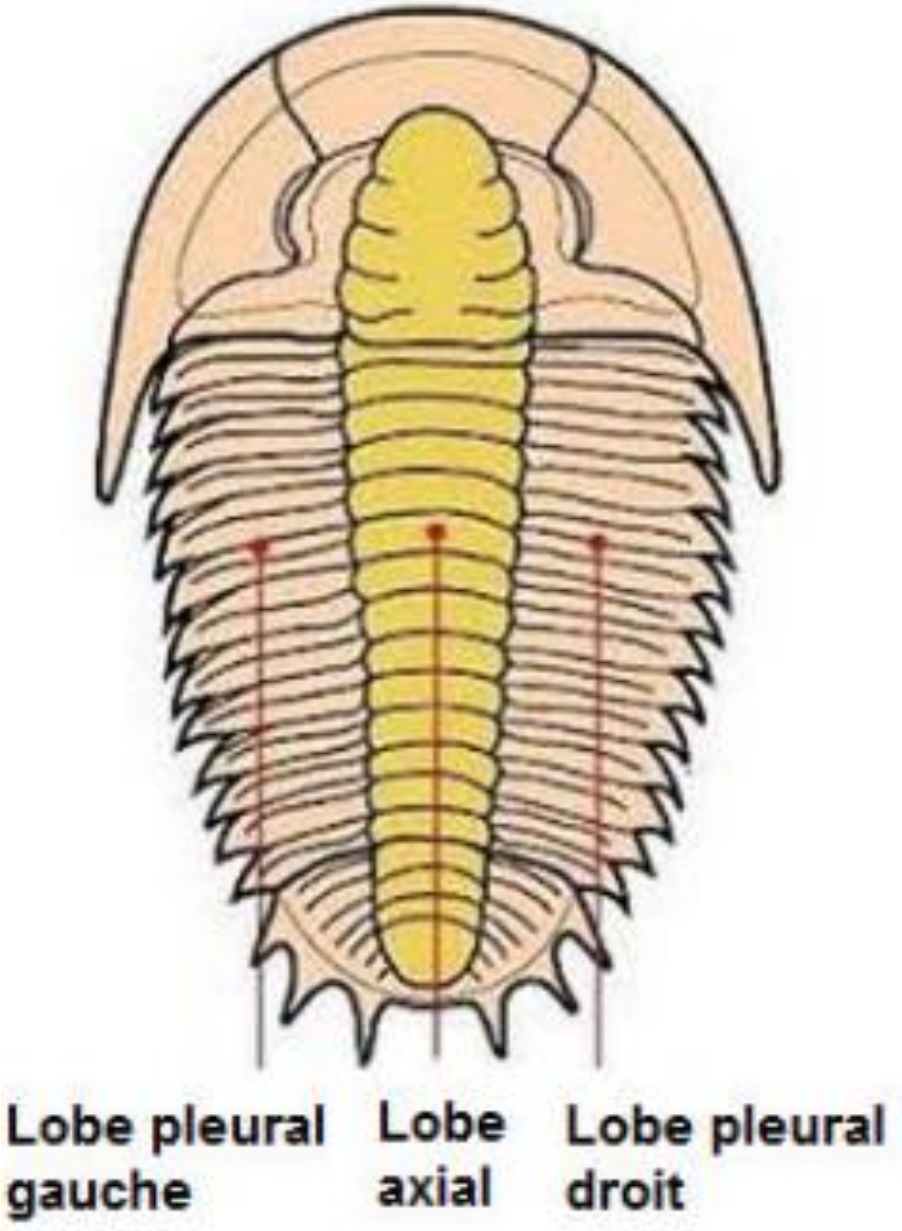
LES TRILOBITES

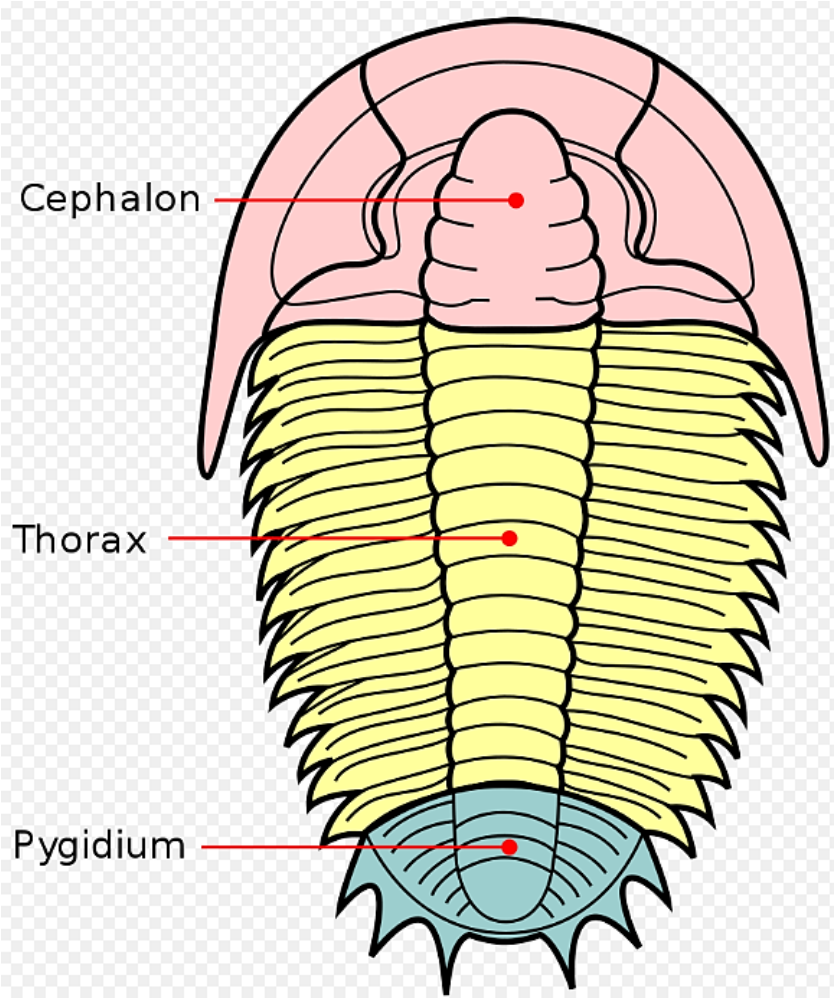
Les trilobites (Trilobita) sont des arthropodes marins fossiles ayant existé durant le Paléozoïque (*ère primaire*) du Cambrien au Permien. Les derniers trilobites ont disparu lors de l'extinction de masse à la fin du Permien, il y a 250 Ma.

Les trilobites forment leur propre classe d'arthropodes définie par leur anatomie spécifique, caractérisée par la « trilobation » longitudinale (lobe médian ou *rachis*, et deux lobes latéraux ou *plèvres*) et métamérique (*céphalon* ou « tête », *thorax* et *pygidium* ou « queue »). C'est l'origine de leur nom. Certains crustacés (cloportes isopodes, triops) ou certains chélicérates (limules) peuvent leur ressembler superficiellement, mais n'en font pas partie, même si ce sont, eux aussi, des arthropodes.

Tout en partageant cette anatomie commune, les trilobites présentent une grande diversité d'excroissances (et probablement de coloris) de leur carapace, ainsi qu'une diversité de tailles entre 1 millimètre et environ 70 cm de long. Leur taille moyenne se situe cependant entre 2 et 7 centimètres. Bien connus, ils sont très abondants dans les roches datant

du Paléozoïque et très appréciés des collectionneurs de fossiles par leur beauté et leur variété de formes. Il est probable que cette abondance de carapaces fossilisées soit due au fait qu'en tant qu'arthropodes, ils muaient au cours de leur croissance, mais on ne peut exclure ni des mortalités de masse, ni des changements de morphologie en cours de développement (comme chez les crustacés) de sorte qu'une fraction des 18 750 espèces décrites dans cette classe d'arthropodes (ce qui en fait l'un des groupes exclusivement fossiles les plus diversifiés) sont peut-être des formes larvaires ou juvéniles.





