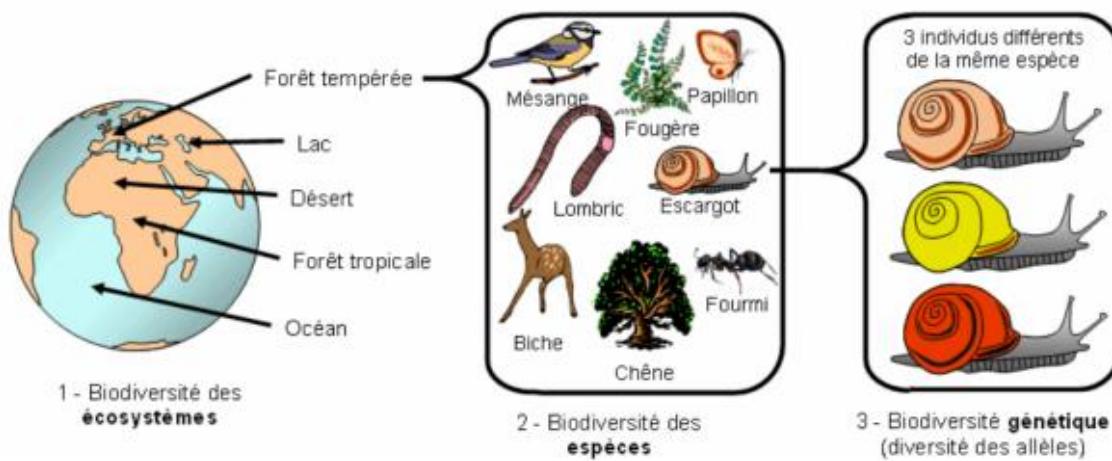


Chapitre 1 Diversité & paléobiodiversité

1. Diversité et paléobiodiversité

- * La biodiversité correspond à la diversité du vivant : c'est-à-dire de la faune et de la flore. On peut définir la biodiversité à plusieurs échelles.
- * Le mot biodiversité signifie « diversité du vivant ». Cette diversité peut être observée à différentes échelles : l'échelle des écosystèmes, l'échelle des espèces et l'échelle génétique.

