

Évolution

Les Ammonoïdes (Mollusca, Cephalopoda) : avancées et contributions récentes à la paléobiologie évolutive

Pascal Neige^{a,*}, Arnaud Brayard^a, Sylvain Gerber^{a,b}, Isabelle Rouget^c

^a CNRS biogéosciences, université de Bourgogne, 6, boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

^b Department of the Geophysical Sciences, University of Chicago, 5734 S. Ellis Avenue, Chicago, IL 60637, États-Unis

^c UPMC, UMR 5143 « paléobiodiversité et paléoenvironnements », case 104, 4, place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France

Reçu le 11 août 2008 ; accepté après révision le 2 septembre 2008

Disponible sur Internet le 4 novembre 2008

Rédigé à l'invitation du comité éditorial

Résumé

Les ammonoïdes qui perdurent 335 Ma constituent un modèle de choix dans l'analyse du fait évolutif. Cet article de synthèse se propose d'aborder (1) : leur place phylogénétique au sein des céphalopodes et le choix d'un modèle actuel de référence ; (2) : la construction d'espaces phénotypiques qui offrent un angle d'étude pertinent de l'évolution biologique ; (3) : les concordances et discordances entre reconstruction phylogénétique et registre fossile et (4) : les reconquêtes postcrises, modèles d'étude de l'évolution à grande échelle. Il ressort que les ammonoïdes peuvent servir d'appui à de nombreuses thématiques paléontologiques (dynamique de la biodiversité, analyse phylogénétique, analyse du registre fossile) qui permettent et qui permettront encore de mieux cerner l'évolution biologique, notamment dans un contexte d'étude à grande échelle. *Pour citer cet article : P. Neige et al., C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Ammonoids (Mollusca, Cephalopoda): Recent advances and contributions to evolutionary paleobiology. Ammonoids ruled the seas for 335 Myr and present themselves as an especially suitable model when analyzing biological evolution. This synthetic paper focuses on (1): the phylogenetic place of ammonoids within cephalopods and the choice of an extant reference model; (2): the establishment of phenotypic spaces supplying relevant insights into biological evolution; (3): the concordances and discordances between phylogenetic reconstructions and the fossil record, and (4): the postcrisis recoveries, as models to study large-scale evolution. It appears from these topics that ammonoids can be used as case studies for many themes in Paleontology (biodiversity dynamics, phylogenetics, analysis of the fossil record) that offered and continues to offer a better understanding of evolutionary patterns and processes, especially in the context of large-scale studies. *To cite this article: P. Neige et al., C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Évolution ; Ammonoïde ; Espace morphologique ; Allométrie ; Phylogénie ; Registre fossile ; Crise et radiation

Keywords: Evolution; Ammonoid; Morphospace; Allometry; Phylogeny; Fossil record; Crisis and radiation

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : pascal.neige@u-bourgogne.fr (P. Neige).

Abridged English version

Introduction

Ammonoids—or ammonites for their vernacular name—ranged from Early Devonian up to the end of the Cretaceous times. During these 335 Myr of history, they displayed several characteristics, which may be seen as particularly advantageous for studying evolution at a small- and large-scale. These characteristics include a good fossil record, a rapid morphological evolution, a record of their growth in their shell, and a large geographic dispersion. The present paper illustrates the evolutionary fact from four themes:

- the phylogenetic position of ammonoids among cephalopods ;
- the construction of phenotypic spaces ;
- the mismatching between phylogenetic and stratigraphic patterns ;
- the postcrisis recoveries.

Which model to use for ammonoids studies?

During many years, ammonoids and nautilus have been considered closely related in terms of phylogeny. This was based on the remarkable morphological proximity of their external and chambered shell. Nautilus was thus generally considered as the ideal model to infer the biological function and behaviour of ammonoids [29,50]. However (Fig. 1), it is well established now that ammonoids are much more related to coleoids (e.g., squids, octopuses, cuttlefishes) than to nautilus [29]. Evidences for such a change are based on numerous anatomical features shared by ammonoids and coleoids (e.g. embryonic characters, radula organisation). As a consequence, biology and behaviour of ammonoids may be reconsidered: for instance, they were probably good swimmers, like coleoids and contrary to nautilus [2,29].

Morphospaces and allometric spaces: phenotypic tools for studying evolutionary dynamics

Disparity-based analyses mainly consist in the comparison of two evolutionary patterns [16,17,23,39]: morphospace occupation of a clade through time versus taxonomic diversity. Concordances and discordances between them reveal macroevolutionary features such as extinction selectivity. However, disparity analyses are mostly based on adult specimens, and thus, in the absence of developmental data, prevent a comprehensive interpretation of these patterns. Fortunately, new tools

are now available to test for the potential effect of evolutionary developmental changes: the use of allometric space and allometric disparity [20], where allometric disparity is the diversity of allometric trajectories within a clade (Fig. 2). This approach is relatively easy to apply to ammonoids thanks to the use of Raup's model [44,45] to quantify shell shape and coiling geometry, the growth record supplied by their shell, and its adequation to Huxley's equation for simple allometry [27].

This method has been applied to ammonoids at the transition between Lower and Middle Jurassic [20], complementing a previous analysis based on adults only [40]. Results show different evolutionary dynamics among the two main ammonoids families (Fig. 2). Graphoceratidae do not show significant changes in adult size nor correlated changes in morphological and allometric disparity, while Hammatoceratidae display an increased allometric disparity at the beginning of Middle Jurassic associated with a relatively low morphological disparity. This pattern could be related to their concomitant decrease in adult size. It is worth noting that Hammatoceratidae gave rise to all post-Lower Jurassic ammonoids [37], and this may be due to their higher allometric disparity.

Phylogeny: time versus shape

Two main approaches are generally used to reconstruct phylogenetic trees of fossils [47,51,54]. The former uses stratigraphic succession as the main guide for inferring phylogenetic relationships (e.g. stratophenetic [22]), while the latter favours the use of morphological features of fossils (cladistic [24]). Hence, the latter accepts that the stratigraphic order may not reflect perfectly phylogenetic relationships, considering that the fossil record is often incomplete. Ammonoids may be seen as a relevant model to study such mismatches thanks to their rapid morphological evolutionary rate and their good fossil record.

Dayiceras, an endemic Lusitanian ammonoids genus is chosen as a case study. The previous stratophenetic-like study [12] has been confronted to a cladistic one [48] based on the same species (Fig. 3). Results display one mismatch between the two hypotheses (Fig. 3): the cladogram suggests that *Dayiceras splendens* and *D. amaltheiforme* diverged from a common ancestor after the appearance of *D. nanum*, while stratigraphic order suggests that *D. splendens* appeared before *D. nanum*. Going back to the field may give valuable indications to explain this mismatch: *D. splendens* is known from nearly 10 specimens only, all coming from a single bed in a single locality. Moreover, fossilisation is different among the species (*D. amaltheiforme*

and *D. nanum* are pyritized). Although morphological analysis may also be biased, these taphonomic features may explain the mismatch between cladistic-based and stratigraphic-based phylogenies.

Postcrisis recoveries and their lessons

Mass extinctions have greatly reduced—among other fossils—Ammonoids diversity. On the other hand, post-crisis recoveries offer new opportunities for surviving taxa to diversify and colonize free areas. Factors that enhance recoveries are explored here using the Permo–Triassic crisis that entailed the extinction of nearly 90% of the marine species.

Ammonoids are characterised by a rapid recovery during Lower Triassic [5]. Interestingly, their diversity is marked by synchronous increases and decreases in very different geographic areas. Particularly, diversity pattern, endemism and latitudinal taxonomic gradients seem to have been affected by sea surface temperature belts [5,6]. This postcrisis dynamics is calibrated using new radiometric ages [43] showing that the postcrisis recovery was very rapid (nearly 1.5 Myr).