Développement

Le développement des trilobites est particulièrement connu, et ce grâce à une minéralisation précoce de leur carapace dorsale ayant permis la fossilisation de très jeunes individus. Il est généralement subdivisé en trois périodes :

- La période *protaspis* (« larve ») ;
- La période *meraspis* (« juvénile ») ;
- La période *holaspis* (« adulte » ou « imago »).

Écologie

Modes de vie

Les trilobites étaient tous marins, en grande majorité benthiques, vivant sur (« épibenthiques ») ou dans (« endobenthiques ») le substrat constituant le fond des mers. Leurs activités ont laissé de nombreuses traces. Les « Bilobites » (deux bourrelets subparallèles et striés) ont longtemps été considérés comme le déplacement du trilobite sur le sédiment, chaque bourrelet

correspondant à un rang d'appendices, mais ils sont désormais interprétés « en paléoichnologie comme les empreintes des déplacements de gros vers marins à soies rigides ». Les *Rhizophicus* (« pas de bœuf ») en revanche, résultent de l'enfouissement, du fouissage voire de traces de repos de trilobites dans le sédiment.

Il semble toutefois que certaines formes étaient pélagiques, nageant de façon active (nectonique) dans la masse d'eau, de manière soit « cyclopyge » (à l'aide de leur pygidium) soit « cyclopode » (à l'aide de leurs pattes) ou bien se laissant emporter par les courants de façon passive (planctonique, peut-être le cas des *Agnostida*). L'adaptation au mode de vie pélagique s'est accompagnée de modifications de l'exosquelette : les pointes génales atteignent de grandes tailles, permettant la stabilisation du corps et tenant les prédateurs, pouvant venir de toutes les directions, à distance. Les yeux sont très développés, suggérent des migrations nocturnes. Certaines formes étaient nectobenthiques : elles ne vivaient pas sur le fond mais à proximité du fond. Elles se caractérisaient par l'absence de pointes génales et un corps plat et très large, limitant ainsi les turbulences hydrodynamiques.

Les fossiles de trilobites *Ampyx priscus* présents au Maroc, dans des couches sédimentaires âgées d'environ 480 Ma, témoignent d'un comportement collectif : on les trouve en files linéaires tout en gardant entre eux des contacts étroits *via* leurs très longues épines.

Régimes alimentaires

La majorité des plus anciens trilobites tels que les olénoïdes étaient probablement prédateurs d'invertébrés benthiques comme les vers *Ottoia*. Leurs pattes étaient munies de gnathobases épineuses. Le ver était extrait de sa galerie puis déchiqueté par les épines des pattes et les puissantes gnathobases, puis vraisemblablement amené entre les pattes vers la bouche où il était broyé au niveau de l'hypostome pour ingestion. Chez les crustacés et les insectes, ces fonctions sont remplies par les pièces buccales spécialisées dans la transformation de la nourriture avant l'ingestion. Chrez les Trilobites, la majeure partie du traitement s'effectuait dans la cannelure médiale longitudinale entre les paires de gnathobases.

Les trilobites prédateurs devaient avoir les hypostomes conterminants fermement attachés à la doublure frontale, stabilisant essentiellement l'hypostome contre l'exosquelette céphalique afin d'améliorer le déchiquetage de la proie. Il y a une variation considérable de la taille et de la forme de l'hypostome conterminant, suggérant les nombreuses spécialisations trophiques.

Reproduction

Depuis 2017, on a identifié de façon certaine des pontes de Trilobites, après la découverte d'œufs fossiles près d'exosquelettes très bien conservés, dans des roches de l'État de New York âgées de 450 Ma. Ces œufs ont un diamètre de presque 200 µm. Les trilobites pourraient avoir déposé leurs œufs et leur sperme via des pores génitaux situés à l'arrière de leur cephalon.

