



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 2 (2003) 587–595



Evolution

Hétérochronies du développement *sensu* Gould chez les foraminifères planctoniques cénomaniens : exemple de néoténie dans le bassin du Western Interior américain

Delphine Desmares^{a,b,*}, Danièle Grosheny^a, Bernard Beaudoin^b

^a EOST, UMR 7517, université Louis-Pasteur, Strasbourg-1, 1, rue Blessig, 67084 Strasbourg cedex, France

^b École des mines de Paris, CGES–Sédimentologie, 35, rue Saint-Honoré, 77305 Fontainebleau cedex, France

Reçu le 13 juin 2003 ; révisé et accepté le 1^{er} septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Au passage Cénomaniens–Turonien, l'événement anoxique OAE2 a entraîné la disparition des rotalipores, organismes planctoniques carénés complexes qui avaient conquis les eaux océaniques profondes. Dans le bassin du Western Interior, les dernières rotalipores sont associées à des anaticinelles, morphotypes sans carène. Le lien, en terme d'hétérochronie du développement, entre ces morphotypes est recherché. L'absence de carène serait un avantage sélectif qui leur aurait permis de rester dans des eaux plus superficielles, moins touchées par l'anoxie océanique. Deux espèces endémiques au bassin nord-américain sont observées : *A. multiloculata* (Morrow) et *A. planoconvexa* (Longoria). Ces espèces dériveraient par néoténie respectivement de *R. greenhornensis* et de *R. cushmani*. **Pour citer cet article : D. Desmares et al., C.R. Palevol 2 (2003).**

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

Abstract

Development heterochronies *sensu* Gould in the Cenomanian planktonic foraminifera: case of neotony in the American Western Interior Basin. During the Cenomanian–Turonian boundary, the anoxic event OAE2 has involved the disappearance of *Rotalipora*, complex keeled planktonic foraminifera which had conquered deep oceanic water. In the Western Interior basin, the last rotalipores are associated with *Anaticinella*, morphotypes without keel. The heterochronical relationship between these morphotypes is investigated. The loss of the keel would be a selective advantage enabling them to remain in the surface water, less reached by oceanic anoxia. Thus, two endemic species, only known in the American seaway, are observed: *A. multiloculata* (Morrow) and *A. planoconvexa* (Longoria). These species would respectively result by neoteny from *R. greenhornensis* and *R. cushmani*. **To cite this article: D. Desmares et al., C.R. Palevol 2 (2003).**

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

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : desmares@illite.u-strasbg.fr (D. Desmares).

Mots clés : foraminifères planctoniques ; passage Cénomaniens–Turonien ; bassin du Western Interior (États-Unis) ; hétérochronies du développement ; événements anoxiques océaniques

Keywords: planktic foraminifera; Cenomanian–Turonian; Western Interior Basin (USA); ontogenetic heterochronies; Oceanic Anoxic Event

Abridged English version

Thanks to their mode of growth, planktonic foraminifera can notably record development heterochronies [11]. Such heterochronies may have an impact on evolutionary strategies during periods of ecological stress [11]. In this way, we are looking for the possible relationships between ontogenic changes of the planktonic foraminifera and their environmental significances. The Cenomanian–Turonian boundary has seen over 2 My, the expansion of the widespread oxygen-minimum layer. Thus, the anoxic event OAE2 [15] has eradicated step by step specialized species from their deep water habitat. The present document focuses on the evolutionary history of Cenomanian–Turonian planktonic foraminifera and their relationships with oceanic anoxic event. For this purpose, we propose to review the Pueblo type section (Colorado) of the Western Interior seaway. This reference section has already been studied by many geologists for sedimentology [8, 14, 14], geochemistry [20, 21] and paleontology [6, 9, 17, 18]. The present high resolution stratigraphic framework is the base for the reconstitution of paleoceanographic events by using bentonite marker beds [1, 10, 13].

The stratigraphic range of key planktonic foraminifera (Fig. 1) confirms the highest occurrence of *Rotalipora cushmani* (Morrow) directly under the carbonate marker bed 86 [2, 18, 20] where the boundary level is taken after ammonite macrofauna [17]. The first occurrence of *Helvetoglobotruncana helvetica* (Bolli) is described in bed 86. This implies the drastic reduction of *Whiteinella archaeocretacea* partial range zone at Pueblo as already argued by Morel [20].

A fine study has also been carried out on biofacies. They have been classified (Fig. 1) between two extreme biofacies: oxygenated and anoxic [1, 2, 20]. Oxic biofacies is burrowed and presents a high diversification of planktonic specialized morphotypes and benthic species. Anoxic biofacies are characterized by rich organic carbon laminations; foraminifera are not diversified very much and often present an abundance of

large *Whiteinella*. At Pueblo, for the Cenomanian–Turonian boundary interval, the detailed analysis of biofacies shows rhythmical sequences of anoxic/oxygenated facies. They are superimposed to a rhythmical limestone/marlstone bedding. Foraminiferal occurrences are strongly dependent on this composite pattern [2, 20]. Thus, subjacent levels with bed 86 correspond to a succession of thin limestone/marlstone bedding couplets (oxygenated to anoxic) with the reappearance of atypical forms of *R. cushmani* [18]. However, between beds 79 and 86, we note a period of 100000 years, strongly anoxic, where *Rotalipora s.l.* has not yet been recorded. The complex morphotype *H. helvetica*, whose first occurrence is inside limestone bed 86, highly oxygenated, is not observed in the superincumbent anoxic levels. This species reappears in bed 102 after a high oxygenation period.