Conclusions

Understanding evolution obviously requires to work on model organisms that allow concentrating research efforts. However, the nature of a “model” differ between biologists and paleontologists, and even within the field of paleontology: it may be either an extant organism, which is a model to reconstruct function and behaviour of a fossil (see section 2 herein), or a taxon authorising studies explicitly using geological time (see sections 3, 4 and 5 herein). Obviously, ammonoids are such a model, and the case studies herein give some illustrations of their relevance in developmental, phylogenetic or postcrisis studies of evolution. They also point out the need for subsequent analyses focusing on the extinction/radiation effects [28], the issue of phylogenetic reconstruction, and the assessment of the quality of the fossil record in a broader taxonomic context.

1. Introduction

«*Ammonoids are the quintessential fossils, seemingly covering all the major themes of paleontology*» ([14], p. xi). En entamant par cette phrase la préface de l'ouvrage de référence sur les ammonoïdes [35], Niles Eldredge, célèbre paléontologue évolutionniste américain, exprime clairement la portée du modèle « ammonite » en paléontologie. Les ammonoïdes, ou

ammonites dans leur expression vernaculaire, sont des céphalopodes qui apparaissent au Dévonien inférieur, il y a environ 400 Ma, probablement à partir d'une souche de bactridés, et disparaissent à la fin du Crétacé, il y a 65 Ma, embrassant 335 Ma d'histoire dans le domaine marin. Elles se divisent en groupes successifs, dont les définitions restent encore actuellement très empiriques : Agoniatitida, Clymeniida, Goniatiatida, Prolecanitida, Ceratitida, Ammonitida. Pour certains [1], les bactridés – céphalopodes intermédiaires entre les orthocéridés (à coquille droite) et les goniatites (ammonoïdes vraies à coquille enroulée) – doivent être inclus à cet ensemble, car ne possédant pas de caractères anatomiques singuliers les distinguant. Selon cette hypothèse, les ammonoïdes s.l. apparaîtraient alors au Ludlovien (Silurien supérieur). Alliant un excellent registre fossile, une vitesse d'évolution morphologique élevée, une coquille à croissance accrétaire (préservant l'ensemble des stades ontogénétiques d'un individu au sein d'une coquille adulte) et une forte dispersion géographique, les ammonoïdes réunissent des atouts irremplaçables pour explorer en détail l'évolution biologique, aux échelles microévolutive et macroévolutive. Nous nous proposons d'illustrer ici le fait évolutif chez les ammonoïdes au travers de quatre thèmes :

- leur place phylogénétique au sein des céphalopodes ;
- la construction d'espaces phénotypiques ;
- les concordances et discordances entre reconstruction phylogénétique et registre fossile ;
- les reconquêtes postcrises.

2. Quel modèle actuel pour reconstituer les ammonoïdes ?

Pendant de nombreuses années, il a été considéré qu'ammonoïdes et nautilus étaient de proches parents. Cette hypothèse était fondée sur la ressemblance générale de leur coquille externe, spiralée et cloisonnée. De nombreux spécialistes d'ammonoïdes ont activement participé à une meilleure connaissance du nautilus actuel [50], en partie pour permettre en retour une meilleure connaissance des ammonoïdes. Même si l'idée est encore mal relayée dans la classification actuelle des céphalopodes, les spécialistes ont globalement rejeté cette hypothèse [29], au profit de celle qui rapproche les ammonoïdes des coléoïdes, dont font partie seiches, calmars et poulpes (Fig. 1). Dans cette hypothèse, le nautilus actuel représenterait une branche primitive des céphalopodes, qui perdure actuellement. Jacobs et Landman [29] affirment clairement leur préférence à cette hypothèse en l'appuyant sur l'interprétation de traits ana-

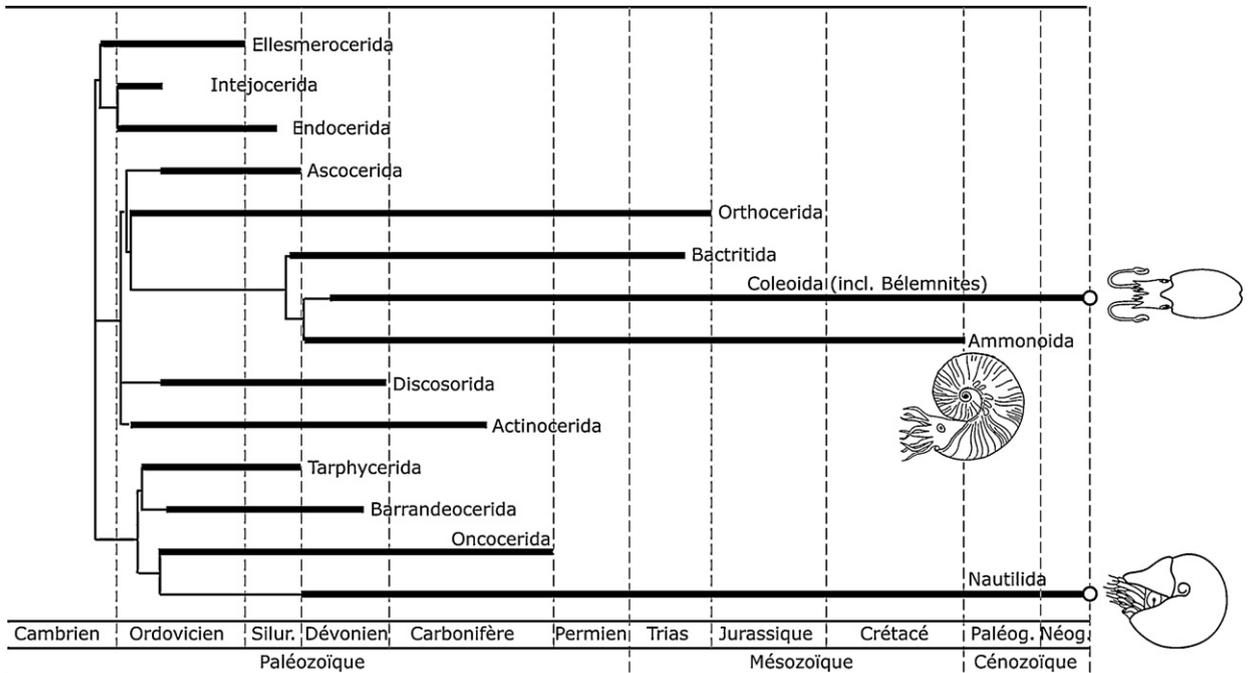


Fig. 1. Relations phylogénétiques (traits fins) et extensions stratigraphiques (traits épais) des groupes majeurs chez les céphalopodes. Relations phylogénétiques et extensions stratigraphiques d'après divers auteurs [13,25,26,29,31]. Les ronds blancs indiquent les taxons ayant des représentants actuels.

Fig. 1. Phylogenetic relationships (thin line) and stratigraphic ranges (thick line) of the main cephalopod groups. Phylogenetic relationships and stratigraphic ranges from various authors [13,25,26,29,31]. Open circles indicate taxon with present representatives.

tomiques, tels que la petite taille de la protoconque chez les ammonoïdes et les coléoïdes, comparée aux nautilus, la présence uniquement chez les ammonoïdes et les coléoïdes, de microtubercules sur la protoconque et d'un prosiphon (structure anatomique interne à la protoconque) ou encore le nombre d'éléments constituant la radula : sept dents et deux éléments marginaux chez les ammonoïdes et les coléoïdes, contre neuf dents et quatre éléments marginaux chez les nautilus. Dans ce cadre phylogénétique, la ressemblance de la coquille entre ammonoïde et nautilus deviendrait donc une pléiomorphie (une ressemblance primitive héritée).