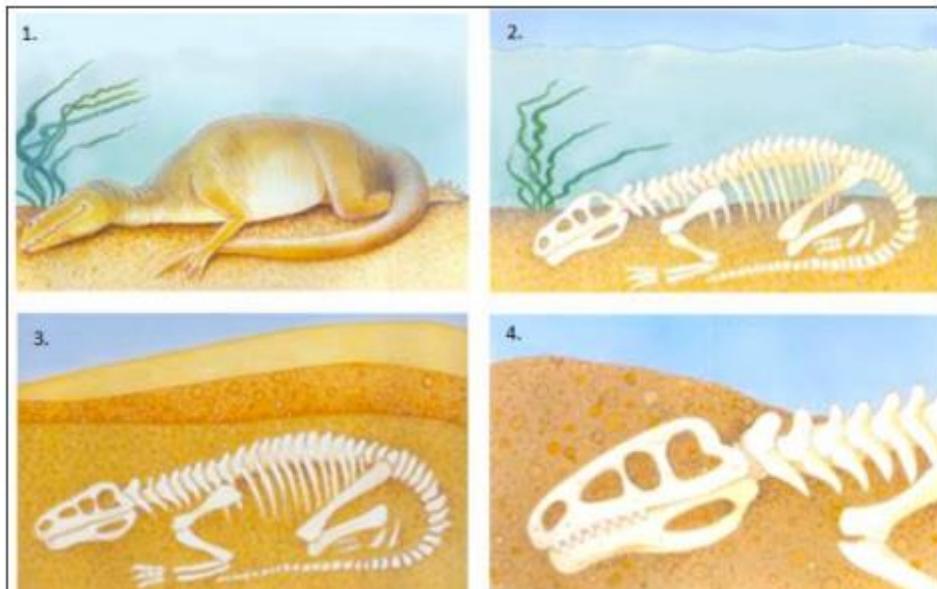


Différentes biodiversités

- * La biodiversité des écosystèmes est liée aux conditions du milieu (biotope) : luminosité, pluviométrie... Les peuplements végétaux et animaux (biocénose) se répartissent en fonction de ces paramètres environnementaux.
- * Dans un écosystème, la biodiversité se traduit par un nombre plus ou moins grand d'espèces. Une espèce regroupe des individus partageant des caractères propres à l'espèce et qui peuvent se reproduire et engendrer une descendance viable.
- * Au sein d'une espèce, il existe une diversité morphologique qui est issue d'une diversité génétique.

1.2. La biodiversité au cours du temps

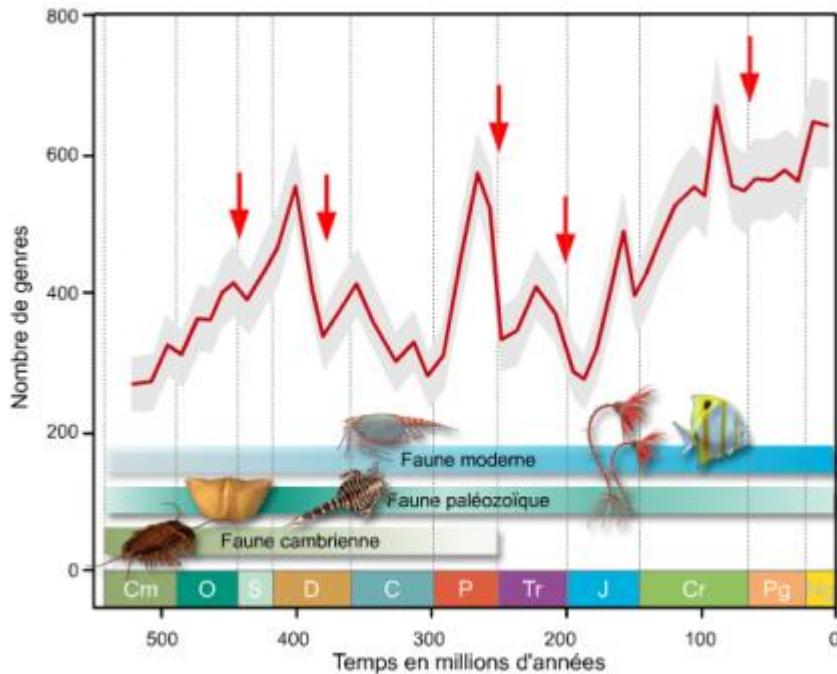
L'étude des fossiles nous renseigne sur la biodiversité à l'échelle des temps géologiques. La mesure de la biodiversité du passé ou paléobiodiversité est un exercice périlleux qui doit éviter bien des écueils. On n'échantillonne plus des êtres vivants mais des fossiles ce qui complique la tâche et pose les questions suivantes. La collection recueillie est-elle représentative d'une époque donnée? La qualité de la conservation, meilleure dans les collections récentes, ne fausse-t-elle pas l'évaluation?



Etapes d'enfouissement et fossilisation

Exemple de biodiversité : cas des espèces marines

La première commence au Cambrien pour se terminer au début du Dévonien, la seconde très brève a lieu au Permien et la dernière se déroule au Jurassique et au Crétacé. Ces diversifications sont à mettre en relation avec la succession des faunes mais aussi avec le climat global de la Planète et la position des continents. La dernière phase est liée à la dislocation de la Pangée tandis que la diversification permienne correspond à la fin de la glaciation carbonifère.