Two keeled species of *Rotalipora* are recorded at Pueblo in the Upper Cenomanian planktonic assemblages: *R. cushmani* (Morrow) and *R. greenhornensis* (Morrow). Associated with these deepest-dwelling morphotypes and with atypical forms of *R. cushmani*, two forms of the genus *Anaticinella* occur. Atypical forms of *R. cushmani* are also found with a considerable variability in dorsal convexity and degree of chamber inflation. Nevertheless, they are generally smallest with less chambers in the final whorl and keel-less than *R. cushmani*. The inflated form *Anaticinella* is characterized by umbilical supplementary apertures and by the loss of the peripheral keel (Fig. 2). The first species, *Anaticinella multiloculata* (Morrow) presents a great number of chambers in its final whorl : 6,5 to 9 (Table 1). These morphocharacters are shared with its direct ancestor *R. greenhornensis* [7]. The second species, *Anaticinella planoconvexa* (Longoria), was described in Texas by Longoria [19]. This form has less chambers than *A. multiloculata* (Tab.I). *Anaticinella* preserves youthful characteristics (the development of the keel was truncated) but they keep the same size as *Rotalipora*. Such transformations during the ontogeny development agree with a heterochrony like neoteny *sensu* Gould [11]. Thus, *Anaticinella multiloculata*

would derive from *R. greenhornensis* and *Anaticinella planoconvexa* from *R. cushmani* by simply losing their keel. According to the recent works of Reilly [22], this deterioration of the development corresponds to a modification of the growth speed. In the case of *Anaticinella*, this is slowed down.

Even if *A. planoconvexa* remains a minority in planktonic assemblages, *A. multiloculata* proliferates a few tens of centimetres under bed 63 to reach nearly 80% of the planktonic forms of large size (more than 250 μm) before a progressive decline. Nevertheless, *Anaticinella* spp. is preferentially observed during the hypoxic to anoxic intervals like the *A. multiloculata* event under bed 63 (Fig. 1).

Thus, by losing their keel, *Anaticinella* spp. may stay in shallower habitats and thus avoid the expanding of the oxygen minimum zone. However, even if the neoteny would allow a return to the surface water, this selective advantage would not be enough for *Anaticinella* to survive the ecologically drastic modifications. In this way, *Anaticinella* disappears in a contemporary time to its ancestor *Rotalipora*. Lastly, in spite of the globality and extent of the anoxic event OAE2, *Anaticinella* was (for the moment) only observed in the American Northern Seaway. Thus, these forms may be endemic to here. On the other hand, the atypical forms of *R. cushmani* are often observed in other paleogeographic areas such as the Vocontian Basin, Agadir Basin or Germany Basin without reaching the last step of losing their keel.

1. Introduction

Les mécanismes évolutifs chez les foraminifères planctoniques du Crétacé sont peu étudiés. Par conséquent, les modifications ontogéniques sont rarement invoquées pour comprendre et expliquer l'évolution de ces microorganismes. Pourtant les foraminifères planctoniques offrent, de par leur type de croissance qui préserve les premiers stades du développement, avec la conservation des loges initiales, la possibilité d'analyser les modifications de l'ontogénèse en observant l'ensemble des loges. Il est alors possible de déceler d'éventuels décalages chronologiques dans les différents stades du développement, c'est-à-dire des hétérochronies du développement [11]. Or, les hétérochronies peuvent, notamment, influencer les stratégies démographiques d'un groupe et offrent ainsi un avan-

tage sélectif lors de périodes de stress écologique [11]. Aussi, nous avons recherché s'il existait un lien entre les modifications de l'ontogénèse chez les foraminifères planctoniques, et leurs significations adaptatives en réponse à des perturbations de l'environnement.

Au passage Cénomaniens–Turonien, l'événement anoxique océanique OAE 2 [15] a entraîné, chez les foraminifères planctoniques, la disparition des premiers morphotypes complexes, les rotalipores qui, avec l'acquisition d'une carène, avaient conquis les eaux plus profondes de l'océan. Dans la mer du Western Interior (USA), associées aux dernières rotalipores (morphotypes carénés), apparaissent d'autres formes, endémiques, les anaticinelles (morphotypes globuleux). L'objet de cette étude consiste en la mise en évidence du rapport existant entre ces deux morphotypes, en terme d'hétérochronie du développement.