Cet exemple montre que le choix d'un organisme modèle actuel de référence est donc directement lié à l'interprétation de l'évolution des caractères portés par les organismes. Ce changement de modèle – les coléoïdes au détriment des nautilus – n'est pas sans conséquence :

- le déplacement des ammonoïdes pourrait être lié à une contraction importante des muscles du manteau [29], comme le font les coléoïdes actuels et contrairement aux nautilus ;
- la vitesse de déplacement des ammonoïdes pourrait être relativement rapide à la manière des coléoïdes

dont la position anatomique des branchies permet une double activité intense et continue de respiration et de locomotion. Cela n'est pas le cas des nautilus, pour lesquels le mouvement des branchies pendant l'expulsion d'eau (permettant le déplacement), limite la fonction respiratoire qui en retour freine à son tour cette fonction d'expulsion d'eau : « *the dilemma to breathe or to move* » ([2], p. 28)

Dans le cas des nautilus, les jets d'eau permettant le déplacement sont alors provoqués par un mouvement de la tête de l'organisme dans la cavité du manteau. L'interprétation du mode de déplacement des ammonoïdes pourrait ainsi être fondamentalement différente selon le modèle d'inférence envisagé : nage rapide et continue en référence aux coléoïdes, contrairement à ce qui était considéré précédemment (nage lente et saccadée) en référence au nautilus. En revanche, le changement de modèle n'a que peu d'importance si les modèles potentiels possèdent la même caractéristique (dans notre cas, partagé à la fois par les nautilus et les coléoïdes) : ces deux groupes, par exemple, possèdent un mode de développement direct, sans stade larvaire [3], ce qui était donc aussi le cas des ammonoïdes.

3. Espaces morphologiques et espaces allométriques : approches morphologiques de la dynamique évolutive

Les analyses de disparité [16,17,23,39] consistent à comparer l'évolution de la diversité taxinomique d'un groupe, à l'occupation de l'espace morphologique par ce même groupe au cours de son histoire (diversification, déclin, crise...). Cette occupation est quantifiée par le biais d'indices de disparité morphologique (paramètres de dispersion) dont les éventuelles conjonctions et disjonctions avec le signal taxinomique sont, par leur récurrence, informatives sur le plan macroévolutif, par exemple, pour étudier la sélectivité des épisodes d'extinction ou encore le déploiement morphologique d'un clade au cours d'une radiation. Toutefois, ces courbes de disparité ont presque systématiquement été construites à partir de l'exploration d'espaces morphologiques, dans lesquels ne sont distribuées que les formes adultes des taxons. Cette absence de considération de l'ontogénèse restreint donc souvent aux seuls facteurs externes, le champ des hypothèses susceptibles d'expliquer les *patterns* observés. Les concepts d'espace allométrique et de disparité allométrique sont des approches possibles pour pallier cette limitation [20]. Un espace allométrique est une ordination multivariée des taxons, basée sur les caractéristiques de leurs ontogénèses (trajectoires allométriques). La disparité allométrique est, à l'instar de la disparité morphologique, une description quantitative de l'occupation de cet espace par les taxons considérés. Si un point dans un espace morphologique correspond à un type morphologique, un point dans l'espace allométrique correspond à un type de trajectoire, *i.e.* la succession continue des morphologies rencontrées par un taxon au cours de son ontogénèse (Fig. 2). La disparité allométrique est ainsi une estimation de la diversité des trajectoires allométriques exprimées par un groupe [20].

Cette approche allométrique est relativement facile à appliquer aux ammonoïdes. En effet, leur processus de croissance accrétaire assure l'enregistrement de l'intégralité de l'ontogénèse de la coquille. La quantification de la morphologie générale de l'enroulement du tube coquillier bénéficie du modèle proposé par Raup [44,45] fondé sur quatre paramètres (W, D, T et S) et sur les propriétés géométriques de la spirale logarithmique (Fig. 2). Plus récemment, l'emploi de points repères a été suggéré pour obtenir une description robuste de la géométrie de l'enroulement et munir l'espace morphologique d'une mesure adéquate de distance interforme [21,46]. Ce dernier point est particulièrement important dans le cadre des analyses de disparité. Enfin, chez les ammonoïdes,

la croissance est modélisable, au moins pour les stades postembryonnaires, par l'équation d'allométrie simple popularisée par Huxley [27,32]. C'est-à-dire que la trajectoire ontogénétique d'un individu dans l'espace des variables mesurées log-transformées est linéaire. Ainsi, la trajectoire d'un individu est assimilable à un vecteur et l'évolution des trajectoires entre taxons apparentés est alors envisageable de trois façons [32,52] :

- le phénomène de transposition latérale, où ancêtre et descendant ont des trajectoires distinctes mais parallèles ;
- le changement de pente, où ancêtre et descendant ont des trajectoires distinctes non parallèles. Cela implique une modification des patrons d'allométrie de croissance (covariation des traits) et donc des positions distinctes des taxons dans l'espace allométrique ;
- le changement de taille, où ancêtre et descendant partagent une même trajectoire, mais différent dans les tailles atteintes au stade adulte (par des taux ou des durées de croissance différents).

L'exploration conjointe des disparités morphologiques et allométriques, couplée au suivi des fluctuations des tailles adultes moyennes, autorise la distinction de ces trois types de changements dont les bases génétiques et développementales sont vraisemblablement différentes. Ces approches offrent donc une perspective développementale aux études de disparité en leur conférant une dimension « mécanistique » qui complète et fournit un support explicatif aux approches traditionnellement plus descriptives (« historique »), rencontrées en paléontologie.

Gerber et al. [20] ont appliqué ces méthodes aux ammonoïdes à la transition Jurassique inférieur–Jurassique moyen, déjà étudiées du point de vue des morphologies adultes [40]. Les résultats mettent en évidence des dynamiques évolutives contrastées entre les différentes familles (Fig. 2). Chez les Graphoceratidae, où les tailles moyennes adultes ne montrent pas de changements significatifs, les fortes variations de disparités allométriques, qui restent relativement indépendantes des fluctuations de disparité morphologique, suggèrent la prévalence des mécanismes de transposition latérale dans l'évolution morphologique de la famille. Au contraire, au début du Jurassique moyen, les Hammatoceratidae montrent une forte disparité allométrique, sans toutefois présenter une disparité morphologique plus élevée que celle des Graphoceratidae. Cela est dû à la chute importante des tailles adultes moyennes, concomitante de la diversification allométrique. L'évolution morphologique des Hammatoceratidae semble donc impliquer

