



## Évolution

# Les hétérochronies du développement : un outil pour l'étude de la variabilité et des relations phylétiques ? Exemple de *Nigericeras*, Ammonitina du Crétacé supérieur africain

Philippe Courville <sup>a,\*</sup>, Catherine Crônier <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de géologie sédimentaire, UMR–CNRS 6118 Géosciences, université Rennes-1, campus de Beaulieu, Bât. 15, 35042 Rennes cedex, France

<sup>b</sup> Université des sciences et technologies de Lille, Sciences de la Terre. Laboratoire de paléontologie et paléogéographie du Paléozoïque, UMR–CNRS 8014, 59655 Villeneuve-d'Ascq cedex, France

Reçu le 26 mars 2003 ; révisé et accepté le 1<sup>er</sup> septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

### Résumé

L'ontogenèse de *Nigericeras gadeni* (Crétacé supérieur saharien) est caractérisée par trois stades ornementaux : multituberculé dans les tours internes, bituberculé puis lisse en fin de croissance. Les Hétérochronies du Développement permettent de décrire sa variabilité adulte, entre un type orné-épais pédomorphique et un type lisse-mince pérarmorphique. Cette espèce s'enracine au sein du genre *Pseudocalycoceras*. Une dérive pérarmorphique marque l'évolution de ces ammonites et de leurs descendants, aboutissant à des taxons morphologiquement très comprimés, différents au Niger et au Nigéria. Les taxons paraissent en adéquation avec des milieux très peu profonds. Le contexte transgressif général induit une raréfaction progressive de leurs niches écologiques. *Pour citer cet article* : P. Courville, C. Crônier, C. R. Palevol 2 (2003).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**Ontogenetic heterochronies: a tool to study both variability and phyletic relationships? Example: *Nigericeras*, Ammonitina of the african Upper Cretaceous.** The *Nigericeras gadeni* ontogenesis (Saharian Upper Cretaceous) is characterized by three ornamental stages: multi-tuberculate inner-whorls, umbilical bi-tuberculate medium-whorls, then finally smooth adult stage. Ontogenetic Heterochronies account for their adult variability, which extends between both paedomorphic (thick/ornamented) morphotype, and peramorphic (thin/smooth) morphotype. That species may take root in the older *Pseudocalycoceras*. A peramorphocline characterizes the evolution of these ammonites and their younger relatives, leading to different Nigerian and Nigerien, highly compressed taxa. Such morphologies seem to be related to shallow-water palaeo-environments. The general transgressive context leads to the progressive scarcity of their supposed ecological niches. *To cite this article*: P. Courville, C. Crônier, C. R. Palevol 2 (2003).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

\* Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : [philippe.courville@uni-rennes1.fr](mailto:philippe.courville@uni-rennes1.fr) (P. Courville).

*Mots clés* : hétérochronies ; péramorphose ; Ammonitina ; Crétacé supérieur ; Sahara

*Keywords*: heterochronies; peramorphosis; Ammonitina; Upper Cretaceous; Sahara

### Abridged English Version

Since Gould's historical work about ontogeny and phylogeny [15–17], the ontogenetic changes and their phyletic potential implications have been used as efficient descriptors of either evolutive rhythm and processes [12,17,22,23], either adaptative or ecological significance of ontogenetic modifications [9,12,15,16,31], or analysis of groups diversification, in which the ontogenesis allows an efficient knowledge of the phylogenetic relationships [10,13,29]. The main changes concerning ontogenesis have been known as “ontogenetic heterochronies” [12,15]. Heterochronic analyses have been mainly developed on fossil Invertebrate examples, which offer numerous specimens as well as a good time-record : Echinoids, Trilobites, and mainly Ammonites [9–11,24,25,30], the latter being characterized by their continuous growth.

Thereafter, we will study a quite well-known group of Cretaceous ammonites [6,20,27], belonging to the genus *Nigericeras* Scheegans, 1943. Ammonite specimens supporting the populational study were provided by one limestone bed; the evolutionary trend of *Nigericeras* and all relatives occur in a very short time, one ammonite-biozone only [6].

#### *Nigericeras* : ontogenetic trends and phenotypic plasticity

Historically, the genus was nearly characterized by its ontogenesis, more precisely by the ornamental stages occurring during the whole adult growth [35]. In fact, several main types of ornament may be recognized during the growth, constituting the typical ontogenetic sequence (genetic determination) : inner walls smooth; then multituberculate ribs (analogous to those of *Acanthoceras*, [35]); then only umbilical bituberculate stage; then final (adult) smooth stage; these stages correspond respectively to 0, 1, 2, 3 on Fig. 1A. Sometimes, if the shell is large enough, a final ornamental stage (4) may occur, which exhibits ventral short ribs.

The study of numerous individuals of *Nigericeras* occurring in the same level in Nigeria (Fig. 1B), shows evidence that some individuals (“species” in Schne-

egans view), exhibit the juvenile pattern till the adult stage (criterion in Marchand [24]) : *gignouxi*, Fig. 1B; opposite, some may be smooth nearly since the beginning of the growth : *jacqueti*, Fig. 1B. In fact these morphological types are organised as respective paed- and peramorphic poles, around the mean and over-represented (90%) *gadeni* “standard” *Nigericeras*-type.

Generally, it has been proved thick and widely-umbilicate ammonites show an associated coarse ornament [6,24] : it is quite logical that *gignouxi* appears as more ornamented than the opposite *jacqueti*. If these more probable ‘epigenetically controlled’ morphotypes are dominant, other ones occur too : see *forma nov.* (Fig. 2B). These specimens, plus the evidence of an heterochronically-controlled continuity, show evidence that all these ammonites belong to a lone ‘palaeo-biological’ species, *N. gadeni* [6,36]. *Gignouxi* may be considered as a pedomorphic morphotype inside this intraspecific variability; *jacqueti* appears as the opposite peramorphic pole.

#### Phyletic trends

As demonstrated by Kennedy and Wright [20], *Nigericeras gadeni* may be related to some representatives of the genus *Pseudocalycoceras* : one species (*P. haugi*) rarely occurs in saharian areas [21,41]; it has been found in northern Nigeria too, from a level just below the one in which *N. gadeni* occurs [6]. Morphologically, the representatives of *Pseudocalycoceras* can be related to *Nigericeras* : the multituberculate and bituberculate stages nearly reach the peristome of the adult shell (see Fig. 2). Then, *Nigericeras* may be peramorphic, as compared to *Pseudocalycoceras* [12]. Finally, the general phyletic trends concerning this *Pseudocalycoceras* – *Nigericeras gadeni* and earlier relatives, can be described as an ornamental peramorphocline *sensu* Mc Namara [22,23]. As far as the general shape is concerned, a parallel, peramorphic evolutionary trend exists too (Fig. 2).

The morphological consequences of such a quite gradual evolution, is to realize more and more highly

compressed and smooth shells (Fig. 2), which may be ecologically related to shallower environments [6,37].