2. Distribution des foraminifères planctoniques et des microfaciès de la coupe de Pueblo (Colorado) : implications biostratigraphiques

La coupe de Pueblo au Colorado (Fig. 1), largement étudiée depuis de nombreuses années sur le plan sédimentologique [8,14,16], géochimique [20,21] et paléontologique [6,9,17,18] est à nouveau reprise dans un cadre chronostratigraphique rigoureux grâce à l'existence de bentonites parfaitement corrélées [10,13]. Ainsi, les variations environnementales au passage Cénomaniens–Turonien à l'échelle du bassin intérieur nord-américain seront retracées avec une très haute résolution temporelle [1].

La distribution des principales espèces de foraminifères planctoniques (Fig. 1) confirme, d'après nos observations, la présence de *Rotalipora cushmani* (Morrow) jusqu'au sommet du Cénomaniens, un peu en dessous de la bentonite C comme l'avaient déjà noté Leckie [18], Beaudoin et al. [2] et Morel [20]. La première occurrence de *Helvetoglobotruncana helvetica* (Bolli) se situe quelques centimètres au-dessus, au sein du banc 86, à la base duquel la limite Cénomaniens–Turonien est précisément positionnée d'après les ammonites [17]. D'après l'échelle de référence établie par Robazynski et Caron [23], la zone à *Rotalipora cushmani* est ici immédiatement suivie par la zone à *Helvetoglobotruncana helvetica*, toutes deux zones d'extension totale ; ainsi, la zone d'intervalle

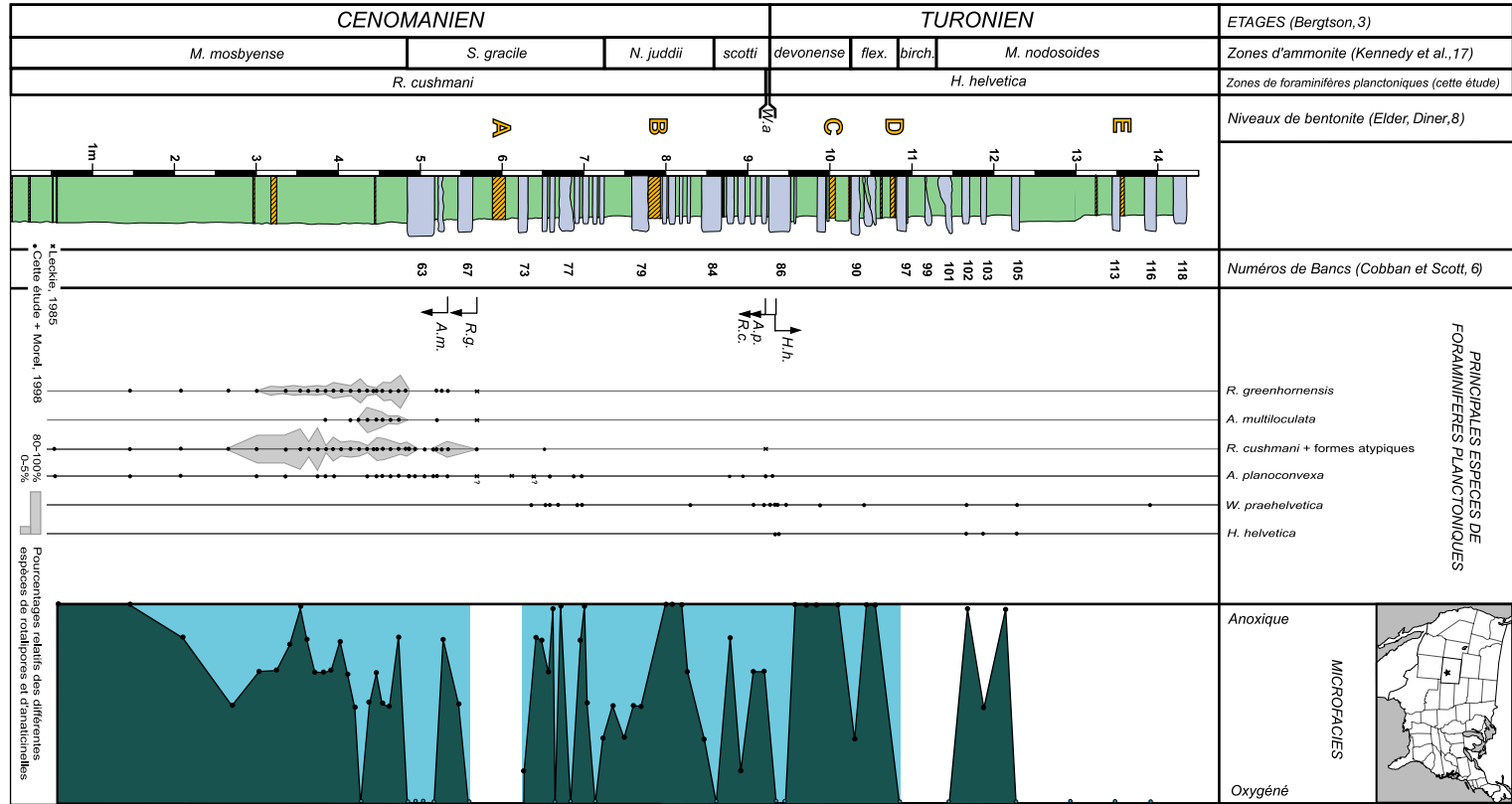


Fig. 1. Distribution des principales espèces de foraminifères planctoniques et des microfaciès de la coupe de Pueblo au passage Cénomanién–Turonien (Colorado). La coupe est localisée sur la carte actuelle des États-Unis. Étages d'après Bergtson [3].

