intervalle contenant *annulata*, où la plateforme s'élargit alors que la profondeur diminue. Cela laisse supposer que les changements environnementaux associés aux épisodes

d'anoxie peuvent changer momentanément la relation entre la forme et la bathymétrie. Cette orientation de la relation forme-bathymétrie semble être convergente entre différentes morphologies de *Polygnathus* puisque la relation reste la même au cours des 14 Ma considérés dans ce travail de thèse, alors que les espèces de *Polygnathus* changent. Toutefois, il paraît peu probable que la forme des P₁ soit directement influencée par les variations bathymétriques.

La relation ne peut être qu'indirecte. Les variations de biofaciès rendent compte des fluctuations de l'abondance des différents genres de conodontes, et les petits spécimens sont plus corrélés aux biofaciès que les grands. Si on ignore exactement ce dont se nourrissaient les conodontes, des travaux antérieurs ont montré que les conodontes étaient des consommateurs primaires et se nourrissaient certainement de poissons et de zooplankton (Balter et al., 2019). Limités par leur petite taille, les spécimens juvéniles devaient consommer une proportion plus importante de zooplankton. La composition du zooplankton variant en fonction de la bathymétrie (Fernández de Puelles et al., 2019; Kodama et al., 2018), cela peut expliquer pourquoi les petits spécimens sont davantage corrélés au biofaciès que les grands. D'autre part, les larves des poissons actuels montrent peu de différences de régimes alimentaires entre les taxons. S'il en va de même pour les conodontes, cela signifie que les *Polygnathus* juvéniles sont plus sujets à la compétition entre les genres de conodontes que les *Polygnathus* adultes.

Pour tester cette hypothèse, une solution pourrait être de reprendre la technique déjà employée par Terrill et al., (2022) et de tester les niveaux trophiques des différents genres de conodontes présents dans les assemblages, en prenant soin d'analyser séparément petits et grands spécimens. D'autre part, des analyses sur les morphologies des autres genres par classe de taille pourrait mettre en évidence si les petits des autres genres de conodontes varient également en relation avec le biofaciès. Si les petits spécimens des autres genres varient également en fonction du biofaciès davantage que leurs formes adultes, cela signifierait que les petits

conodontes partagent une niche écologique commune et soutiendrait donc une compétition plus importantes entre les petits qu'entre les grands.

Changements morphologiques et de taille lors des évènements d'anoxie

La taille des P₁ de *Polygnathus* augmente lors des évènements du Kellwasser. D'autres genres de conodontes ont également montré une augmentation de taille lors des évènements Kellwasser (Girard and Renaud, 1996; Renaud and Girard, 1999). Les évènements Kellwasser sont caractérisés par des pics de productivité primaire, qui ont pu augmenter la quantité d'éléments nutritifs à disposition. L'augmentation de taille en lien avec les évènements Kellwasser peut être une conséquence de l'augmentation de la quantité d'éléments nutritifs (Joachimski and Buggisch, 2002). L'augmentation de la taille des *Polygnathus* dans les niveaux suivants l'évènement Hangenberg semble indiquer qu'il s'agit d'un genre qui prospère dans les milieux dénués de compétition où la nourriture est plus facile à acquérir.

Le forçage de l'environnement plus fort au moment des évènements d'anoxie peut être à l'origine de réorientation momentanée des orientations des relations forme-bathymétrie.

La période étudiée ne prend en compte que très peu de niveaux avant la crise du Kellwasser il est donc difficile de voir si un changement s'est opéré entre la période qui précède la série Kellwasser et la série elle-même. Davantage de niveaux datant du Frasnien sont donc nécessaires afin de mieux comprendre les changements apportés par cette crise.

En conclusion, la forme des *Polygnathus* converge en fonction de l'environnement et lors de l'ontogénie.

Références

Balter, V., Martin, J.E., Tacail, T., Suan, G., Renaud, S., Girard, C., 2019. Calcium stable isotopes place Devonian conodonts as first level consumers. *Geochemical Perspectives Letters* 36–39. <https://doi.org/10.7185/geochemlet.1912>

- Fernández de Puellas, M.L., Gazá, M., Cabanellas-Reboredo, M., Santandreu, M. del M., Irigoien, X., González-Gordillo, J.I., Duarte, C.M., Hernández-León, S., 2019. Zooplankton Abundance and Diversity in the Tropical and Subtropical Ocean. *Diversity* 11, 203. <https://doi.org/10.3390/d11110203>
- Girard, C., Renaud, S., 1996. Size variation in conodonts in response to the Upper Kellwasser crisis (Upper Devonian of the Montagne Noire France). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Serie II. Sciences de la Terre et des Planetes* 323, 435–442.
- Joachimski, M.M., Buggisch, W., 2002. Conodont apatite $\delta^{18}\text{O}$ signatures indicate climatic cooling as a trigger of the Late Devonian mass extinction. *Geology* 30, 711–714. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(2002\)030<0711:CAOSIC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(2002)030<0711:CAOSIC>2.0.CO;2)
- Kodama, T., Wagawa, T., Iguchi, N., Takada, Y., Takahashi, T., Fukudome, K.-I., Morimoto, H., Goto, T., 2018. Spatial variations in zooplankton community structure along the Japanese coastline in the Japan Sea: influence of the coastal current. *Ocean Science* 14, 355–369. <https://doi.org/10.5194/os-14-355-2018>
- Purnell, M.A., 1995. Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates. *Nature* 374, 798–800. <https://doi.org/10.1038/374798a0>
- Purnell, M.A., Donoghue, P.C.J., 1997. Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 352, 1545–1564. <https://doi.org/10.1098/rstb.1997.0141>
- Purnell, M.A., von Bitter, P.H., 1992. Blade-shaped conodont elements functioned as cutting teeth. *Nature* 359, 629–631. <https://doi.org/10.1038/359629a0>
- Renaud, S., Ecalte, B., Claisse, P., Charruault, A.-L., Ledevin, R., Girard, C., 2021. Patterns of bilateral asymmetry and allometry in Late Devonian *Polygnathus* conodonts. *Palaeontology* 64, 137–159. <https://doi.org/10.1111/pala.12513>
- Renaud, S., Girard, C., 1999. Strategies of survival during extreme environmental perturbations: evolution of conodonts in response to the Kellwasser crisis (Upper Devonian). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 146, 19–32. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00138-2](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00138-2)
- Shirley, B., Grohganz, M., Bestmann, M., Jarochovska, E., 2018. Wear, tear and systematic repair: testing models of growth dynamics in conodonts with high-resolution imaging. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285, 20181614. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1614>
- Terrill, D.F., Jarochovska, E., Henderson, C.M., Shirley, B., Bremer, O., 2022. Sr/Ca and Ba/Ca ratios support trophic partitioning within a Silurian conodont community from Gotland, Sweden. *Paleobiology* 48, 601–621. <https://doi.org/10.1017/pab.2022.9>