In fact, two groups occur, respectively in Niger and Nigeria; both may issue from *Nigericeras gadeni*: the nigerian *N. sp.* [6], and nigerien *N. jacqueti involutus* [28]. The latter may be peramorphic too, the intensity being stronger than the one observed for *N. sp.* The resulting shapes (respectively, compressed and more depressed shells), occur correlatively in deeper nigerian environments, and more shallow nigerien ones [6,26].

Then, the lineage possibly continues, and ends. Some locally known ammonites exist, whose smooth juvenile pattern persists till adult stage. It makes them morphologically compatible with the registered peramorphocline. These ammonites, as no inner multiterculate whorls are known, were recognized as representatives of the genus *Vascoceras*. *V. bulbosum* occurs in Nigeria, with abundant individuals [6,32,33], as *V. cauvini* exists in both Niger and Nigeria [6,41]. These ammonites may not be separated from *Nigericeras*: the peramorphocline which induces a 'gradual' evacuation of the inner stages, shows evidence of continuity; in fact, even non-ornamented ammonites may belong to *Nigericeras*, according to Schneegans definition [35], or to Meister's revisions [26,27].

#### *History of Nigericeras versus paleoenvironmental constraints*

The history of the group including *N. gadeni*, may be correlated with the major transgressive period known during Mesozoic times ([14]; Fig. 3). That transgression is registered earlier in Niger than in Nigeria: *Euomphaloceras* may come from the northern areas around the Tethys; then its local evolution gives *Nigericeras*, a 'transgressive fauna' which follows the marine transgression till northern Nigeria. The developing peramorphosis gives the considered ammonites a more and more compressed shape, which could be more accentuated in Niger than in Nigeria, related, or correlated, to the shallower environments occurring in Niger [37]. As the peramorphosis increases, the resulting morphologies may finally be poorly adequate to the depth-increasing marine environments due to transgression. The ultimate *Nigericeras* descendants occur with an increasing scarcity throughout both Nigeria and Niger.

#### *Conclusion*

Applied to the *Nigericeras* group, the heterochronies concept may furnish efficient descriptors, to understand the quite important intraspecific variation, as well as the morphological gradual, but rapid, evolution. The association variability / peramorphosis, allows the group to develop rapid speciations, which may be of positive interest at the beginning of the transgressive context. On the other hand, the morphological orientations due to peramorphosis, may involve the irreversible purchase of highly specialised morphotypes, which may be of poor interest in the increasing transgressive context. In fact, other ammonites profit by these changing conditions [7].

#### **1. Introduction**

En paléontologie, l'approche des relations ontogénèse-phylogénèse est favorisée par l'acquisition de données abondantes, et par un accès direct au temps fléché. L'étude de l'ontogénèse des organismes et de ses éventuelles conséquences sur leur phylogénèse a été abordée précocément [18,19,34]; mais c'est Gould [16] qui a reproposé d'aborder les relations ontogénèse-phylogénèse à partir, d'une part, des supposés processus de décalage (ou d'*altération*) des séquences ontogénétiques et d'autre part, à partir des résultats que ces altérations font apparaître dans les phylogénèses. La synthèse « fondatrice » de Gould a provoqué de nombreux travaux sur des organismes variés, surtout sur des invertébrés marins: analyse des processus et des rythmes évolutifs [12,17,22,23], évaluation des significations adaptatives et écologiques des transformations ontogénétiques [9,12,15,16,31], analyse de la diversification des groupes où l'ontogénèse permet une lecture efficace des relations de parenté [10,13,29].

L'ontogénèse « correspond à un processus d'agencement spatio-temporel d'éléments qui s'assemblent pour constituer l'organisme » [12]. Elle représente un compromis entre :

- « une mise en jeu séquentielle de déterminations (exécution du « programme ») et d'épigénèses (enchaînement nécessaire d'événements qui découlent [mécaniquement] les uns des autres) » [12];

- l'incidence du milieu externe [12,15] ; ces auteurs notent, en outre, que l'ontogenèse autorise une certaine variabilité du développement ; cette souplesse permet éventuellement une adéquation rapide à des conditions de milieu changeantes.

Les altérations des séquences ontogénétiques ayant éventuellement un impact historique sont de deux types : (1) les *hétérochronies du développement*, qui altèrent la séquence ontogénétique de la forme dérivée par rapport à la forme « initiale » choisie comme référence ; l'impact des hétérochronies concerne des modifications des rythmes biologiques. (2) Les *innovations* [12], qui se traduisent par l'introduction d'un caractère nouveau dans l'ontogenèse de la forme dérivée ; l'impact des innovations sera fort « phylétiquement », lorsqu'elles seront relayées par des hétérochronies [7].

## 2. Hétérochronies chez le genre *Nigericeras* Schneegans, 1939

Si les hétérochronies ne fournissent guère d'arguments sur les processus qui, induits génétiquement, sont à l'origine de la réalisation des phénotypes et de leur régulation, elles offrent néanmoins des descripteurs simples, permettant (1) de rendre compte de la variabilité parfois considérable qui existe chez des organismes fossiles et (2), de saisir les relations morphologiques unissant des entités spécifiques affines, mais séparées dans l'espace et dans le temps. Postérieurement aux travaux « fondateurs », les hétérochronies ont été en fin de compte peu utilisées, même comme descripteurs : elles ont été surtout « appliquées » aux organismes marins (Échinides, Trilobites, et bien sûr Ammonites [9–11,24,25,30]). En effet, les ammonites sont très abondantes dans les séries marines, et offrent une relative continuité de l'enregistrement paléobiologique. De plus, la coquille spiralée montre tous les phénotypes portés successivement au cours de l'ontogenèse non pas de l'animal, mais de sa coquille. Dans ce qui suit, au travers d'un groupe bien connu au Crétacé [6,20,27], nous illustrerons l'usage simple des altérations hétérochroniques, comme descripteurs (1) de la variabilité phénotypique et (2), comme support de leurs possibles relations phylétiques.

Les ammonites étudiées ci-après proviennent du Nigéria (Nord-Est du Fossé de la Bénoué). Toutes sont

issues de sédiments carbonatés déposés à la fin du Cénomaniens, pendant une courte période correspondant à une biozone [6].

### 2.1. Ontogenèse et plasticité phénotypique

#### 2.1.1. Définition historique du genre et des espèces

Schneegans a créé le genre *Nigericeras* en 1943 [35], pour des ammonites récoltées au Niger, et attribuées alors au Turonien ; ses nouveaux taxons s'articulent autour de son « espèce type » définie en 1939 (*N. gignouxii*), avec des « ammonites de taille moyenne, à section plus ou moins élevée subangulaire ou subogivale. Au stade jeune, l'ornementation est de type *Acanthoceras*, comprenant des côtes plus ou moins marquées sur les flancs et atténuées sur la face ventrale, alternativement longues et ornées de 7 tubercules, ou courtes, ne portant que 5 tubercules. Cette ornementation disparaît plus ou moins tôt et peut même faire entièrement défaut. La chambre d'habitation occupe, dans les exemplaires les plus complets, plus de la moitié du dernier tour, et ne présente que des filets d'accroissement, des rides ou des plis vagues et irréguliers ».