Diversification des genres d'animaux marins au cours des temps géologiques

1.3. Périodes d'extinction

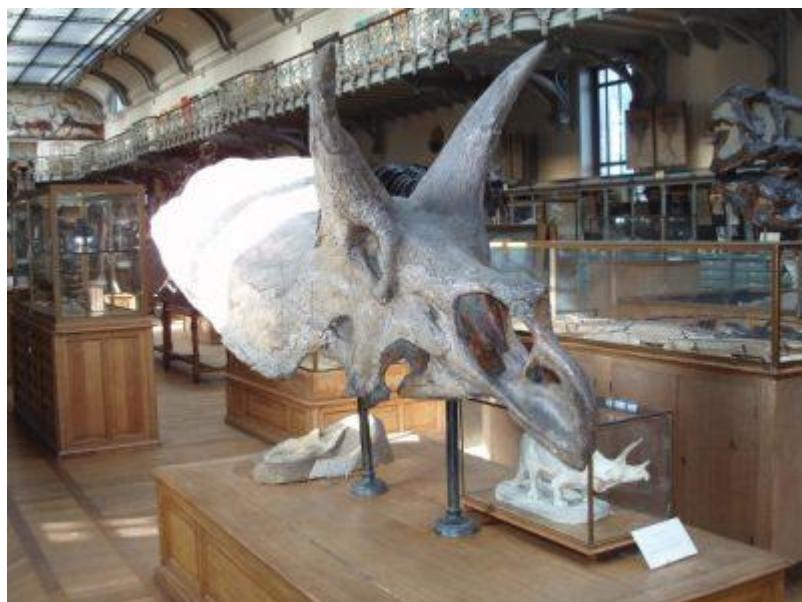
Les crises biologiques sont un exemple de modifications importantes de la biodiversité (extinction massives, suivies de périodes de diversification) Des changements environnementaux très importants (impact de météorite, volcanisme) induisent une extinction massive des espèces, et correspondent aux crises biologiques.

Ces crises sont généralement suivies de période de diversification. La résolution choisie met mal en évidence ou gomme les 5 grandes crises de la biodiversité car celles-ci sont brèves. Pour les 3 grandes crises mises en évidences, trouver les causes reconnues par les scientifiques, les grands groupes d'animaux disparus et les groupes d'animaux qui se sont diversifiés lors de la phase de diversification qui a suivi ces crises.

La biodiversité varie au gré de l'évolution de conditions environnementales et de l'histoire de la Terre. La réponse des écosystèmes dépend du milieu et des facteurs environnementaux. Les intervalles critiques de variations de la paléobiodiversité correspondent aux crises mineures à modérées (comme les événements anoxiques océaniques et hyperthermiques) aux extinctions massives (crise ordovicienne, fini-dévonienne, crise Permien-Trias, crise Trias-Jurassique, crise Crétacé-Paléogène) mais aussi aux périodes de récupération et rediversification. Ainsi, entre chaque crise la biodiversité

se réinvente, dans ce que l'on appelle les périodes de récupération qui remodèle la structure des écosystèmes.

2. L'espèce pour le paléontologue La paléontologie n'a pas accès aux mêmes informations que la biologie pour identifier et différencier les espèces. Les fossiles, qu'il s'agisse de restes intacts de parties dures (carapaces, coquilles...), de leur moulage dans les sédiments, ou très exceptionnellement d'empreintes ou de moules de tissus mous, ne contiennent plus de molécules d'ADN identifiables ou suffisamment conservées pour être encore informatives. La définition d'une espèce fossile repose donc seulement sur la morphologie des restes retrouvés (même si cette morphologie est aujourd'hui analysée en détail à l'aide de logiciels, reconstituée virtuellement en trois dimensions et comparées à d'autres au moyen d'outils statistiques sophistiqués).



Crâne de Triceratops, exposé au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. [Source : © C. Langlois].