Évolution

Les trilobites sont fossilisés en grand nombre dès le Cambrien inférieur, il y a environ 525 millions d'années. Auparavant, à l'Édiacarien, on ne trouve pas de Trilobites, mais des formes non trilobées morphologiquement proches, dont ils pourraient être issus : les *Spriggina*. Les premiers véritables trilobites appartiennent à l'ordre des *Redlichiida*, mais très vite les ordres des *Agnostida* et des *Ptychopariida* apparaissent. Le Cambrien est une période importante de diversification pour les Trilobites qui atteindront leur maximum de diversité au Cambrien supérieur. L'Ordovicien est marqué par des disparitions, mais aussi par un net renouvellement des faunes à trilobites avec l'apparition de nouveaux groupes, en particulier les *Asaphida* et les *Corynexochida*. Durant cette période, les trilobites présentent encore une très forte diversité.

Les Trilobites ont survécu à cinq extinctions de masse :

- cambri-ordovicienne,
- ordo-silurienne (engendrée par une importante glaciation),
- dévonienne,

- tournaisienne
- et guadalupienne,

et ont par cinq fois reconstitué leur diversité et leur biomasse, mais une sixième extinction, celle très sévère du Permo-Trias, a mis fin à l'existence de cette classe, après 291 millions d'années d'existence. Parmi leurs périodes de diversification,

- celle du Silurien est modérée, tandis que celle du Dévonien inférieur est importante, mais interrompue par une suite d'extinctions au Dévonien supérieur, comme l'événement de Kellwasser, le passage Frasnien/Famennien et le Hangenberg, qui sont des crises majeures de l'histoire de la vie. Des cinq ordres présents au début du Dévonien supérieur, seuls les *Phacopida* et les *Proetida* survivent à l'événement de Kellwasser.
Les *Phacopida* s'éteignent lors de l'événement Hangenberg au Famennien terminal, tandis que les *Proetida* survivent encore près de 90 millions d'années. Après une phase importante de diversification au Carbonifère inférieur, la biodiversité des Trilobites chute de façon importante au milieu du Carbonifère. Progressivement, face à la concurrence des Crustacés, ils deviennent une composante minoritaire des faunes marines benthiques, qui ne survit pas au Changhsingien, l'étage géologique le plus récent du Permien, lors de la plus importante crise biologique de l'histoire de la vie qui définit la limite supérieure du Paléozoïque (ou *ère primaire*).

Intérêt scientifique

Stratigraphie

Ces fossiles ont eu une vaste répartition géographique, avec un grand nombre d'espèces évoluant rapidement, ce qui permet de dater les formations géologiques de façon précise. C'est pourquoi les trilobites sont de bons fossiles stratigraphiques, dont on se sert pour créer les divisions chronologiques dans le Paléozoïque (surtout du Cambrien au Dévonien).

En France, on trouve des trilobites en Languedoc, dans les Pyrénées, en Bretagne/Normandie et dans les Ardennes. Les plus anciens ont été découverts dans les départements de l'Hérault, l'Aude et l'Aveyron avec des spécimens datés du Cambrien inférieur. Du Cambrien, à l'Ordovicien et au Dévonien, le pays de Galles, la Bretagne, la Bohême (République tchèque), la Russie, les Appalaches aux États-Unis et le Maroc (en particulier la région d'Erfoud) sont quelques-unes des régions où les gisements de trilobites sont parmi les plus importants et les plus diversifiés au monde.

Paléogéographie

Au cours du Paléozoïque, les terres émergées se concentraient en trois grandes masses : Gondwana, Laurussia et Sibéria, les Trilobites, essentiellement benthiques, se répartissaient alors sur les plateaux continentaux. Toutefois le caractère benthiques de leur mode de vie ne leur permet pas une forte propagation géographique. Ce manque de mobilité entraîne un fort provincialisme avec la création de trois « provinces à Trilobites » qui ne sont toutefois pas corrélées avec les masses continentales, car l'état larvaire favorise leur dissémination et permet ainsi leur dispersion sur d'autres rives. La convergence des masses continentales pour former la Pangée favorise le rapprochement et le mélange des faunes, et ainsi la concurrence qui induit la disparition de diverses espèces marines du plateau continental.