Le genre créé par Schneegans est donc clairement défini par son ontogenèse, ou du moins par la succession de stades ornementaux très tranchés : les juvéniles sont très ornés (« *Acanthoceras* »), les adultes à peu près lisses. Cet auteur note également que l'ornementation est évanescence plus ou moins précocement (à un diamètre plus ou moins grand). L'auteur définit ensuite plusieurs *espèces*, reliées entre elles par des formes de passage non baptisées ; *N. gadeni* (Chudeau, 1909) correspond à la forme moyenne ; *N. jacqueti* est lisse et involute ; *N. gignouxii* est orné (chez les adultes ?). Ces ammonites du Niger ont été révisées par la suite [20,27].

#### 2.1.2. Le genre *Nigericeras* au Nigéria

*Le matériel.* À partir d'un prélèvement (85 ammonites) réalisé au Nigéria (Haute Bénoué, marge sud des plates-formes sahariennes ; [6]), nous avons pu vérifier que toutes les « espèces » de Schneegans se récoltent dans une même unité lithologique, où elles montrent une préservation parfaitement analogue. En fait, ces ammonites sont très peu variables du point de vue forme générale (épaisseur relative, ouverture de l'ombilic [6]) : c'est seulement l'ornementation, plus ou

moins gracile et plus ou moins étendue sur la spire, qui permet de reconnaître les différentes espèces.

*Séquence ontogénétique type de Nigericeras.* À partir de ce matériel où les tours internes sont faciles d'accès, on peut montrer que tous les individus adultes (critères, in [24]) montrent un enchaînement « polarisé » (fixé génétiquement) de plusieurs types ornementaux (Fig. 1A), passant très rapidement de l'un à l'autre sur la spire : **0**, stade initial lisse (7–10 mm) ; **1**, ornementation complexe, à 7 rangées de tubercules (= *Acanthoceras*, in [35]) ; **2**, persistance des seuls tubercules ombilicaux ; **3**, coquille totalement lisse. Cet enchaînement permet d'identifier le genre *Nigericeras* et chacune de ses espèces. Lorsque la coquille est suffisamment grande, des costules ventrales apparaissent (**4**).

*Altérations de la séquence type.* Les phénotypes observés chez les *Nigericeras* adultes sont la traduction directe de la longueur de spire occupée par chacun des stades ornementaux. Les coquilles les plus ornées à l'état adulte correspondent à *N. gignouxi*, les coquilles uniquement ornées dans les tours tout à fait internes à *N. jacqueti*. Les différences d'extension des stades correspondent à des décalages dans les moments d'« apparition » ou de « disparition » de ceux-ci. Les différences entre les « espèces » de Schneegans peuvent donc être décrites en terme d'hétérochronies [1,12] : *gignouxi* et *jacqueti* correspondent respectivement aux pôles pédomorphique (*ralenti*) et péramorphique (*accélééré*) de *Nigericeras* (Fig. 1B).

*Liaison altérations–forme générale.* La forme générale des coquilles change également au cours de la croissance : la coquille se comprime latéralement. Ce caractère marque l'état adulte chez les ammonites jurassiques [24,36]. La compression caractérise les formes comprimées (*jacqueti*) dès le début de la croissance [6,28] : elles sont également péramorphiques pour la forme générale, par rapport à *gadeni* pris comme référence. À l'inverse, *gignouxi* est pédomorphique.

Au cours de la croissance individuelle, *Nigericeras* possède des tours internes lisses relativement évolutives ; vers 10–15 mm, l'épaisseur relative de la coquille augmente brusquement, avec un taux de croissance en épaisseur fort chez *gignouxi*, plus faible chez *gadeni* ; il ne change pas chez *jacqueti*. Parallèlement, la coquille devient plus évolutive, sauf chez *jacqueti* [6]. Ces tendances sont stabilisées chez les adultes, dès le début de

la chambre d'habitation. Corrélativement, l'ornementation est gracile chez les coquilles minces/involutes (*jacqueti*), plus grossière chez les coquilles épaisses/évolutives (*gignouxi*). Il en résulte, dans le premier cas, une ornementation plus pérenne au cours de la croissance que dans le second. Ce type de liaison « mécanique » (épigénétique) entre certains caractères de forme générale et l'ornementation n'est pas propre à *Nigericeras*, mais est très général chez les ammonites [24]. Ces pré-requis ont une conséquence importante : l'interprétation hétérochronique des phénotypes chez *Nigericeras* (et chez les autres ammonites) ne traduit pas seulement un enchaînement de processus prédéterminés.

*Continuité ou discontinuité ?* Les phénotypes résultant des contraintes programmées (séquence ontogénétique) et épigénétiques (liaisons mécaniques) étaient interprétées par Schneegans comme des espèces différentes, bien que reliées par des intermédiaires. Selon l'auteur, « les formes les plus évoluées sont plus ou moins aplaties et entièrement lisses à tous les stades [*N. jacqueti*] ». Il suggère donc que ses taxons reflètent une histoire évolutive. Les formes du Niger ont été réétudiées [27] : les espèces de Schneegans sont en parties associées, en partie séparées stratigraphiquement. Pour leur part, les formes nigérianes présentées Fig. 1B proviennent toute d'un seul banc. Les phénotypes adultes observés sont reliés entre eux (1) par une séquence commune, (2), par des descripteurs hétérochroniques traduisant une profonde continuité ornementale. Il faut ajouter que les phénotypes tranchés présentés ne sont pas les seuls observés : des individus sont intermédiaires (forme générale + ornementation) ; d'autres combinaisons existent également, dont l'une associe une épaisseur très forte avec un type ornemental *jacqueti* (*forma nov.*, Fig. 1B). De telles formes sont apparemment très rares, mais elles démontrent que toutes les associations peuvent exister dans un même niveau (*i.e.* à un même moment et dans un même lieu géographique), mêmes celles qui sont « épigénétiquement peu probables ».

Tous ces arguments nous incitent à considérer, à l'instar de Meister pour le Niger, que les ammonites nigérianes correspondent à des variants individuels d'une seule et même espèce « paléobiologique » [36] : *N. gadeni* (Chudeau, 1909). Les ontogénèses contrastées tendent à masquer la continuité morphologique.