Le paléontologue définit donc des morpho-espèces : pour chacune, il décrit en détail un fossile bien conservé, considéré comme représentatif (l'holotype) et si possible plusieurs autres fossiles censés illustrer la variabilité morphologique de l'espèce (les paratypes). Il suppose qu'une différence de morphologie « suffisamment nette » entre deux populations de fossiles implique une séparation génétique poussée, suffisante pour que les individus des deux groupes n'aient pas pu se croiser et qu'ils aient donc représentés deux espèces différentes. Par conséquent, par rapport à la biodiversité

décrise par le biologiste, le paléontologue peut aussi bien *s surestimer* le nombre d'espèces représentées par ses fossiles, que le *sous-estimer* :

Surestimation : des organismes actuels morphologiquement distincts sont pourtant encore suffisamment proches génétiquement : c'est le cas de l'ours polaire et du grizzly, par exemple; on en fait néanmoins deux espèces morphologiques. Dans le cas des fossiles, des organismes d'une même espèce mais à différents stades de croissance peuvent différer suffisamment pour qu'on les ait décrits comme des espèces différentes : le cas a été proposé, entre autres, pour certains dinosaures de la fin du Crétacé trouvés au Wyoming, en Amérique du Nord : les différentes espèces définies dans le genre *Triceratops* n'en représenteraient en réalité qu'une seule ;



Image de *Triceratops*

pire encore, les fossiles attribués au genre voisin *Torosaurus* seraient eux aussi des *Triceratops*. Chez ces animaux, la forme du crâne, la taille et l'orientation des cornes, l'ornementation de leur collerette, etc. changeaient fortement au cours de la croissance, donnant des morphologies nettement distinctes.



Image de *Torosaurus*

Sous-estimation : des organismes de morphologies quasi-identiques peuvent présenter une divergence génétique très nette : les biologistes parlent alors de complexe d'espèces cryptiques. Morphologiquement, le paléontologue n'y verra qu'une seule espèce.

En réalité, la paléontologie sous-estimera toujours la paléo-biodiversité, puisqu'il est probable que certaines espèces ne sont pas représentées du tout dans le registre fossile ; mais les biologistes n'ont eux aussi que des estimations de la biodiversité actuelle.

De plus, le paléontologue ne peut généralement pas décompter toutes les espèces qui coexistaient à un moment très précis du passé, mais seulement celles qu'ils rencontrent dans les mêmes couches sédimentaires correspondant à un certain intervalle de temps (100 000 ans ou 1 million d'années, par exemple). Comparer directement la biodiversité inventoriée par l'écologie scientifique et la **paléo-biodiversité** répertoriée par la paléontologie n'a donc pas beaucoup de sens.

Les paléontologues qui tentent d'estimer cette paléo-biodiversité s'intéressent donc plus aux *variations* de celle-ci au cours des temps géologiques qu'à sa valeur absolue à un moment donné. Ils s'attachent aussi à prendre en compte les problèmes qui peuvent biaiser artificiellement leur décompte des espèces fossiles (période de mauvaise fossilisation, qualité des fossiles, effort de collecte et d'étude différents selon les groupes d'organismes considérés, etc.). Ce n'est qu'une fois

ces sources d'erreur prises en compte qu'ils peuvent rechercher des causes écologiques aux fluctuations de la paléo-biodiversité.

2.1. Durée de vie d'une espèce

La durée de vie moyenne d'une espèce, entre son apparition FAD et son disparition LAD est généralement de quelques millions d'années (1 à 10 Ma). Il existe toutefois une grande variabilité d'un groupe à un autre et au sein d'un même groupe. Certains ont une grande durée de vie, exemple: le Cœlacanthe (*Latimeria chalumnae* et le cœlacanthe indonésien n'ont que peu évolué morphologiquement depuis 350 millions d'années Ma et ressemblent aux ancêtres aquatiques des vertébrés terrestres) chez les animaux et les Ginkgos (C'est la plus ancienne famille d'arbres connue, puisqu'elle serait apparue il y a plus de 270 millions d'années) chez les végétaux, existent depuis le Paléozoïque, près de 300 Ma. D'autres ont des durées plus brèves, exemple : 0.1 Ma. pour les ammonites du Crétacé moyen et 0.5 Ma pour les radiolaires du Néogène.