Fig. 1. Stratigraphic distribution of key planktonic foraminifera and biofacies in the Cenomanian–Turonian boundary interval of Pueblo type section (Colorado). The section is located on the present-day map of the United States.

(écozone) à *Whiteinella archaeocretacea* est extrêmement réduite, comme le soulignait déjà Morel [20].

À la suite d'une analyse fine des microfaciès de la coupe de Pueblo, deux types de microfaciès ont été définis [1,2201]. Le premier caractérise un environnement à oxygénation normale, le second, un milieu anoxique (Fig. 1). Le microfaciès oxique est fortement bioturbé et riche d'une microfaune diversifiée (calci-phères, foraminifères benthiques, foraminifères planctoniques). Les foraminifères planctoniques présentent des morphotypes complexes (*Rotalipora* ou *Helvetoglobotruncana*). Le microfaciès anoxique, noirâtre et finement laminé, présente une microfaune essentiellement planctonique, peu diversifiée avec des morphotypes globuleux (*Whiteinella* et Heterohelicidae) ; les foraminifères sont disposés en fines lamines, parfois sans matrice. Des faciès intermédiaires sont distingués entre ces deux extrêmes. Les microfaciès anoxiques ont un taux de carbone organique élevé (4 à 5 %), par opposition à ceux de type oxique qui ont une faible teneur en carbone organique (inférieur à 1%) [20]. Pour l'intervalle Cénomanién supérieur-Turonien inférieur (Fig. 1), la distribution des microfaciès de la coupe de Pueblo présente donc une alternance cyclique entre des environnements oxygénés et hypoxiques, voire anoxiques, qui se surimpose à une cyclicité lithologique (marnes/calcaires). La distribution des foraminifères semble fortement dépendante de cette organisation séquentielle [2, 20]. Ainsi, les niveaux sous-jacents au banc 86 correspondent à une alternance de petits bancs marno-calcaires hypoxiques à oxiques, avec la réapparition de *R. cushmani* atypique [18]. En revanche, entre les bancs 79 et 84, s'étend une période de 100 000 ans, fortement anoxique et pendant laquelle aucune *Rotalipora s.l.* n'a été reconnue. Quant au morphotype complexe *H. helvetica*, dont la première occurrence se situe dès le banc carbonaté 86 fortement oxygéné, il ne s'observe plus dans les niveaux directement au-dessus du banc 86, de nouveau anoxiques, pour réapparaître dans le banc carbonaté 102, par suite d'une phase de ré-oxygénation.

3. Modifications morphologiques au sein des assemblages de rotalipores *s.l.*

Dans les assemblages du Cénomanién terminal, *R. cushmani* (Morrow), avec 4 à 7 loges sur le dernier tour de spire, et *R. greenhornensis* (Morrow), avec 6 à

9 loges, représentent à Pueblo les deux espèces de rotalipores observées (Fig. 2). Les rotalipores sont des morphotypes trochospiraux spécialisés de grande taille. Elles montrent des ouvertures suturales secondaires, des lignes de sutures en relief ainsi qu'une carène périphérique (Tableau 1).

Aux côtés de *R. greenhornensis* et des formes classiques de *R. cushmani*, existent des formes atypiques de *R. cushmani* et des formes à ouvertures suturales secondaires mais dépourvues de carènes (morphotype globuleux), appartenant au genre *Anaticinella* défini par Eicher en 1972 [7]. Les formes atypiques de *R. cushmani* montrent une grande variabilité morphologique : elles sont parfois plus petites que *R. cushmani*, peuvent posséder moins de loges ou encore une carène moins nette et souvent une convexité dorsale moins marquée. Le genre *Anaticinella* comprend deux espèces (Fig. 2). La première, *Anaticinella multiloculata* (Morrow), observée dans le bassin du Western Interior par Eicher [7], présente un grand nombre de loges sur le dernier tour de spire (6,5 à 9), des ouvertures secondaires suturales, et elle est dépourvue de carène (Tableau 1). Elle dériverait de *R. greenhornensis* par simple perte de la carène. La deuxième espèce, *Anaticinella planoconvexa* (Longoria) est décrite pour la première fois par Longoria en 1973 au Texas, elle possède moins de loges que la précédente : 6 loges au maximum (Tableau 1). Longoria attribue *multiloculata* et *planoconvexa* au nouveau genre *Pseudoticinella* caractérisé par des loges globuleuses portant un bandeau périphérique imperforé et des ouvertures secondaires suturales. Les deux espèces sont également décrites à Pueblo par Leckie [18], mais attribuées au genre *Anaticinella*. Il distingue *A. multiloculata* s.s. à loges nombreuses et *A. multiloculata* s.l. avec moins de loges. Il suggère que *A. multiloculata* s.l. provient de *R. cushmani*, selon le même mécanisme qui a conduit *R. greenhornensis* vers *A. multiloculata* s.s. Caron [5] place les genres *Anaticinella* et *Pseudoticinella* en synonymie avec le genre *Rotalipora*. En accord avec Caron, nous ne retenons pas le genre *Pseudoticinella* ; en revanche, nous pensons qu'il y a lieu de maintenir le genre *Anaticinella*, les deux espèces observées à Pueblo ne possédant pas de carène, caractéristique du genre *Rotalipora*. Ainsi, nous reconnaissons les deux espèces *multiloculata* au sens de Eicher [7] et *planoconvexa* au sens de Longoria [19] et nous les attribuons au genre *Anaticinella* créé par Eicher en 1972. Quant