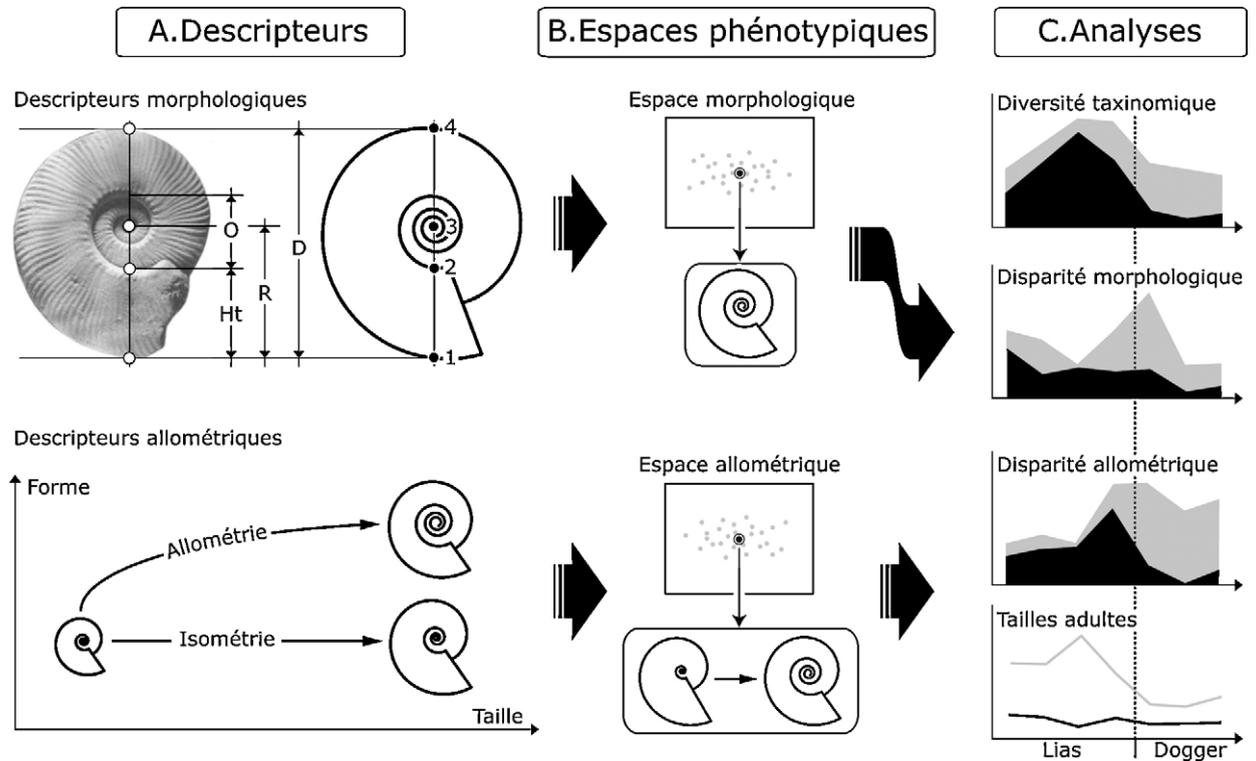


Fig. 2. A. Description morphologique d'une coquille d'ammonoïde. Prise à des tailles différentes, ces mesures offrent une caractérisation allométrique de l'ontogenèse d'un individu. B. Espaces morphologique et allométrique dans lesquels se distribuent les taxons considérés. Dans un espace morphologique, un point est une morphologie adulte, alors que dans un espace allométrique, un point est une trajectoire ontogénétique. C. Exploration quantifiée de ces espaces, couplée au suivi des fluctuations de la diversité taxinomique et des tailles adultes (cas de la transition Jurassique inférieur–Jurassique moyen chez les ammonoïdes [20]; gris : Hammatoceratidae; noir : Graphoceratidae).

Fig. 2. A. Morphological description on an ammonoid shell. The set of measurements, taken at different overall sizes, supplies an allometric characterization of individual ontogeny. B. Distribution of taxa studied in the morphospace and the allometric space. In a morphospace, a point corresponds to an adult shape, while in an allometric space, a point corresponds to an ontogenetic trajectory. C. Quantitative exploration of these spaces and joined analyses of changes in taxonomic diversity and adult sizes (illustrated here for the Early–Middle Jurassic transition in Ammonoids [20]; grey: Hammatoceratidae; black: Graphoceratidae).

des changements de pente et de taille. Il est intéressant de noter que les Hammatoceratidae forment le stock à partir duquel s'initie la radiation des ammonoïdes du Jurassique moyen [37].

Cette étude montre que le potentiel de développement des organismes n'est pas sans conséquence sur l'évolution des groupes. Étudier ce potentiel – par le biais de la disparité allométrique, par exemple – offre l'opportunité d'explorer plus en détail les mécanismes qui permettent à certains groupes de perdurer là où d'autres s'éteignent.

4. Phylogénie : le temps et la forme

En paléontologie, deux points de vue se sont très vite opposés dans la reconstruction des liens de parentés entre les taxons [47,51,54]. Le premier consiste à utiliser la succession stratigraphique des fossiles comme

guide des relations de parenté entre les espèces (e.g., stratophénétique [22]); le second préconise l'utilisation exclusive des caractères morphologiques des fossiles, indépendamment de leur position les uns par rapport aux autres dans l'enregistrement fossile (cladistique [24]). Une différence théorique fondamentale entre les deux repose sur le fait d'accepter ou non que des relations phylogénétiques puissent être discordantes avec l'ordre d'apparition des espèces dans le registre fossile. En d'autres termes, une espèce dont une analyse phylogénétique déduit qu'elle est plus dérivée qu'une seconde ne peut logiquement pas apparaître avant cette dernière dans le cours historique de l'évolution. Le registre fossile étant par nature fragmentaire et incomplet, peut-on faire confiance à l'ordre d'apparition des espèces dans le registre fossile et faire prévaloir la succession stratigraphique des taxons sur les données morphologiques pour reconstruire des liens de parentés ? Cette question

apparemment simple reste débattue, puisque cladistique et stratophénétique sont encore utilisées aujourd'hui, avec souvent une préférence pour l'une des méthodes au sein d'un groupe fossile donné [41]. Dans ce contexte, les ammonoïdes constituent un groupe approprié pour explorer les questions touchant au temps et à la phylogénie, puisqu'il montre un enregistrement fossile très bien documenté.

L'apparente continuité avec laquelle les espèces d'ammonoïdes se succèdent dans les séries sédimentaires a très vite conduit les spécialistes à rechercher des relations phylétiques quasiment directes entre ces espèces [49]. Ainsi, on trouve de nombreux exemples de phylogénies qui correspondent à une séquence de populations en position d'ancêtres et de descendants (i.e. une lignée), selon leur ordre d'apparition dans les strates [53]. Dans chaque lignée, la transformation morphologique progressive des populations au cours du temps peut être suivie sur un ou plusieurs caractères (e.g., la forme des côtes, le taux d'involution, la forme de la section du tour) et caractérise la tendance évolutive de la lignée. Plus récemment, des analyses cladistiques ont montré que des hypothèses phylogénétiques, fondées exclusivement sur l'étude des caractères morphologiques des coquilles, peuvent être construites et se révéler pertinentes [11,33,34]. Elles offrent ainsi une opportunité unique de confronter indépendamment les données morphologiques et temporelles dans les reconstructions phylogénétiques.

Le genre *Dayiceras*, dont l'origine provient d'une lignée plus ancienne appartenant au genre *Uptonia*, est endémique du bassin lusitanien au Pliensbachien (Jurassique inférieur). Le genre constitue un groupe monophylétique présentant suffisamment de caractères morphologiques pour réaliser une analyse cladistique et dont le registre fossile est excellent [12,48]. *Dayiceras* évolue sur une période de cinq horizons à ammonites pour une durée totale inférieure au million d'années. Les quatre espèces les plus anciennes apparaissent les unes après les autres en se remplaçant dans les séries sédimentaires sans jamais coexister. Les deux espèces les plus récentes, *Dayiceras amaltheiforme* et *D. nanum*, apparaissent en même temps et ne sont retrouvées que dans un ou deux niveaux sédimentaires (Fig. 3A). Cette succession a conduit à proposer une hypothèse évolutive stratophénétique [12], dans laquelle les espèces dérivent les unes des autres selon leur ordre d'apparition stratigraphique (Fig. 3B). L'analyse cladistique des mêmes espèces [48], incluant 19 caractères morphologiques caractérisant la forme de la spire, l'ornementation et l'enroulement a abouti à un arbre phylogénétique impliquant des relations de parentés assez différentes de