Coelacanthe



Ginkgos

Si on compare cette durée de vie moyenne à l'histoire inscrite dans les fossiles et qui couvre plus de 500 Ma, nous pourrions estimer que le nombre d'espèces existant aujourd'hui représente 1 à 2 % de l'ensemble des espèces ayant existé. Et si on tient compte du fait que la plus part des espèces vivants aujourd'hui sont des invertébrés terrestres, principalement des insectes, dont la diversification a débuté il y a environ 450 Ma et dont la durée de vie moyenne est souvent supérieure à 10 Ma, il se pourrait que les espèces actuellement présentes représentent 5% à 10% de l'ensemble de celles qui ont existé depuis l'origine.

3. Estimation d'une paléobiodiversité

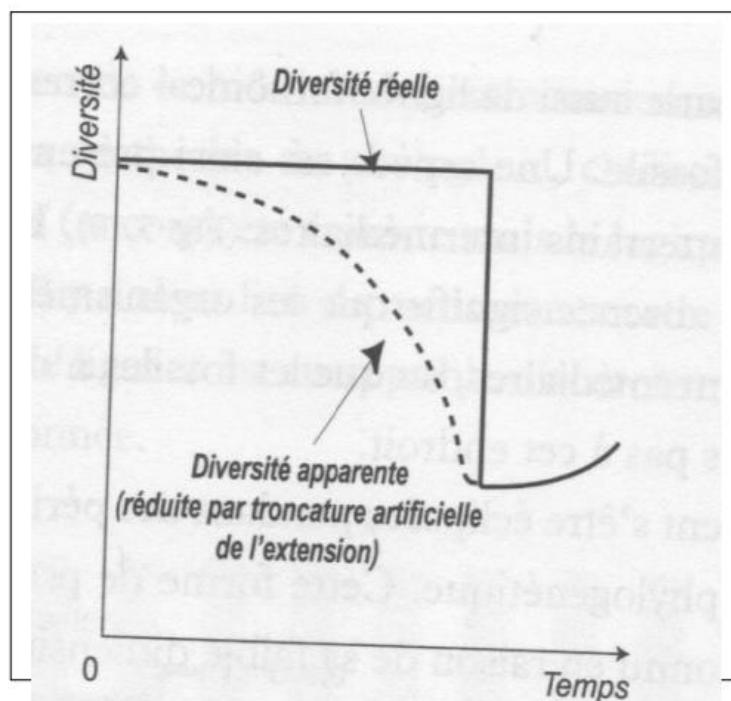
Cette procédure qui passe par un comptage des espèces s'annonce périlleuse et dont le résultat peut être influencé par plusieurs paramètres :

3.1. Effets taphonomiques

Les modifications subies par la faune et la flore, entre l'état de vivant et leur état de fossile, jouent un peu le rôle de filtre entre notre connaissance et la réalité de la biodiversité passée. La paléobiodiversité est estimée d'après les restes fossilisés et minéralisés dans une très grande majorité des cas c'est pour cette raison que le Cambrien représente une grande explosion de la biodiversité par contre on a qu'une idée imprécise des organismes sans partie dure.

Exemple des gnous de la réserve d'Amboseli au Kenya :

Behrensmeyer (1975) a étudié la préservation de restes de gnous à partir d'une population vivante initiale de 1000 individus jusqu'à leur enfouissement. Sur une année, il observe en moyenne la mort de 250 individus parmi ces 1000 initiaux. Suite à l'action de divers agents, seuls 50 individus vont se trouver sujets à l'enfouissement. Ainsi, on constate que pour ce cas précis, à l'échelle d'une année, seul 1/20 des gnous vivants initialement va se retrouver représenté par au moins un os atteignant l'étape de l'enfouissement.