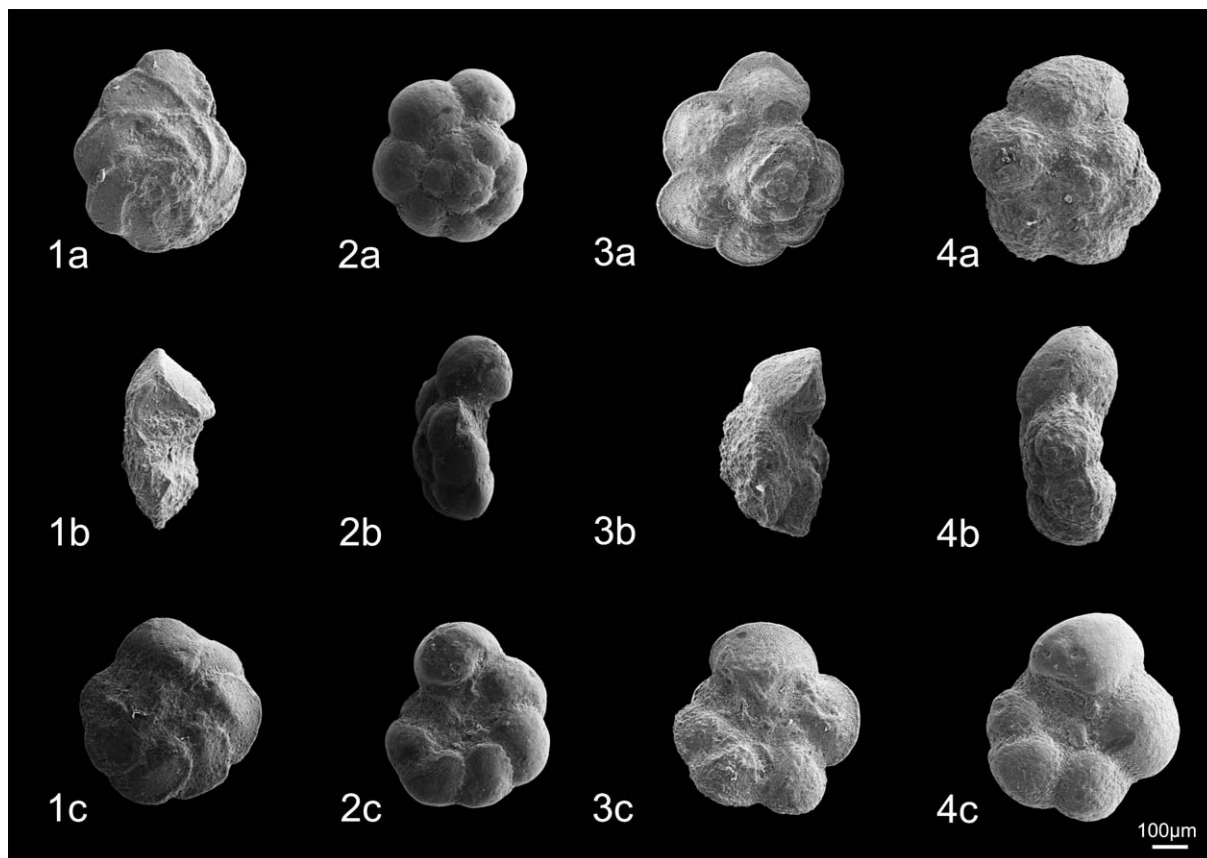


Fig. 2. *Rotalipora* et *Anaticinella* de la coupe de Pueblo au Cénomanién supérieur (Colorado, USA). **1** : *Rotalipora greenhornensis* (Morrow, 1934). **1a** : Face spirale. **1b** : Profil. **1c** : Face ombilicale. **2** : *Anaticinella multiloculata* (Morrow, 1934). **2a** : Face spirale. **2b** : Profil. **2c** : Face ombilicale. **3** : *Rotalipora cushmani* (Morrow, 1934). **3a** : Face spirale. **3b** : Profil. **3c** : Face ombilicale. **4** : *Anaticinella planoconvexa* (Longoria, 1973). **4a** : Face spirale. **4b** : Profil. **4c** : Face ombilicale.