Ajoutons que tous les variants n'ont pas le même poids dans les peuplements : 90 % des ammonites

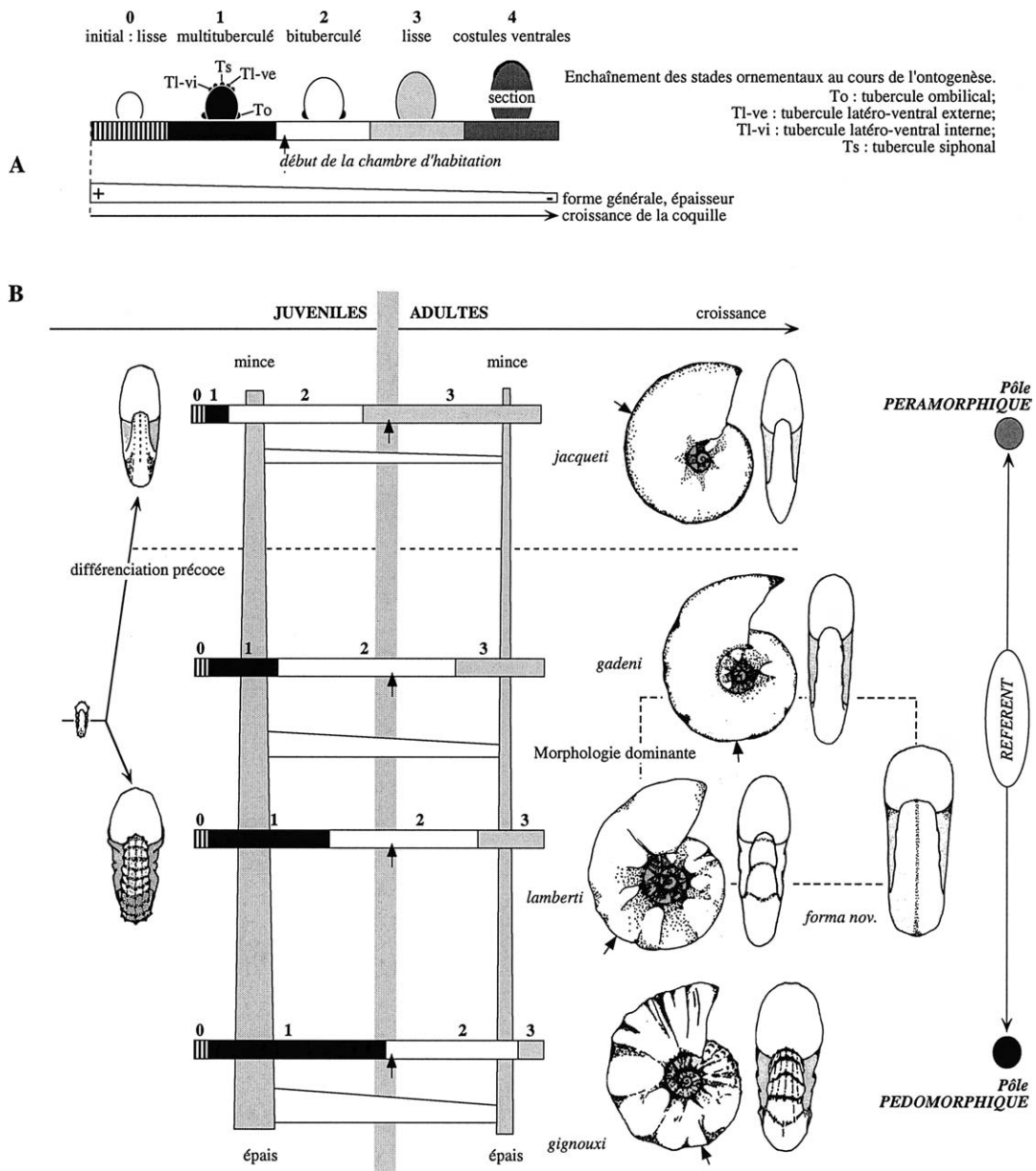


Fig. 1. *Nigericeras*. **A**, séquence ontogénétique (cartouche : ornementation; barre blanche : forme générale); **B**, ontogénèse et variabilité phénotypique adulte chez *N. gadeni* (population du Nigéria); interprétation hétérochronique. Sur les cartouches et les silhouettes, la petite flèche matérialise le début de la chambre d'habitation. La longueur des cartouches est identique pour rendre les comparaisons plus faciles.

Fig. 1. *Nigericeras*. **A**, ontogenetic sequence (cartouche: ornementation; white bar: shape); **B**, ontogenesis and adult phenotypic variation of *N. gadeni* (nigerian population); heterochronic interpretation. Cartouches and silhouettes: the small arrow indicates the beginning of the body chamber. The length of the cartouches is identical to make comparison easy.

récoltées appartiennent au *duo* morphologique *gadeni/lamberti*. Dans l'étude, c'est ce *duo* dominant qui sert de point de comparaison, de *réfèrent*, permettant de désigner des extrêmes pédo- et péramorphiques (respectivement *gignouxi* et *jacqueti*).

Le type morphologique *jacqueti* apparaît très précocement lors de la croissance, mais dans la paléopopulation présentée, il apparaît comme un extrême dans la variabilité, relié aux autres variants [6,35]. Il n'est pas impossible que ce type morphologique ait, ultérieurement et au Niger, un devenir évolutif indépendant [28].

## 2.2. Évolution de *Nigericeras* (Fig. 2)

L'accès direct au « temps qui s'écoule » est permis, au Nigéria, comme sur l'ensemble des plates-formes sahariennes, par des enregistrements sédimentaire et paléobiologique particulièrement fins et continus, au moins pendant le Cénomanién final, période durant laquelle les représentants de *Nigericeras* sont particulièrement bien connus et abondants [2,6,8,20,28,31].

*Origine des Nigericeras sahariens.* Historiquement [4,35], le genre a été inclus dans les Acanthoceratidae; puis il a été considéré comme un représentant des Vascoceratinae [3,20,27,28,33,39], avant d'être réincorporé dans les Acanthoceratidae [5,20] : cette solution systématique est acceptée ici. Les auteurs admettent, de façon convaincante, un enracinement du genre chez *Pseudocalycoceras*, démontrant la parenté morphologique de *N. gignouxi-gadeni* avec *P. angolaense*, ammonite africaine. Pour le Nigéria et les plates-formes sahariennes, une autre espèce de *Pseudocalycoceras* très cosmopolite est également présente, bien que rare dans la région : *P. haugi*, récoltée en Europe (obs. perso. PC), existe en Égypte [21], au sud du Nigéria [40] et en Haute Bénoué [6]. L'intérêt de sa présence est grand, puisqu'elle apparaît dans le niveau fossilifère immédiatement antérieur à celui ayant livré *N. gadeni* décrit Fig. 1B. [6,8].