celles qui sont supposées par l'hypothèse stratophénétique (Fig. 3C). Par exemple, *D. amaltheiforme* est plus étroitement apparentée à *D. splendens*, alors qu'elle l'était davantage à *D. nanum* dans l'hypothèse précédente. Une autre information portée par le cladogramme concerne l'ordre d'apparition des événements évolutifs, c'est-à-dire la chronologie relative de la divergence des taxons (ici des espèces), puisque l'ordre de branchement des nœuds dans l'arbre prédit l'ordre d'apparition de ces divergences. L'addition des données stratigraphiques sur le cladogramme fait donc immédiatement apparaître les concordances et discordances entre le *pattern* phylogénétique et le *pattern* stratigraphique. Dans le cas des *Dayiceras*, l'hypothèse cladistique implique une seule incohérence avec l'enregistrement fossile (Fig. 3D). L'ordre de branchement des nœuds sur le cladogramme indique que *D. splendens* et *D. amaltheiforme* ont divergé à partir d'un ancêtre commun après l'apparition de *D. nanum*, alors que l'enregistrement fossile indique que *D. splendens* est apparu avant *D. nanum*. Seul un retour aux données peut permettre de savoir si la cause de cette discordance est imputable à la mauvaise qualité de l'enregistrement fossile ou à une défaillance de l'analyse des caractères. Dans notre exemple, la partie du cladogramme impliquant une incohérence avec l'enregistrement fossile correspond à la partie du registre fossile où les données sont les plus fragiles. *D. splendens* n'est connu que par une dizaine de spécimens découverts dans un seul niveau stratigraphique d'une seule localité du bassin lusitanien [36]; les espèces *D. amaltheiforme* et *D. nanum* sont retrouvées en abondance dans cette localité, dans un seul banc et leur préservation diffère des *D. splendens*, puisqu'ils sont pyriteux. La différence de préservation et le fait qu'aucune autre espèce d'ammonoïdes ne soit présente dans le banc à *D. splendens* suggèrent que des conditions taphonomiques particulières ont pu affecter la préservation des coquilles et biaiser l'ordre d'apparition des espèces dans le registre fossile. Pour trouver des arguments permettant d'accepter ou de rejeter l'existence d'un tel biais, un effort particulier sur le terrain devrait être conduit dans les niveaux considérés, tant pour découvrir s'il existe des *D. nanum* dans le banc à *D. splendens*, que pour récolter de nouvelles informations taphonomiques. De même, un retour aux caractères morphologiques doit être effectué pour vérifier la fiabilité du résultat cladistique. Si ces investigations s'avèrent en faveur de ce dernier, cela impliquera de changer une grande partie de l'histoire évolutive des *Dayiceras*.

Cet exemple montre que reconstruire une phylogénie par l'argument unique de la succession fossilifère offre peu de possibilité de test de l'hypothèse phy-

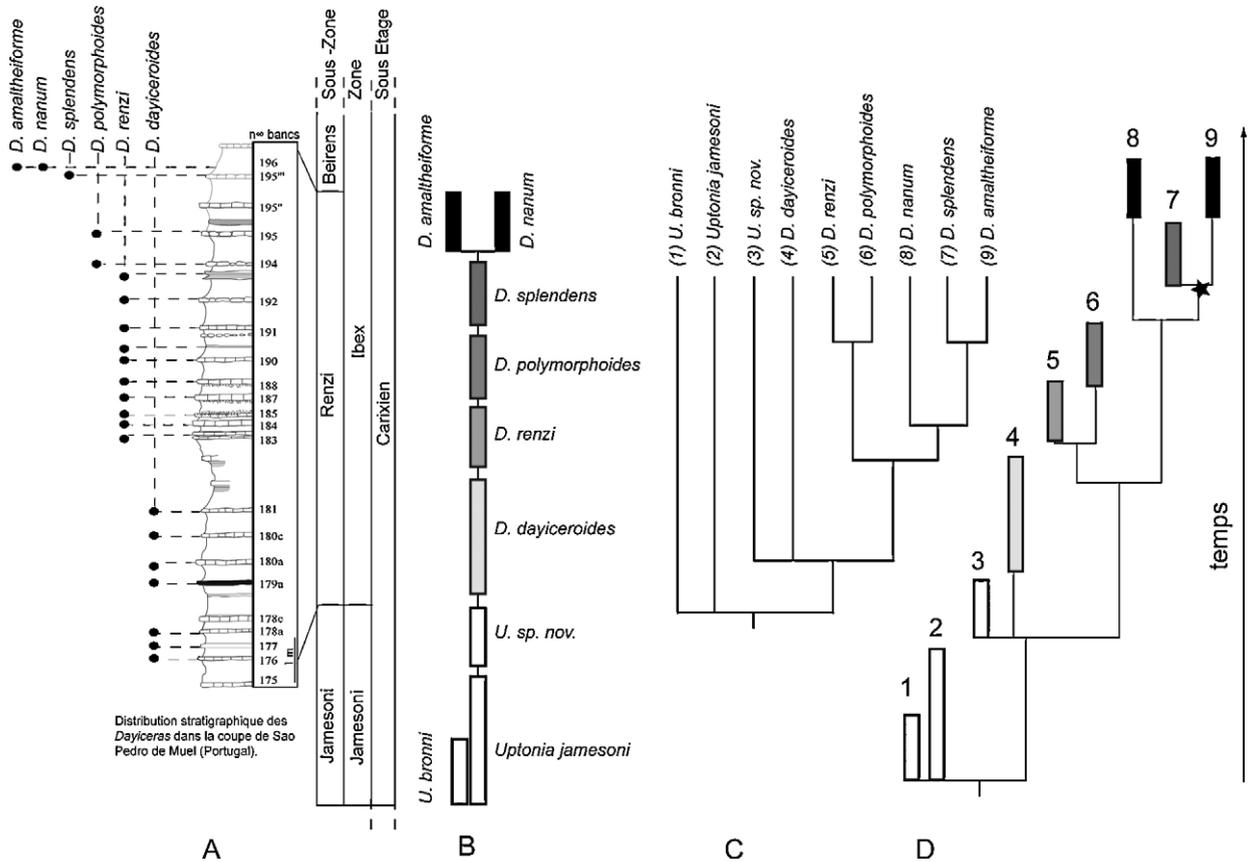


Fig. 3. A. Succession stratigraphique des espèces dans une coupe représentative de l'enregistrement fossile des *Dayiceras* dans le bassin lusitanien et corrélation avec la biozonation à ammonites. Les cercles noirs indiquent la présence des fossiles dans les bancs. B. Hypothèse stratophénétique (d'après [12] modifiée). Les rectangles représentent l'extension stratigraphique des espèces. C. Hypothèse phylogénétique (cladogramme) (d'après [48]). D. Arbre associant le cladogramme et l'extension stratigraphique des espèces. L'étoile indique le nœud impliquant une incohérence entre les relations de parenté et l'enregistrement fossile.

Fig. 3. A. Section depicting the species succession of the *Dayiceras* in the Lusitanian Basin, correlated with biochronological framework. Black circles indicate the occurrence of the species in strata. B. Stratophenetic hypothesis (modified from [12]). C. Phylogenetic hypothesis (cladogram) (from [48]). D. Cladogram mapped against geological time. The star indicates stratigraphically inconsistent node.

logénétique produite et que même dans un cas où l'enregistrement fossilifère est considéré de très bonne qualité, des relations de parenté alternatives bien argumentées peuvent être proposées à partir de l'analyse des caractères morphologiques. Une démarche cladistique comparée *a posteriori* au registre fossile permet davantage de contrôle des résultats et oblige à reconsidérer les données morphologiques et stratigraphiques pour tester la robustesse des hypothèses phylogénétiques produites. Réévaluer les phylogénies des ammonoïdes avec ce type de démarche devrait conduire à améliorer significativement les connaissances sur l'évolution de ce groupe.