Fig. 2. *Rotalipora* et *Anaticinella* from the Pueblo type section (Colorado, USA). **1**: *Rotalipora greenhornensis* (Morrow, 1934). **1a**: Spiral side. **1b**: Lateral view. **1c**: Umbilical side. **2**: *Anaticinella multiloculata* (Morrow, 1934). **2a**: Spiral side. **2b**: Lateral view. **2c**: Umbilical side. **3**: *Rotalipora cushmani* (Morrow, 1934); **3a**: Spiral side. **3b**: Lateral view. **3c**: Umbilical side. **4**: *Anaticinella planoconvexa* (Longoria, 1973). **4a**: Spiral side. **4b**: Lateral view. **4c**: Umbilical side.

Tableau 1

Tableau comparatif des principaux caractères morphologiques entre *Rotalipora* et *Anaticinella*
Comparative table of the main morphological characters between *Rotalipora* and *Anaticinella*

	<i>R. greenhornensis</i>	<i>A. multiloculata</i>	<i>R. cushmani</i>	<i>A. planoconvexa</i>
Nombre de loges	6–9	6,5–9	4–7	5–6
Ouvertures secondaires	suturales	suturales	suturales	suturales
Sutures	en relief	déprimées	en relief	déprimées
Forme	carénée	globuleuse	carénée	globuleuse

aux formes atypiques intermédiaires entre *R. cushmani* et *A. planoconvexa*, nous les rattachons au genre *Rotalipora*.

R. cushmani et *R. greenhornensis* ont une grande taille (400 à 150 µm), un test bien calcifié avec des

bourellets calcitiques sur les sutures de loges, une carène périphérique et des ouvertures suturales secondaires (observation de 300 individus pour les fractions de 63 µm à 1 mm). Les premières loges du premier tour (loges juvéniles) sont globuleuses et dépourvues de

carène. Il s'agit de morphotypes complexes nécessitant une importante tranche d'eau pour accomplir leur long cycle de reproduction [12], et se développant en période de sélection K [4]. *A. multiloculata* et *A. planoconvexa* sont des formes de taille équivalente (400 à 150 µm), sans épaissement calcitique sur les sutures de loges (au contraire, elles sont déprimées), sans carène périphérique, mais ayant toujours des ouvertures suturales secondaires (Tableau 1). Ces morphotypes, globuleux, plus primitifs, auraient un cycle de reproduction plus court qui s'effectuerait dans les eaux de surface [12].

Chez les anaticinelles qui présentent, comme les rotalipores, des loges juvéniles globuleuses, on assiste à la disparition progressive des stades tardifs de l'ornementation. En effet, parmi les formes atypiques de rotalipores, on observe des individus sans carène sur les premières loges du dernier tour de spire, alors que sur les dernières loges persiste une bande imperforée ou un alignement de pustules. Les anaticinelles ne possèdent, quant à elles, plus de carène, les loges étant bien globuleuses sur l'ensemble du dernier tour. Un bandeau périphérique imperforé peut cependant persister chez certains spécimens. La morphologie en fin de croissance entre les deux taxa diffère par simple perte de la carène périphérique, qui s'effectue de façon précoce, le développement de la carène ayant été tronqué. Toutefois, les anaticinelles ont une taille normale, c'est-à-dire équivalente à celle des rotalipores, mais elles conservent des caractères juvéniles. De telles transformations au cours de l'ontogenèse, caractérisées par un taux de croissance ralenti, s'accordent avec une hétérochronie de type néoténie *sensu* Gould [11]. Ainsi, *Anaticinella multiloculata* dériverait de *R. greenhornensis* et *Anaticinella planoconvexa* de *R. cushmani* par perte de la carène. D'après des travaux plus récents réalisés par Reilly et al. [22], l'altération du développement que présentent les anaticinelles concerne la vitesse du développement qui est ralentie et correspond à une paedogenèse.

4. Relations temporelles entre les occurrences de rotalipores et d'anaticinelles : implications paléocologiques

A. planoconvexa demeure minoritaire au sein des assemblages planctoniques (1 à 5%), elle est chrono-

logiquement la première espèce d'anaticinelles observée à Pueblo (Fig.1). *A. multiloculata*, d'extension stratigraphique plus réduite, prolifère quelques dizaines de centimètres sous le banc 63 pour atteindre près de 80% des formes planctoniques de grande taille (plus de 250 µm), avant un déclin progressif (Fig.1). Sur une durée de quelques dizaines de milliers d'années, ces morphotypes vont dominer les rotalipores. Cependant, ces formes vont s'éteindre rapidement et de manière synchrone avec *R. greenhornensis*. *A. planoconvexa* perdure quant à elle jusqu'au Cénomanién sommital [20] ; sa dernière occurrence pourrait être synchrone de la disparition de *R. cushmani* atypique, observée par Leckie [18], juste sous le banc 86. L'ordre biostratigraphique s'avère ainsi respecté, ancêtres et formes rétro-évoluées disparaissant de manière contemporaine.