*Relations morphologiques Pseudocalycoceras (haugi)–N. gadeni.* L'analyse de l'ontogenèse de ces deux espèces stratigraphiquement proches, conforte l'étude de Kennedy et Wright [20]. Avec les restrictions liées à la faible quantité de matériel dont nous disposons, nous pouvons montrer (1), que *P. haugi* possède un ombilic plus ouvert que *N. gadeni* pendant toute sa croissance (c'est-à-dire une forme générale

plus *serpenticône*) et (2), que les stades ornementaux individualisés chez *N. gadeni* peuvent l'être également chez *P. haugi*. (Fig. 2). Le phénotype adulte de cette dernière espèce résulte de la persistance tardive du stade multituberculé (1), de la forte réduction du stade bituberculé (2), et de l'expression rare du stade final (3) : *N. gadeni*, l'espèce la plus récente, est globalement péramorphique par rapport à *P. haugi*. Ce résultat est illustré Fig. 2 par le biais de *cartouches* symbolisant les *ontogenèses transversales* (ontogenèses moyennes correspondant à l'ensemble des populations observées au Nigéria, termes et mode de représentations empruntés à Marchand [24]).

*Nigericeras postérieurs à N. gadeni.* La lignée évolutive qui débute avec *N. gadeni* est caractérisée par la poursuite de la tendance hétérochronique enclenchée au passage *P. haugi* (groupe souche)–*N. gadeni* : les espèces qui s'enchaînent ou se relaient au cours du temps enregistrent une accentuation de la tendance péramorphique (péramorphocline *sensu* Mc Namara [23]).

Au Nigéria, après *N. gadeni*, se rencontrent plusieurs formes morphologiquement affines. Immédiatement au-dessus du banc livrant *N. gadeni*, existe un banc livrant une seconde faune de *Nigericeras*, légèrement différente : les coquilles adultes sont plus comprimées (tout en n'atteignant pas la compression du variant *jacqueti*) et caractérisées par une taille plus petite, un tracé sutural plus simple, et un stade multituberculé n'affectant que les 15/20 premiers millimètres ; le stade bituberculé est très marqué chez cette forme non décrite [6], et donc laissée en nomenclature ouverte (*N. sp.*, Fig. 2). Ces ammonites sont légèrement péramorphiques par rapport à *N. gadeni*.

Au Niger, ces formes n'ont jamais été signalées. Dès 1943, Schneegans [35] mentionnait que « les formes les plus évoluées sont plus ou moins aplaties et entièrement lisses à tous les stades » (ce qui correspond à *N. jacqueti*). Toujours au Niger, *N. jacqueti involutus* succède à *N. gadeni* [27], et peut tout à fait en dériver par une péramorphose plus accentuée que chez *N. sp.* du Nigéria. Les deux groupes sont-ils strictement synchrones ? Il n'y a bien sûr pas de réponse à cette question, mais il paraît probable qu'un seul groupe (*N. gadeni*), ait eu une histoire indépendante au Niger et au Nigéria. Dans les deux cas, les types morphologiques résultant « s'expliquent » par une tendance péramorphique analogue plus ou moins accentuée, et à partir de

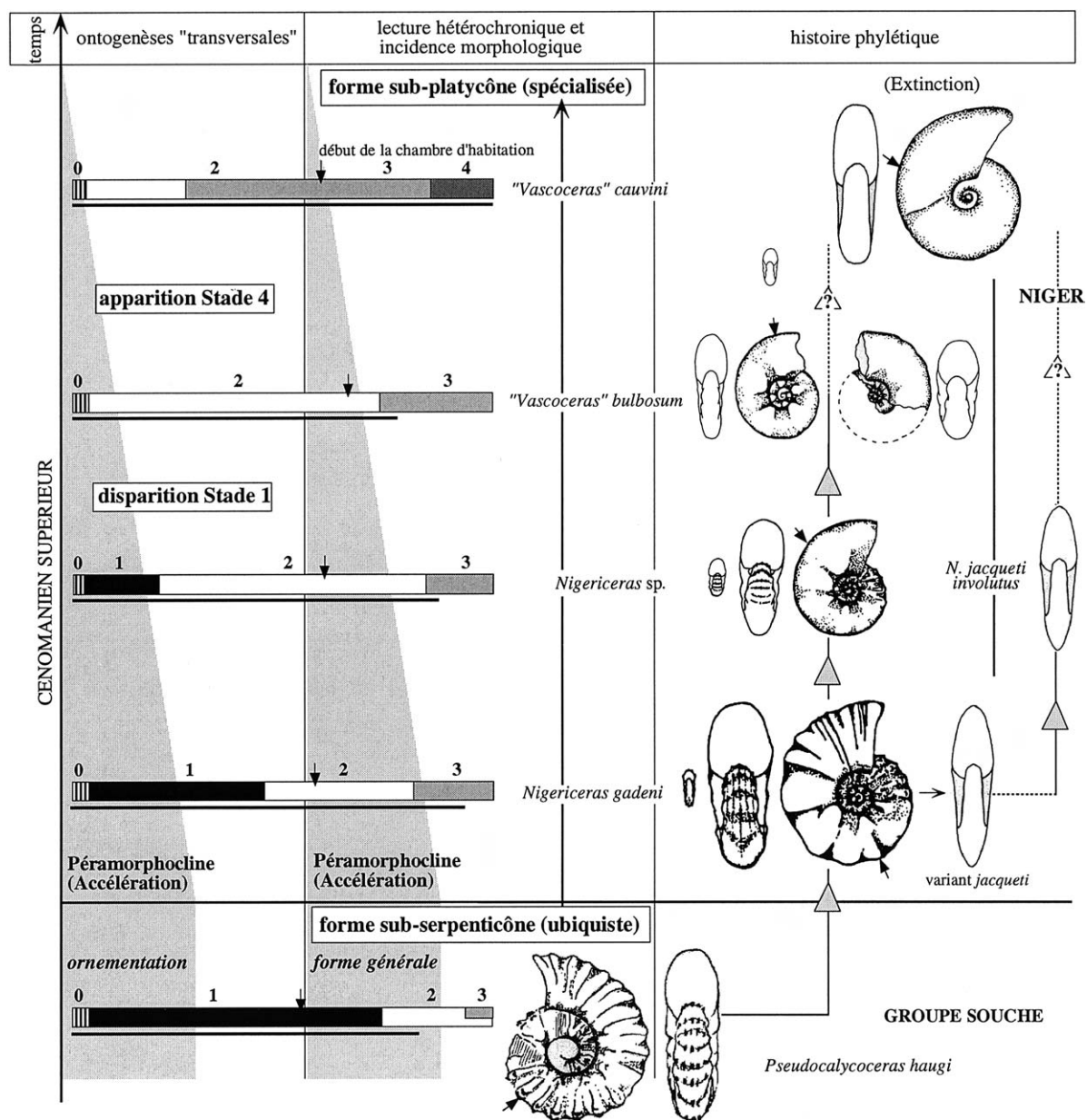


Fig. 2. La lignée *Pseudocalycoceras*–*Nigericeras* : clines morphologiques et hétérochroniques; histoires phylétiques probables au Nigéria et au Niger. Les cartouches symbolisent les ontogénèses transversales (moyennes); leur longueur est identique pour rendre les comparaisons plus aisées; dessous, la barre noire rappelle le diamètre des coquilles adultes.