Paléoenvironnement

Les Trilobites étaient adaptés à des environnements très divers mais la majorité des espèces était benthique (vivait sur le fond), ce qui a favorisé leur fossilisation. On suppose que comme les crustacés actuels, qui occupent la plupart des niches écologiques jadis habitées par les trilobites, ceux-ci étaient les proies de divers prédateurs, tel *Anomalocaris* au Cambrien : on a retrouvé des traces de morsures sur des carapaces de trilobites.

Liste des ordres

- Agnostida Salter, 1864
- Asaphida Fortey & Chatterton 1988
- Corynexochida Kobayashi 1935
- Harpetida Ebach & Mcnamara 2002
- Lichida Moore 1959
- Odontopleurida Whittington 1959
- Phacopida Salter 1864
- Proetida Fortey & Owens 1975
- Ptychopariida Swinnerton 1915
- Redlichiida Richter, 1932

Hypagnostus parvifrons (Agnostida).

Asaphus lepidurus (Asaphida).

Kolihapeltis (Corynexochida).

Harpes perradiatus (Harpetida).

Hoplolichas (Lichida).

Radiaspis (Odontopleurida).

Phacops rana (Phacopida).

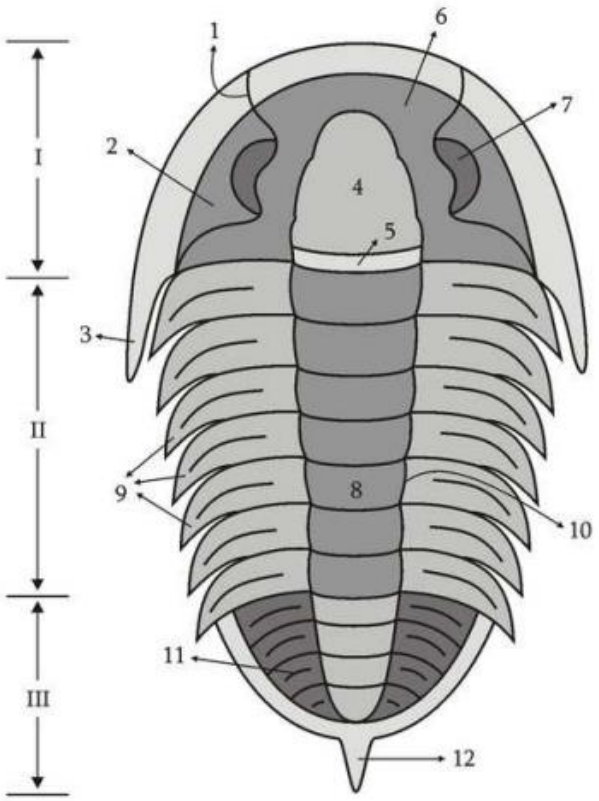
Monodechenella macrocephala (Proetida).

Elrathia kingii (Ptychopariida).

Acadoparadoxides briareus (Redlichiida).

Morphologie

Le corps d'un trilobite se subdivise en trois lobes longitudinaux : I Le céphalon se compose de cinq segments qui constituent la glabelle. Cette glabelle peut présenter trois types de morphologie : pointue (rétrécie vers l'avant), arrondie et élargie vers l'avant ou sphérique et élargie vers l'avant. II Le thorax est composé de segments articulés les uns avec les autres. Le nombre de segments dans cette région du corps varie de 2 à 103 ! III Le pygidium constitue un ensemble rigide car il se compose de segments ne s'articulant pas entre eux.



1. Suture faciale. 2. Librigène (joue libre). 3. Pointe génale. 4. Glabelle. 5. Anneau occipital (segment postérieur de la glabelle). 6. Fixigène (joue fixe). 7. Œil. 8. Anneau axial. 9. Epines pleurales. 10. Sillon dorsal. 11. Sillon pleural. 12. Épine pygidiale