Il est légitime de se demander par quels mécanismes les anaticinelles acquièrent ce type de morphologie plus juvénile. Nous avons donc mis en relation les occurrences d'anaticinelles et de rotalipores avec l'évolution des microfaciès, témoins de l'environnement de dépôt. En ce qui concerne les rotalipores, aucune relation systématique évidente ne semble rattacher l'évolution quantitative des deux espèces *cushmani* et *greenhornensis* à celle des microfaciès. Néanmoins, les anaticinelles sont préférentiellement observées lors des intervalles hypoxiques à anoxiques et l'explosion des *A. multiloculata*, sous le banc 63, est contemporaine de passées plus hypoxiques (Fig.1). Ainsi, en réponse à la diminution du taux d'oxygène dissous, les anaticinelles, en perdant la carène que possèdent leurs ancêtres les rotalipores et les formes intermédiaires atypiques, pourraient acquérir la possibilité de rester dans les eaux de surface moins touchées par l'anoxie. L'absence de carène présenterait par suite un avantage sélectif.

5. Conclusion

Jusqu'à la fin du Cénomanién se sont succédé des environnements favorables, normalement oxygénés, dans lesquels des morphotypes de plus en plus complexes (*Rotalipora*) ont pu se développer. Au passage Cénomanién-Turonien, l'événement anoxique océanique (OAE2) a fortement perturbé ces formes spécialisées et bien adaptées au milieu. La réponse écologique de la microfaune est enregistrée par les modifications

des assemblages planctoniques dans de nombreux domaines paléogéographiques. Ainsi, les espèces carénées du Cénomanién supérieur, qui prolifèrent dans des eaux normalement oxygénées, disparaissent lors des dépôts de *black shales*. L'anoxie ayant atteint la profondeur à laquelle s'opérait la reproduction sexuée de ces grands morphotypes carénés, leur gamétogénèse et donc leur cycle vital ont été modifiés. Les espèces globuleuses (*Whiteinella* et *Hedbergella*) persistent en revanche dans ces niveaux sous-oxygénés. En fonction des fluctuations de l'amplitude de la zone à oxygène minimum, les formes vivant dans les eaux de plus en plus superficielles disparaissent, y compris à certaines périodes les formes de surface.

Les hétérochronies peuvent avoir un impact majeur sur les cycles biologiques et sur les stratégies adaptatives de type r ou K [11], notamment chez les foraminifères planctoniques, avec l'expression de caractères spécialisés ou pas. *Rotalipora*, avec l'acquisition d'une carène grâce à une accélération du développement, peut coloniser des tranches d'eaux plus profondes. En revanche, la persistance de caractères juvéniles chez *Anaticinella* lui permettrait d'occuper des eaux superficielles, susceptibles de rester plus stables face aux perturbations anoxiques.

Toutefois, même si cette évolution de type néoténique eut permis un retour aux eaux de surface, cet avantage n'aurait pas suffi aux anaticinelles pour survivre aux modifications de plus en plus drastiques du milieu océanique, puisque *Anaticinella* va disparaître de manière synchrone à son ancêtre *Rotalipora*.

Enfin, en dépit de la globalité et de l'ampleur de l'événement anoxique OAE2, les anaticinelles n'ont été observées (pour le moment) que dans le bassin intérieur nord-américain, et semblent endémiques à celui-ci. En revanche, les formes atypiques de *R. cushmani* sont classiquement observées dans d'autres domaines paléogéographiques, comme le bassin vocontien, le bassin d'Agadir ou encore le bassin de Basse Saxe, sans toutefois atteindre l'étape ultime de la perte de la carène.

Remerciements

Les auteurs remercient vivement E. Goubert et F. Magniez-Jannin pour leurs remarques constructives et les corrections apportées au manuscrit.