Fig. 2. The *Pseudocalycoceras*–*Nigericeras* lineage: morphological and heterochronic clines; Nigerian and Nigerian possible phyletic history. The cartouche symbolize transversal ontogenesis; their length is identical to make comparison easy; the black bar below remains the true mean diameter of ammonites.



la même variabilité ancestrale. Les options sélectionnées ont pu être contraintes par les paléoenvironnements : les milieux sont très variés au Nigéria [6], mais, comme le note Meister [28], ils sont globalement plus profonds que ceux du Niger. Les potentialités offertes (1), par la variabilité de *N. gadeni* et (2), par le relais hétérochronique, orienteraient respectivement les ammonites nigériennes vers des morphologies plus pédomorphes que leurs homologues nigériennes (plus déprimées et ornées). Cette hypothèse s'accorde très bien avec le modèle-cadre développé chez les ammonites jurassiques, pour l'adéquation morphologie / paléoprofondeur [37,38] : coquilles très comprimées dans les milieux les moins profonds (Niger); coquilles plus gibbeuses dans les environnements à bathymétrie plus forte (Nigéria).

*Impacts potentiels de la tendance péramorphique.* Si elle perdure dans la lignée, elle peut aboutir à l'évacuation « centripète » du stade multituberculé puis, ultérieurement, si le rythme est régulier et graduel, du stade bituberculé. Un *Nigericeras* n'ayant plus de tours internes multituberculés est-il encore un *Nigericeras* ? Non, selon les critères de Kennedy et Wright [20] ; oui, selon Schneegans [35] ou Meister [28].

Au Nigéria comme au Niger, il existe plusieurs espèces pouvant s'insérer dans le prolongement de la « logique péramorphique ». Elles sont habituellement rangées dans le genre *Vascoceras* : *V. bulbosum* (Reyment, 1954) et *V. cavini* Chudeau, 1909. *V. bulbosum* n'est connue qu'au Nigéria, très ponctuellement, mais du nord au sud du fossé de la Bénoué, où cette espèce est généralement abondante [6,32]. *V. cavini* est connue aussi bien au Niger [4,27] qu'au Nigéria, où elle apparaît rarement et encore plus ponctuellement [6,41]. A noter qu'elle est toujours récoltée dans des niveaux postérieurs à ceux livrant *V. bulbosum*.

La forme générale de *V. bulbosum* est très comparable à celle de *Nigericeras* sp. : taille modeste, tubercules latéraux saillants, suture généralement comparable; les différences principales sont (1) l'existence d'individus comprimés fréquents, (2) l'absence de stade multituberculé, (3) l'existence d'individus rares, lisses et très comprimés [6]. Morphologiquement, *V. bulbosum* est lié à *Nigericeras* sp. ; il accentue la tendance péramorphique. Mais l'absence de stade multituberculé a été considérée comme un caractère suffisant pour inclure *bulbosum* dans le genre *Vascoceras* [32,41]. En fait, cette discontinuité dans la série onto-

génétique est apparente : *bulbosum* devrait être inclus dans le genre *Nigericeras*. Comme la tendance péramorphique se poursuit, les coquilles deviennent totalement lisses, par suite de l'évacuation centripète plus ou moins complète du stade bituberculé. Ce type morphologique est réalisé chez *V. cavini*, espèce qui pour les mêmes raisons que *bulbosum*, devrait être rangée dans le genre *Nigericeras*, d'autant plus que des individus très proches de *cavini* existent déjà dans la variabilité de *bulbosum*; les ultimes véritables *cavini* sont grands, lisses, sauf en fin de croissance où des costules ventrales sont souvent très marquées [4,6,41]. Ce type ornemental apparaît en fin de croissance, sans doute en raison du couplage grande taille / accélération (stade 4, Fig. 1A et Fig. 2).

#### Remarques

1. L'espèce *cavini* est rare, mieux représentée au Niger qu'au Nigéria, où des environnements moins profonds correspondent sans doute mieux aux coquilles comprimées [37].
2. Si « *V.* » *cavini* paraît morphologiquement liée à « *V.* » *bulbosum* dans le cadre de la dérive péramorphique ; elle pourrait tout aussi bien être liée à *N. jacqueti involutus* du Niger, par une dérive comparable. En fait, si toutes ces formes sont bien affines, « *V.* » *cavini* pourrait dériver soit de « *V.* » *bulbosum*, soit de *N. j. involutus*, soit des deux, et regrouper alors des homéomorphes respectivement nigériens et nigériens.
3. Le groupe englobant *Nigericeras gadeni* et ses descendants disparaissent à la limite Cénomanién–Turonien.

#### 2.3. Hétérochronies, morphologie et paléoenvironnement

Le groupe constitué par *N. gadeni*, sa souche et ses descendants, a une histoire qui est étroitement corrélée avec celle de la transgression majeure finicénomaniénne, probablement la plus importante du Mésozoïque [14]. Documentée plus précocement au Niger qu'au nord du Nigéria [6,27], la transgression met en communication les régions téthysienne et atlantique, via les immenses étendues du Sahara central et du Fossé de la Bénoué [8] (Fig. 3.1, 3.2). Arrivant manifestement du nord, des *Pseudocalycoceras* donnent, par péramorphose, *N. gadeni*. L'espèce connaît un certain succès à l'échelle des plates-formes saha-