5. Récupération postcrise : quels enseignements ?

Les ammonoïdes ont été profondément marquées par les extinctions de masse, notamment par des réductions

drastiques de leur diversité touchant tous les groupes à l'échelle planétaire. Ces chutes de diversité exceptionnelles sont des phases intenses, plus ou moins rapides, suivies de radiations évolutives, pendant lesquelles de nouveaux groupes deviennent dominants et colonisent les océans. Afin de mieux appréhender les processus, rythmes et modalités entrant en jeu dans les phases de rediversification, de radiations et de dispersion des ammonoïdes, notamment l'influence des différents facteurs biotiques ou abiotiques (e.g., paléogéographie, climat, paléocéanographie), l'exemple de la plus grande des cinq extinctions de masse du Phanérozoïque : la crise Permo–Trias (≈ 252 Ma) et de sa récupération, est ici discuté. Cette dernière a considérablement affecté l'évolution de la vie en décimant plus de 90 % des espèces marines. Le temps de récupération biotique (ou rediversification) postcrise est en général

considéré comme extrêmement long et recouvrant en totalité le Trias inférieur. Durant cette période, aucun événement tectonique majeur n'est connu ; la paléogéographie est stable, les continents sont réunis en un seul bloc (la Pangée) et entourés par l'océan Panthalassa. Le Trias inférieur est, par conséquent, très approprié pour analyser les éventuelles influences des modifications climatiques et/ou océanographiques sur la récupération biotique, notamment via les variations des motifs de diversité et de distribution des organismes marins.

Globalement, la récupération des ammonoïdes au Trias inférieur suit une tendance à l'augmentation rapide de la diversité [5], tout comme les conodontes [42]. Les ammonoïdes ont subi, au cours de cette période, une succession d'augmentations et de chutes de la diversité, et cela de façon parfaitement synchrone dans diverses régions paléogéographiquement éloignées [4,5]. Le schéma classique d'une récupération logistique et monotone au Trias inférieur est donc fortement remis en cause. Parmi les événements affectant la récupération des ammonoïdes, deux radiations majeures ont eu lieu au Smithien et Spathien (Fig. 4) et ont été à chaque fois concomitantes d'une structuration latitudinale marquée des assemblages d'ammonoïdes. En se basant sur un jeu de données regroupant une vingtaine de localités, homogénéisé au niveau taxinomique du genre, et en utilisant divers outils analytiques classiques, Brayard et al. [5,6] ont suggéré que les fluctuations de diversité, d'endémisme et l'installation de gradients latitudinaux de diversité des ammonoïdes au cours du Trias inférieur étaient concomitantes de l'apparition de ceintures latitudinales de températures (*sea surface temperature* [SST]) dans les océans. Les principales conclusions de ces travaux sont les suivantes :

- la configuration paléobiogéographique au début du Trias inférieur (Griesbachien) est relativement simple avec peu de genres, tous cosmopolites (Fig. 4,1) ;
- un gradient latitudinal de diversité se met en place progressivement (Fig. 4,3) ;
- la différenciation latitudinale maximale est atteinte au Spathien, avec de nombreux genres endémiques et des assemblages fauniques totalement différents entre domaines boréaux et équatoriaux (Fig. 4,4) ;
- de façon surprenante, le gradient latitudinal de diversité ne s'établit pas de façon monotone. La fin du Smithien est notamment marquée par un retour brutal à une configuration paléobiogéographique similaire à celle du Griesbachien (Fig. 4,1–3).

La mise en place de gradients latitudinaux de diversité marqués au cours du Smithien et du Spathien serait

donc à mettre potentiellement en relation directe avec la formation et les variations du gradient latitudinal de SST. Ainsi, si l'hypothèse raisonnable que les ammonoïdes sont des organismes température-dépendants est prise en compte, il apparaît que le gradient latitudinal de SST a peut-être évolué d'un gradient uniformément chaud (configuration fini-permienne et griesbachienne) vers un gradient beaucoup plus contrasté (Smithien et Spathien). Cependant, il existe au moins une phase énigmatique de réversion de ce système à la fin du Smithien (Fig. 4-3). Durant cet intervalle, le gradient latitudinal de diversité s'effondre et les ammonoïdes présentent des distributions très cosmopolites et un fort pourcentage d'extinction. La distribution des ammonoïdes à la fin du Smithien correspondrait alors à un gradient latitudinal de SST très faible. En outre, de nouvelles approches numériques servant à la reconstruction des paléoenvironnements, notamment d'un point de vue paléoclimatique ou paléocéanographique, ont été proposées [8] et ont confirmé que l'évolution des faunes d'ammonoïdes du Trias inférieur s'est effectuée à partir d'une configuration simple avec peu de genres, tous cosmopolites, vers une configuration complexe avec de nombreux genres endémiques [6].

Les événements biotiques affectant les ammonoïdes, et notamment le changement de configuration paléobiogéographique à la fin du Smithien, coïncident avec des événements marqués de l'enregistrement isotopique ($\delta^{13}\text{C}$), sédimentologiques (e.g., fin des apports silicoclastiques en domaine téthysien) et palynologiques (e.g., ratio éléments hygrophytes/xérophytes en domaine boréal) dans diverses régions [19]. Les événements biotiques, géochimiques, sédimentologiques et palynologiques enregistrés s'illustrent ainsi de façon globale, soulignant aussi le rôle potentiel important du climat dans les variations de diversité des divers groupes fauniques lors de la récupération.

Cette dynamique de rediversification postcrise peut aussi être calibrée en partie grâce à de nouveaux âges radiométriques U/Pb [43]. Ces nouvelles datations ont notamment mis en évidence que le Trias inférieur était court (≈ 5 ma *contra* 10 ma) et que ses trois premiers sous-étages (Griesbachien, Dienerien et Smithien) étaient de très courte durée (≈ 700 ka chacun; Fig. 4). Elles amènent aussi de nombreux éclairages sur la rediversification étudiée :

- les ammonoïdes ont récupéré une diversité très forte dès le Smithien (≈ 1.5 Ma après la crise P/T), ce qui peut être qualifié d'explosif en comparaison des rediversifications connues ;