Abstract

The interaction between environmental variations and allometric patterns plays an important role in evolution, but remains relatively unknown. The aim of this thesis is therefore to study it through the example of the conodont genus *Polygnathus*. Conodont elements are the fossil remains of an extinct eel-like animal that existed from the Cambrian to the early Jurassic. These elements, analogous to teeth, were organized into apparatuses and were characterized by continuous growth through the accretion of concentric lamellae. The P₁ element of *Polygnathus*, present in pairs at the rear of the apparatus, functioned in occlusion for the comminution of food particles. By quantifying the morphology of *Polygnathus* P₁ over the period from the end of the Frasnian (Upper Devonian) to the Lower Carboniferous, the aim of this thesis was to test the following hypotheses:

- 1) As tooth morphology is related to diet, a change in diet during ontogeny should be accompanied by a change in morphology.
- 2) As the asymmetry between the two elements of the P₁ pair is assumed to facilitate occlusion, a stable asymmetry pattern should be observed.
- 3) Since food resources are themselves dependent on environmental conditions, a relationship between the shape of the P₁ elements and environmental variations should be detectable, and should vary with ontogeny.
- 4) Since late Devonian anoxia events are associated with significant environmental changes, shape changes are expected during these events.

The results provide some answers to these hypotheses:

- 1) The shape of small *Polygnathus* specimens varies over time, while the shape of tall specimens converges towards a common morphology.
- 2) Despite these morphological changes, the pattern of bilateral asymmetry remains stable over time.
- 3) The morphology of small specimens varies over time in relation to bathymetry. Tall specimens, on the other hand, show a certain morphological stability.
- 4) Morphology changes abruptly during certain episodes of anoxia, and these changes seem to be accompanied by a momentary reorientation of allometric trajectories.

In conclusion, the shape of *Polygnathus* shows complex variations illustrating in the interaction between environment and ontogeny.

Résumé de la thèse

L'interaction entre les variations de l'environnement et des patrons allométriques jouent un rôle important dans l'évolution mais reste assez peu connue. Cette thèse se propose donc de l'étudier à travers l'exemple du genre conodonte *Polygnathus*. Les éléments conodontes sont les restes fossiles d'un animal vermiforme éteint ayant existé du Cambrien jusqu'au début du Jurassique. Ces éléments, analogues des dents, étaient organisés en appareils et étaient caractérisés par une croissance continue par accréation de lamelles concentriques. L'élément P₁ de *Polygnathus*, présent par paire à l'arrière de l'appareil, fonctionnait en occlusion lors de la comminution des particules alimentaires. En quantifiant la morphologie des P₁ de *Polygnathus* au cours de la période allant de la fin du Frasnien (Dévonien Supérieur) au Carbonifère Inférieur, le but de cette thèse a été de tester les hypothèses suivantes :

- 1) La morphologie des dents étant liée au régime alimentaire, un changement de régime alimentaire au cours de l'ontogénie devrait s'accompagner de changement de morphologie.
- 2) L'asymétrie entre les deux éléments de la paire de P₁ étant supposée faciliter l'occlusion, une stabilité du patron d'asymétrie devrait être observée.
- 3) Les ressources alimentaires étant elles-mêmes dépendantes des conditions environnementales, une relation entre la forme des éléments P₁ et les variations environnementales devrait être décelable et celle-ci devrait varier avec l'ontogénie.
- 4) Les événements d'anoxie de la fin du Dévonien étant associés à des changements importants de l'environnement, des changements de forme sont attendus lors de ces événements.

Les résultats ont permis d'apporter des éléments de réponse quant à ces hypothèses :

- 1) La forme des petits *Polygnathus* varie au cours du temps, alors que la forme des grands spécimens converge vers une morphologie commune.
- 2) Malgré ces changements de morphologie, le patron d'asymétrie bilatérale reste stable au cours du temps.
- 3) La morphologie des petits spécimens varie au cours du temps en relation avec la bathymétrie. Les grands spécimens montrent en revanche une certaine stabilité morphologique.
- 4) La morphologie change brusquement au niveau de certains épisodes d'anoxie, et ces changements semblent s'accompagner de réorientation des trajectoires allométriques.

En conclusion, la forme des *Polygnathus* montre des variations complexes illustrant l'interaction de l'environnement et de l'ontogénie.