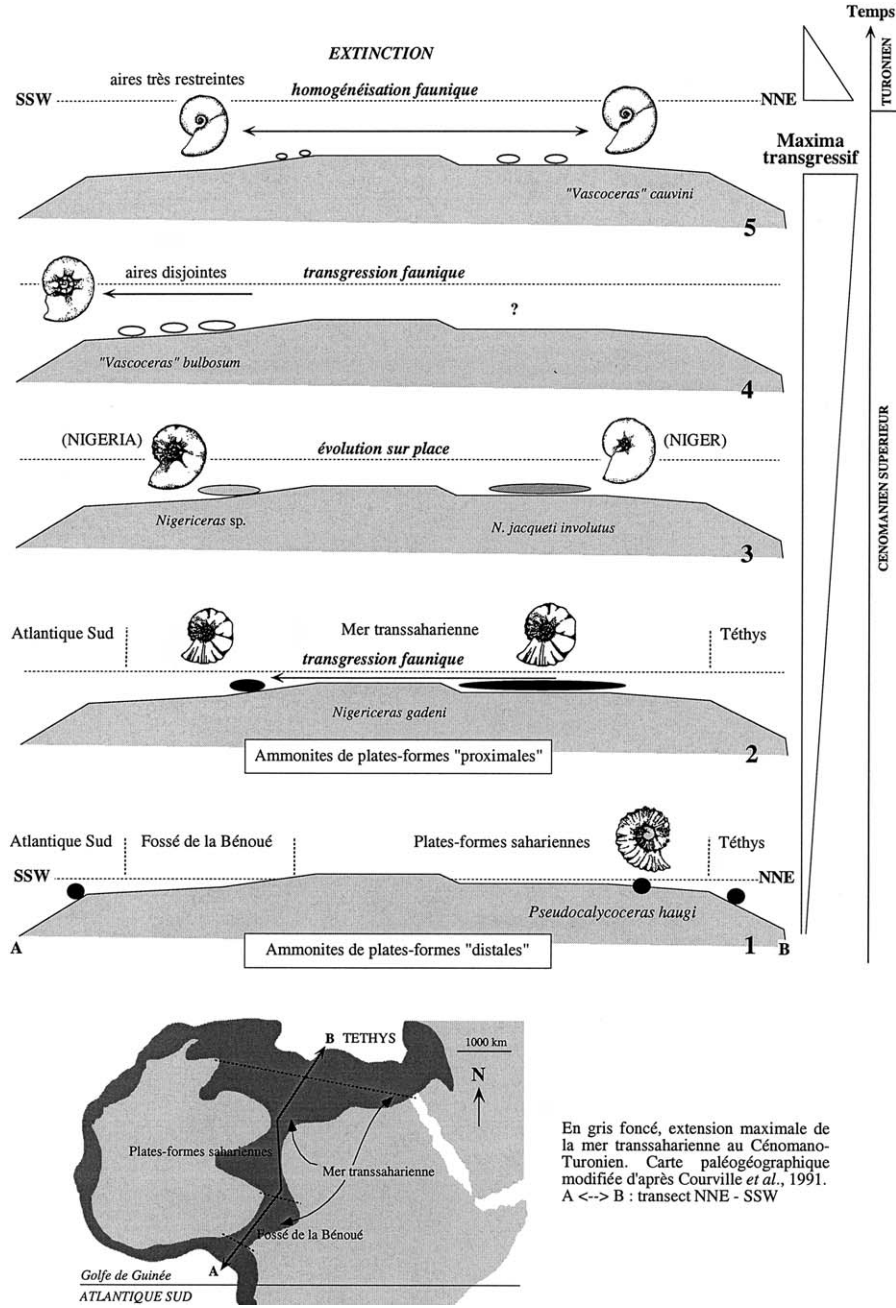


Fig. 3. Histoire de la colonisation des plates-formes sud-téthysiennes par les *Nigericeras*. Relations avec les contraintes environnementales à différentes échelles.

Fig. 3. History of the South-Tethysian platforms colonization by *Nigericeras*. Relationships with the environment stresses at different scales.

riennes, évoluant peut-être en plusieurs entités, en liaison avec la paléoprofondeur locale (*N. sp.*, *N. jacqueti involutus*, Fig. 3.3). La poursuite de la tendance péramorphique induit la réalisation de morphotypes de plus en plus comprimés, avec des coquilles de plus en plus spécialisées, dépendantes d'environnements peu profonds [37]. Or, la tendance transgressive, c'est-à-dire l'augmentation générale de la tranche d'eau, se poursuit : les niches potentielles tendent à se raréfier pour des formes trop spécialisées, ce qui pourrait expliquer la présence de plus en plus localisée de *bulbosum*, puis *cauvini* (Fig. 3.4, 3.5). Devenu très rare, le groupe disparaît à la limite Cénomaniens–Turonien, moment où une pulsation régressive mineure est documentée dans le Fossé de la Bénoué, jusque sur la marge atlantique [6].

### 3. Conclusions

Appliqué au groupe constitué par *Nigericeras gadeni*, sa souche et ses descendants, les descripteurs hétérochroniques permettent de caractériser une dérive péramorphique régulière. Cette dérive entraîne un changement drastique de la morphologie, qui passe d'un type globalement subserpenticône à un type globalement subplatycône, et ce, en un temps très bref : toute l'histoire se déroule en moins d'une zone d'ammonite. Dans un premier temps et dans un contexte transgressif, le type morphologique *gadeni* paraît en bonne adéquation avec les milieux nouvellement colonisables. La péramorphose agissant sur la séquence ontogénétique disponible est en partie avantageuse : elle autorise des « spéciations » rapides, c'est-à-dire des mises en adéquation « instantanées » des morphologies avec les conditions changeantes de milieu (*N. sp.*, *N. j. involutus*). Mais la péramorphose est également néfaste; lorsqu'elle est initiée, elle induit sur ces groupes des contraintes de constructions telles, qu'elles orientent la morphologie vers des types spécialisés, apparemment de façon irréversible. Dans le contexte transgressif, les ammonites paraissent peu adaptées aux conditions générales : leurs niches de prédilection n'existent plus que très localement.

Il est à noter que ces formes ne sont pas seules : utilisant la transgression cénomaniens sud–nord, d'autres groupes entrent dans le Sahara [7]. Vraisemblablement issus d'autres Acanthoceratidae, ils com-

prennent des formes en relais temporel, qui cette fois passent de l'une à l'autre par pédomorphose [6]. Les différentes espèces en relais sont incluses dans le genre *Vascoceras str. s.* [3,6,26–28]. Les morphologies qui s'enchaînent aboutissent à des ammonites de plus en plus gibbeuses et lisses, probablement bien adaptées aux conditions qui se développent : ces groupes prolifèrent.

Dans ce cas comme dans celui de *Nigericeras*, les tendances hétérochroniques conduisent à des types morphologiques convergents. De nombreux problèmes de systématique restent donc à régler chez les Vascoceratidae.

### Références

- [1] P. Alberch, S.J. Gould, G.F. Oster, D.B. Wake, Size and shape in ontogeny and phylogeny, *Palaeobiology* 5 (1979) 296–317.
- [2] F. Amedro, G. Busson, A. Cornée, Révision des ammonites du Cénomaniens supérieur et du Turonien inférieur du Tinrhert (Sahara algérien) : implications biostratigraphiques, *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.* 4 (1996) 179–232.
- [3] W. Barber, Lower Turonian Ammonites from Northeastern Nigeria, *Bull. Geol. Surv. Nigeria, Kaduna* 43 (1957) 1–86.
- [4] R. Chudeau, Ammonites du Damergou (Sahara méridional), *Bull. Soc. géol. France* 4 (1909) 67–71.
- [5] M.R. Cooper, Uppermost Cenomanian–Basal Turonian ammonites from Salinas, Angola, *Ann. S. Afr. Mus.* 75 (1979) 51–152.
- [6] P. Courville, Les formations marines et les faunes d'ammonites cénomaniens et turoniens (Crétacé supérieur) dans le Fossé de la Bénoué (Nigéria), Impact des facteurs locaux et globaux sur les échanges fauniques à l'interface Téthys–Atlantique sud, thèse, université de Dijon, 1993, 347 p.
- [7] P. Courville, J. Thierry, J. Lang, Ammonite faunal exchanges between South Tethysian platforms and South Atlantic, during the Uppermost Cenomanian–Lowermost Middle Turonian, in the Benue Trough (Nigeria), *Geobios* 32 (2) (1998) 187–214.
- [8] P. Courville, C. Meister, J. Lang, B. Mathey, J. Thierry, Les corrélations en Téthys occidentale et l'hypothèse de la liaison Téthys–Atlantique sud : intérêt des faunes d'ammonites du Cénomaniens supérieur–Turonien moyen basal du Niger et du Nigéria (Afrique de l'Ouest), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 313 (1991) 1039–1042.
- [9] P. Courville, J. Thierry, E. Cariou, Modalités évolutives du genre *Bullatimorphites* (Ammonitina) au Bathonien–Callovien en Europe occidentale, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA* 328 (1999) 59–65.
- [10] C. Crônier, Quantification de la diversité morphologique et modélisation des stratégies adaptatives chez les trilobites phacopinae néodévonien, thèse, université Montpellier 2, 1998, 304 p.