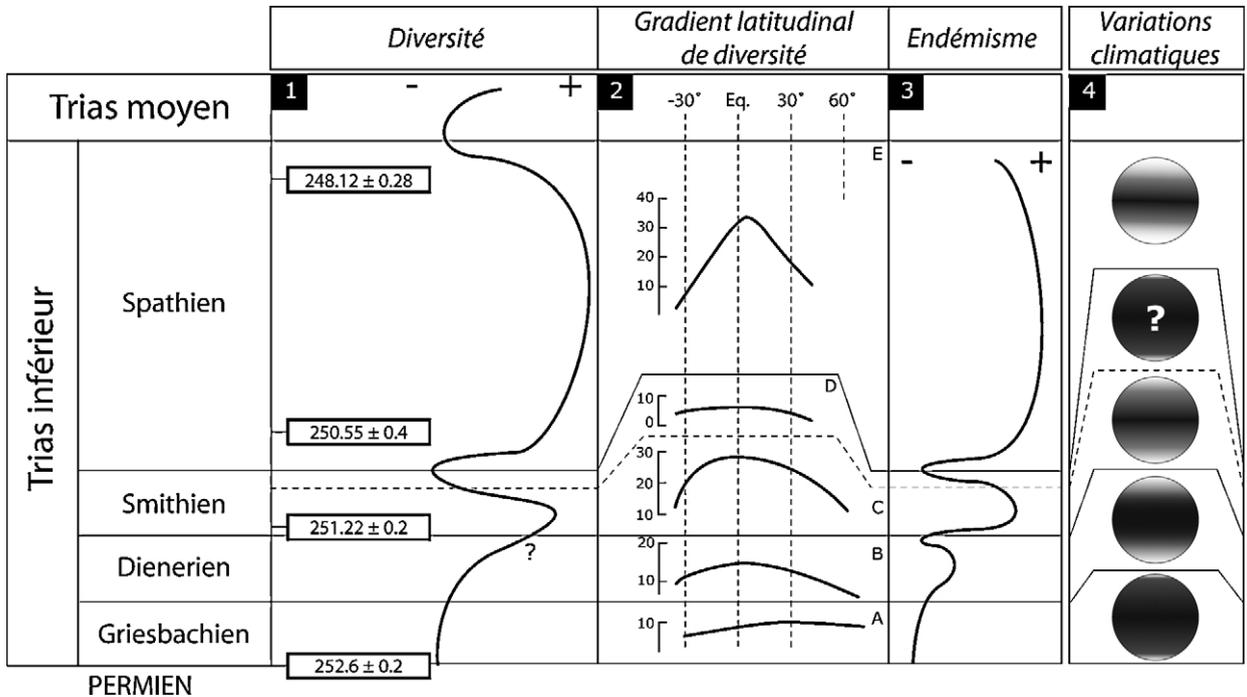


Fig. 4. Modifiée d'après [7]. Tendances globales simplifiées pendant le Trias inférieur. Colonnes 1 à 3 : diversité, endémisme et gradients latitudinaux de diversité de ammonoïdes, d'après [5,6,9]. Colonne 4 : interprétation climatique (noir au blanc : températures élevées à faibles, respectivement). Âges radiométriques d'après divers auteurs [18,38,43].

Fig. 4. Modified after [7]. Simplified trends of the ammonoid recovery during the Early Triassic. Columns 1 to 3: diversity, endemism and latitudinal gradient of diversity, after [5,6,9]. Column 4: interpretation of Early Triassic climatic fluctuations (black to white colors represent high to low temperatures, respectively). Radiometric ages after [18,38,43].

- l'événement marqué des enregistrements géochimiques, sédimentologiques et palynologiques (concomitants de l'effondrement du gradient de diversité des ammonoïdes) de la fin du Smithien apparaît comme extrêmement brutal.

Ces résultats obtenus sur les ammonoïdes du Trias inférieur soulignent l'importance et l'intérêt d'une étude simultanée des rythmes de la récupération et des enregistrements sédimentaire, géochimique et palynologique associés. L'évolution des ammonoïdes reflète ainsi en grande partie l'impact de différents facteurs environnementaux et de leurs fluctuations sur la distribution spatiale et temporelle de la biodiversité.

6. Conclusion

Les sciences de l'évolution, par leur aspect unificateur : la compréhension des mécanismes et des *patterns* évolutifs (*i.e.* l'organisation apparente du monde vivant [15]) nécessitent de s'appuyer sur des organismes modèles. Pour les biologistes, l'organisme modèle est un organisme sur lequel se concentrent un grand

nombre de recherches. On peut citer la drosophile *Drosophila melanogaster* en génétique des populations, l'oursin *Paracentrotus lividus* en biologie du développement ou encore la seiche *Sepia officinalis* pour l'analyse du comportement. Le choix d'un tel modèle biologique est contraint par son pouvoir de généralisation des résultats mais aussi par la disponibilité des individus dans la nature et par les possibilités d'élevage en laboratoire. Utiliser ces modèles permet de concentrer les recherches (mise en commun d'outils, de compétences, de bibliographie), afin d'accélérer la connaissance scientifique. En paléontologie, un organisme modèle est un taxon actuel utilisé pour inférer les caractéristiques inconnues d'un taxon fossile. Cet organisme modèle, nommé ici modèle d'inférence, est choisi pour sa proximité phylétique avec le taxon fossile (choix des coléoides dans une comparaison avec les ammonoïdes, cf. section 2) ou pour sa similarité fonctionnelle, indépendamment du contexte phylétique (choix des nautilus dans une comparaison avec les ammonoïdes, cf. section 2) [10]. Bien évidemment, plus ce modèle d'inférence est connu, meilleures seront les reconstitutions. Nous pouvons ajouter un troisième type de modèle en sciences de l'évolution, qui

soutient des travaux nécessitant la profondeur du temps (cf. ci-avant sections 3, 4 et 5) : un taxon fossile qui possède des caractéristiques d'étude favorables au regard du temps géologique (*i.e.*, bon registre fossile, répartition paléogéographique variée). Il semble évident que les ammonoïdes, par leurs 335 Ma d'histoire évolutive, leur excellent registre fossile et leur facilité d'analyse morphologique, constituent cet excellent modèle. Si l'observation du fait évolutif dans sa dimension temporelle fut largement nourrie des observations réalisées sur les ammonoïdes, les quelques exemples développés ci-avant font émerger de futurs axes de recherches qui renforceront encore notre compréhension de l'évolution biologique. Ces axes se focalisent sur la dynamique de la biodiversité au travers du couple extinction/radiation qui peut être vu comme une expérimentation naturelle [28] sur la reconstruction des relations de parenté, où tout – ou presque – reste à faire chez les ammonoïdes ou encore sur l'exploration du registre fossile qui contraint fortement notre perception du monde biologique passé [30].

En attendant, notre conclusion sera celle d'Eldredge [14], à la fin de sa préface de l'ouvrage de référence sur les ammonoïdes [35] : « *I can only conclude that, over and above the prodigious intellectual contributions that continue to come from contemplation of these marvelous animals [...], ammonoids also have that certain je ne sais quoi that will always keep them at the forefront of the paleontological realm* » ([14], p. xii).

Remerciements

Cet article est une contribution à l'équipe « forme, évolution, diversité » de l'UMR 5561 Biogéosciences et à l'UMR 5143 Paléobiodiversité et Paléoenvironnements.