Références

- [1] B. Beaudoin, D. Grosheny, D. Desmares, Enregistrement à haute résolution des modifications environnementales au passage Cénomanién–Turonien du bassin du Western Interior (USA et Canada), Bull. Soc. Étude Sci. Nat. Elbeuf (2001) 16–18.
- [2] B. Beaudoin, L. Morel, M. Caron, M. Renard, Periodicity of sedimentary signals on the Cenomanian–Turonian boundary in the Pueblo section (Co), 5^e Congrès Français de Sédimentologie, 22, Publ. ASF, 1995, p. 170.
- [3] P. Bengtson, The Turonian stage and substage boundaries, Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. 66 (1996) 69–79.
- [4] M. Caron, La spéciation chez les foraminifères planctoniques : une réponse adaptée aux contraintes de l'environnement, Zitteliana 10 (1983) 671–676.
- [5] M. Caron, Cretaceous planktic foraminifera, in: H.M. Bolli, J.B. Saunders, K. Perch-Nielsen (Eds.), Plankton stratigraphy, Cambridge University Press, UK, 1985, pp. 17–86.
- [6] W.A. Cobban, G.R. Scott, Stratigraphy and Ammonite Fauna of the Graneros Shale and Greenhorn Limestone Near Pueblo, Colorado, Geol. Surv. Prof. Pap. 645 (1972) 1–108.
- [7] D.L. Eicher, Phylogeny of the Late Cenomanian planktonic foraminifer *Anaticinella multiloculata* (Morrow), J. Foram. Res. 2 (4) (1972) 184–190.
- [8] D.L. Eicher, R. Diner, Foraminifera as indications of water masses in the Cretaceous Greenhorn Sea, Western Interior, in: L.M. Pratt, E.G. Kauffman, F. Zelt (Eds.), Fine-grained deposits and biofacies of the Cretaceous Western Interior Seaway – Evidence of Cyclic Sedimentary Processes, Soc. Econ. Paleontol. Miner. Field trip Guidebook 4 (1985) 60–71.
- [9] D.L. Eicher, P. Worstell, Cenomanian and Turonian foraminifera from the Great Plains, United States, Micropaleontology 16 (1970) 269–324.
- [10] W.P. Elder, Biotic patterns across the Cenomanian–Turonian extinction boundary near Pueblo, Colorado, in: L. Pratt, E.G. Kauffman, F. Zelt (Eds.), Fine-grained deposits and biofacies of the Cretaceous Western Interior Seaway – Evidence of Cyclic Sedimentary Processes, Soc. Econ. Paleontol. Miner. Field trip Guidebook 4 (1985) 157–169.
- [11] S.J. Gould, Ontogeny and phylogeny, The Belknap press of Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 1977.
- [12] M.B. Hart, H.W. Bailey, The distribution of planktonic Foraminifera in the Mid-Cretaceous of NW Europe, in: J. Wiedmann (Ed.), Aspekte der Kreide Europas, Int. Union Geol. Sci. Ser. A 6 (1979) 527–542.
- [13] D.E. Hattin, Widespread, synchronously deposited, burrow-mottled limestone beds in Greenhorn Limestone (Upper Cretaceous) of Kansas and Southeastern Colorado, AAPG Bull. 55 (1971) 412–431.
- [14] W.W. Hay, D.L. Eicher, R. Diner, Physical oceanography and water masses in the Cretaceous Western Interior Seaway, in: W.G.E. Cadwell, E.G. Kauffman (Eds.), Evolution of the Western Interior Basin, Geol. Assoc. Canada Spec. Pap. 39 (1993) 297–318.

- [15] H.C. Jenkyns, Cretaceous anoxic events: from continents to oceans, *J. Geol. Soc. Lond.* 137 (1980) 171–188.
- [16] E.G. Kauffman, Geological and biological overview: Western Interior Cretaceous Basin, *Mountain Geologist, Rocky Mountain Ass. Geol.* 14 (3–4) (1977) 75–99.
- [17] W.J. Kennedy, I. Walaszczyk, W.A. Cobban, Pueblo, Colorado, USA, candidate Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Turonian Stage of the Cretaceous, and for the base of the Middle Turonian Substage, with a revision of the Inoceramidae (Bivalvia), *Acta Geol. Pol.* 50 (3) (2000) 295–334.
- [18] R.M. Leckie, Foraminifera of the Cenomanian–Turonian boundary interval, Greenhorn formation, Rock Canyon Anticline, Pueblo, Colorado, in: L.M. Pratt, E.G. Kauffman, F.B. Zelt (Eds.), *Fine-grained deposits of cyclic sedimentary processes, Soc. Econ. Paleontol. Miner. Field Trip Guidebook* 9 (1985) 139–149.
- [19] J.F. Longoria, *Pseudoticinella*, a new genus of planktonic foraminifera from the Early Turonian of Texas, *Rev. Esp. Micropaleontol.* V 3 (1973) 417–423.
- [20] L. Morel, *Stratigraphie à haute résolution du passage Cénomanién–Turonien*, thèse univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris-6, France, 1998, 224 p. (inédite).
- [21] L.M. Pratt, C.N. Threlbeld, Stratigraphic significance of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in mid-Cretaceous rocks of the Western Interior, USA, in: D.F. Stott, D.J. Glass (Eds.), *The Mesozoic of Middle North America*, *Can. Soc. Petrol. Geol. Mem.* 9 (1984) 305–312.
- [22] S.M. Reilly, E.O. Wiley, D.J. Meinhardt, An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena, *Biol. J. Linn. Soc.* 60 (1997) 119–143.
- [23] F. Robaszynski, M. Caron, Foraminifères planctoniques du Crétacé : commentaire de la zonation Europe–Méditerranée, *Bull. Soc. géol. France* 166 (1995) 681–692.