- [11] J.-L. Dommergues, Évolution chez les Ammonitina au Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale, Doc. Lab. géol. Lyon, thèse 3<sup>e</sup> cycle, 1986, 232 p.
- [12] J.-L. Dommergues, B. David, D. Marchand, Les relations ontogénèse–phylogénèse : applications paléontologiques, *Geobios* 19 (3) (1986) 335–356.
- [13] W.L. Fink, The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny, *Palaeobiology* 8 (3) (1982) 254–264.
- [14] L.A. Frakes, J.-L. Probst, W. Ludwig, Latitudinal distribution of palaeotemperatures on land and sea from Early Cretaceous to Middle Miocene, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 318 (1994) 1209–1218.
- [15] S.J. Gould, Ontogeny and the explanation of form, an allometric analysis, in: D.B. (1) Macurda (Ed.), *Paleobiological aspect of growth and development, a symposium*, *J. palaeont.*, Chicago 42 (5) (suppl.) (1968) 81–98.
- [16] S.J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge, UK, 1977, pp. 1–501.
- [17] S.J. Gould, Change in development timing as a mechanism of macroevolution, in: J.T. Bonner (Ed.), *Evolution and Development*, Springer Verlag, Berlin, 1982, pp. 333–345.
- [18] E. Haeckel, *Generelle Morphologie der Organismen*, Georg. Reimer, Berlin, 1866, pp. 1–574.
- [19] A. Hyatt, Cycle in life of the individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny), *Proc. Am. Acad. Sci.* 32 (1897) 209–224.
- [20] W.J. Kennedy, C.W. Wright, Les affinités de *Nigericeras* Schneegans, 1943 (Cretaceous, Ammonoidea), *Geobios* 27 (5) (1994) 583–589.
- [21] P. Lüger, M. Gröschke, Late Cretaceous ammonites from the Wadi Qena area in the Egyptian Eastern Desert, *Paleontology* 32 (2) (1989) 355–407.
- [22] K.J. Mc Namara, Heterochrony and phylogenetic trends, *Palaeobiology Chicago* 8 (1982) 130–142.
- [23] K.J. Mc Namara, Taxinomy and evolution of the Cainozoic spatangoid Echinoid *Protenaster*, *Paleontology London* 28 (1985) 311–330.
- [24] D. Marchand, L'évolution des Cardioceratinae d'Europe occidentale dans leur contexte paléobiogéographique (Callovien supérieur-Oxfordien moyen), thèse d'État, université de Bourgogne, Dijon (1986) 1–601.
- [25] C. Meister, Ontogénèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea), *Eclogae geol. Helv.* 81 (3) (1988) 763–841.
- [26] C. Meister, 1989, Les Ammonites du Crétacé supérieur d'Ashaka, Nigéria : analyses taxonomique, ontogénétique, biostratigraphique et évolutive, *Bull. Centres Rech. Expl. Prod. SNEA(P)* (suppl. 13) (1989) 1–84.
- [27] C. Meister, K. Alzouma, J. Lang, B. Mathey, Les ammonites du Niger (Afrique occidentale) et la transgression transsaharienne au cours du Cénomaniens–Turonien, *Geobios* 25 (1992) 55–100.
- [28] C. Meister, K. Alzouma, J. Lang, B. Mathey, A. Pascal, Nouvelles données sur les ammonites du Niger oriental (Ténére, Afrique occidentale) dans le cadre de la transgression du Cénomaniens–Turonien, *Geobios* 27 (1994) 189–219.
- [29] G. Nelson, Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law, *Syst. Zool.*, Washington 27 (1978) 324–345.
- [30] D. Néraudeau, La variabilité morphologique est-elle un obstacle à la définition des espèces paléontologiques? Le cas des Échinides spatangues, *Biosystema* 19 – *Systématique et Paléontologie* (2001) 93–107.
- [31] D. Néraudeau, P. Courville, The Upper Cenomanian and Turonian echinoid faunas from Nigeria, *Geobios* 31 (6) (1997) 835–847.
- [32] R.A. Reymont, New Turonian (Cretaceous) Ammonite genera from Nigeria, *Colon. Geol. Miner. Resour. London* 4 (1954) 149–164.
- [33] R.A. Reymont, The Cretaceous Ammonites of Southern Nigeria and Southern Cameroon, *Bull. Geol. Surv. Nigeria, Kaduna* 25 (1955) 1–112.
- [34] O. Schindewolf, *Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik: Kritik und Synthese*, Bornträger Edt. Berlin (1936) 1–108.
- [35] D. Schneegans, Invertébrés du Crétacé supérieur du Damerou (Territoire du Niger), *Bull. Dir. Mines, Dakar* 7 (1943) 91–150.
- [36] H. Tintant, Les Kosmoceratidae du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale, *Publ. Univ. Dijon* 64 (1963) 1–500.
- [37] H. Tintant, D. Marchand, R. Mouterde, Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonites : les radiations adaptives du Lias, *Bull. Soc. géol. France* 7 (24) (1982) 951–962.
- [38] G.E.G. Westermann, Ammonoid life and habitat, in: N.H. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis (Eds.), *Ammonoid Palaeobiology*, Plenum Press, 1996, pp. 608–777.
- [39] C.R. Wright, W.J. Kennedy, The Ammonoidea of the Plenus Marls and the Middle Chalk, *Monogr. Paleontogr. Soc.* 8 (1981) 1–148.
- [40] P.M. Zaborski, Lower Cenomanian (Mid-Cretaceous) ammonites from South-East Nigeria, *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Geology* 5 (1985) 371–380.
- [41] P.M. Zaborski, The Cenomanian and Turonian (Mid-Cretaceous) ammonites biostratigraphy of North-Eastern Nigeria, *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.* 46 (1) (1990) 1–18.