Références

- [1] R.T. Becker, J. Kullmann, Paleozoic Ammonoids in Space and Time, in: N.H. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis (Eds.), *Ammonoid Paleobiology*, Plenum Press, New York, 1996, pp. 711–753.
- [2] V.A. Bizikov, Reanalysis of functional design of *Nautilus* locomotory and respiratory systems, *Am. Malac. Bull.* 17 (2002) 17–30.
- [3] S.V. Boletzky, The “larvae” of cephalopoda: a review, *Thal. Jugosl.* 10 (1974) 45–76.
- [4] A. Brayard, H. Bucher, New Smithian (Early Triassic) ammonoid faunas from northwestern Guangxi (South China): taxonomy and biochronology, *Fossils Strata* 55 (2008) 179.
- [5] A. Brayard, H. Bucher, G. Escarguel, F. Fluteau, S. Bourquin, T. Galfetti, The Early Triassic ammonoid recovery: paleoclimatic significance of diversity gradients, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 239 (2006) 374–395.
- [6] A. Brayard, G. Escarguel, H. Bucher, The biogeography of Early Triassic ammonoid faunas: clusters, gradients, and networks, *Geobios* 40 (2007) 749–765.
- [7] A. Brayard, G. Escarguel, H. Bucher, T. Brühwiler, Smithian and Spathian (Early Triassic) ammonoid assemblages from terranes: Paleoclimatographic and paleogeographic implications, *J. Asian Earth Sci.*, sous presse.
- [8] A. Brayard, M.A. Héran, L. Costeur, G. Escarguel, Triassic and Cenozoic palaeobiogeography: two case studies in quantitative modelling using IDL®, *Pal. Elec.* 7 (2004) 22.
- [9] T. Brühwiler, A. Brayard, H. Bucher, K. Guodun, Griesbachian and Dienerian (Early Triassic) ammonoid faunas from northwestern Guangxi and southern Guizhou (South China), *Palaeontology* 51 (2008) 1151–1180.
- [10] H.N. Bryant, A.P. Russel, The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa, *Phil. Trans. Royal Soc. London Ser. B* 337 (1992) 405–418.
- [11] F. Cecca, I. Rouget, Anagenetic evolution of the Early Tithonian ammonite genus *Semiformiceras* tested with cladistic analysis, *Palaeontology* 49 (2005) 1069–1080.
- [12] J.-L. Dommergues, L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale, Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon, 1987, 297 p.
- [13] P. Doyle, Mollusca: Cephalopoda (Coleoidea), in: M.J. Benton (Ed.), *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, Londres, 1993, pp. 229–236.
- [14] N. Eldredge, Foreword: Ammonoids Do It All, in: N.H. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis (Eds.), *Ammonoid Paleobiology*, Plenum Press, New York, 1996, pp. xi–xii.
- [15] N. Eldredge, J. Cracraft, *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*, Columbia University Press, New York, 1980, p. 349.
- [16] M. Foote, Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity, *Paleobiology* 19 (1993) 185–204.
- [17] M. Foote, The evolution of morphological diversity, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28 (1997) 129–152.
- [18] T. Galfetti, H. Bucher, M. Ovtcharova, U. Schaltegger, A. Brayard, T. Brühwiler, N. Goudemand, H. Weissert, P.A. Hochuli, F. Cordey, K. Guodun, U-Pb ages calibration of the Early Triassic integrated carbonate carbon isotope and ammonoid records, *Earth Planet. Sci. Lett.* 258 (2007) 593–604.
- [19] T. Galfetti, P.A. Hochuli, A. Brayard, H. Bucher, H. Weissert, J.O. Vigran, The Smithian/Spathian boundary event: a global climatic change in the wake of the end-Permian biotic crisis, *Geology* 35 (2007) 291–294.
- [20] S. Gerber, G.J. Eble, P. Neige, Allometric space and allometric disparity: a developmental perspective in the macroevolutionary analysis of morphological disparity, *Evolution* 62 (2008) 1450–1457.
- [21] S. Gerber, P. Neige, G.J. Eble, Combining ontogenetic and evolutionary scales of morphological disparity: a study of Early Jurassic ammonites, *Evol. Dev.* 9 (2007) 472–482.
- [22] P.D. Gingerich, The Stratophenetic Approach to Phylogeny Reconstruction in Vertebrate Paleontology, in: J. Cracraft, N. Eldredge (Eds.), *Phylogenetic Analysis and Paleontology*, Columbia University Press, 1979, pp. 42–77.
- [23] S.J. Gould, *Wonderful Life: the Burgess Shale and the Nature of History*, Norton, New York, 1989, p. 347.
- [24] W. Hennig, *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press, Urbana, 1966, p. 263.

- [25] M.R. House On the origin, classification and evolution of the early Ammonoidea, in M.R. House, J.R. Senior (Eds.), *The Ammonoidea*, Syst. Ass. Special Vol. 18, 1981, pp. 3–36.
- [26] M.R. House, *Class Cephalopoda*, in: J.W. Murray (Ed.), *Atlas of Invertebrate Macrofossils*, Longman, Harlow, 1985, pp. 114–152.
- [27] J.S. Huxley, *Problems of Relative Growth*, Methuen, London, 1932, p. 276.
- [28] D. Jablonski, The future of the fossil record, *Science* 284 (1999) 2114–2116.
- [29] D.K. Jacobs, N.H. Landman, *Nautilus* – a poor model for the function and behavior of ammonoids? *Lethaia* 26 (1993) 101–111.
- [30] S.M. Kidwell, S.M. Holland, The quality of the fossil record: implications for evolutionary analyses, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33 (2002) 561–588.
- [31] A.H. King, *Mollusca: Cephalopoda (Nautiloidea)*, in: M.J. Benton (Ed.), *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, Londres, 1993, pp. 169–188.
- [32] C.P. Klingenberg, Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny, *Biol. Rev.* 73 (1998) 79–123.
- [33] D. Korn, Evolution of the Goniatitaceae and Viséan–Namurian biogeography, *Acta Paleontologica Polonica* 42 (1997) 177–199.
- [34] N.H. Landman, J.L. Dommergues, D. Marchand, The complex nature of progenetic species: examples from Mesozoic ammonites, *Lethaia* 24 (1991) 409–421.
- [35] N.H. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis, *Ammonoid Paleobiology*, Plenum Press, New York, 1996, p. 857.
- [36] R. Mouterde, J.L. Dommergues, R.B. Rocha, *Atlas des fossiles caractéristiques du Lias portugais. II Carixien*, Ciências da Terra, Lisboa 7 (1983) 187–254.
- [37] S. Moyné, P. Neige, Cladistic analysis of the Middle Jurassic ammonite radiation, *Geol. Mag.* 141 (2004) 115–223.
- [38] R. Mundil, K.R. Ludwig, I. Metcalfe, P.R. Renne, Age and timing of the Permian mass extinctions: U/Pb dating of closed systems zircons, *Science* 305 (2004) 1760–1763.
- [39] P. Neige, Le débat macroévolutif : apports de la disparité morphologique, *C.R. Palevol* 2 (2003) 423–433.
- [40] P. Neige, S. Elmi, L. Rulleau, Existe-t-il une crise au passage Lias–Dogger chez les ammonites? Approche morphométrique par quantification de la disparité morphologique, *Bull. Soc. Geol. France* 172 (2001) 257–264.
- [41] P. Neige, I. Rouget, S. Moyné, Phylogenetic practices among scholars of fossil Cephalopods, with special reference to clastics, in: N.H. Landman, R.A. Davis, R.H. Mapes (Eds.), *Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives*, 2007, pp. 3–14.
- [42] M.J. Orchard, Conodont diversity and evolution through the Latest Permian and Early Triassic upheavals., *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 252 (2007) (2007) 93–117.
- [43] M. Ovtcharova, H. Bucher, U. Schaltegger, T. Galfetti, A. Brayard, J. Guex, New late Early Triassic and Anisian U-Pb ages from South China: calibration with the ammonoid time scale and implications for the timing of the Triassic biotic recovery, *Earth Planet. Sci. Lett.* 243 (2006) 463–475.
- [44] D.M. Raup, Geometric analysis of shell coiling: general problems, *J. Paleontol.* 40 (1966) 1178–1190.
- [45] D.M. Raup, Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids, *J. Paleontol.* 41 (1967) 43–65.
- [46] R.A. Reyment, W.J. Kennedy, Taxonomic recognition of species of *Neogastropilites* (Ammonoidea, Cenomanian) by geometric morphometric methods, *Cretaceous Res.* 19 (1998) 25–42.
- [47] O. Rieppel, L. Grande, *Interpreting the Hierarchy of Nature: from Systematic Pattern to Evolutionary Process Theories*, Academic Press, 1994, p. 293.
- [48] I. Rouget, Reconstruction phylogénétique chez les ammonites: confrontation des approches cladistique et stratigraphique. Le cas des *Dayiceras* (Ammonitina, Eoderoceratidae), Thèse Université de Bourgogne, 2002, 286 p.
- [49] I. Rouget, P. Neige, J.-L. Dommergues, L'analyse phylogénétique chez les ammonites : état des lieux et perspectives, *Bull. Soc. geol. France* 175 (2004) 507–512.
- [50] W.B. Saunders, N.H. Landman, *Nautilus: the Biology and Paleobiology of a Living Fossil*, Plenum Press, New York, 1987, p. 632.
- [51] B. Schaeffer, M.K. Hecht, N. Eldredge, Phylogeny and paleontology, *Evol. Biol.* 6 (1972) 31–46.
- [52] B.T. Shea, Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations, *J. Zool.* 206 (1985) 367–390.
- [53] H. Tintant, Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Publication de l'Université de Dijon 24, 1963, 500 p.
- [54] E.O. Wiley, Karl Popper, systematic and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists, *Syst. Zool.* 24 (1975) 233–243.