3.2. l'effet Signor-Lipps Les répartitions temporelles de taxons sont établies en fonction de l'occurrence d'un organisme et de sa position sur l'échelle stratigraphique. Or, il est difficile de repérer avec certitude la toute dernière occurrence d'un taxon, d'autant plus quand ce taxon devient rare. Les limites supérieures ont donc tendance à être tronquées et par conséquent l'extension apparente est raccourcie, les crises semblent moins brutaux, graduels et précoce. Cette distorsion engendrée est connue sous le nom de l'effet Signor-Lipps.

3.3. Biais taxonomiques : taxons Lazare, Elvis, Johnny

Avant de décrire la biodiversité, la première étape consiste à rechercher un langage commun qui soit le mieux à même de rendre compte de la biodiversité biologique.

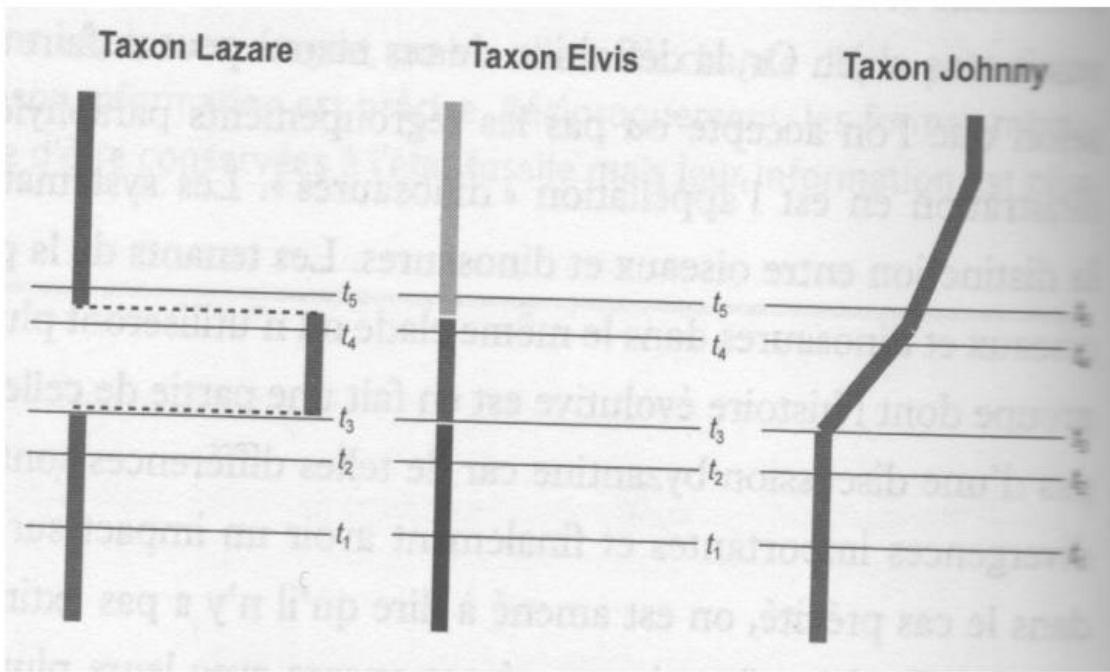
3.3.1. Le taxon Lazare ou encore lignée fantôme :

Il correspond à un manque momentané dans l'enregistrement faunique, une espèce est présente dans des terrains anciens et récents, mais pas dans des terrains intermédiaires, cela signifie que cette espèce ne s'est pas fossilisée dans des couches intermédiaires, ou elle n'a pas été trouvée ou encore elle ne vivait pas à cet endroit.

3.3.2. Le taxon Elvis :

La répartition d'une lignée peut se faire sous forme d'une nouvelle espèce, certains taxons semblent disparaître puis réapparaissent, ils ne correspondent qu'à une lacune d'information, d'autres taxons au contraire disparaissent réellement, mais des formes similaires leurs succèdent.

3.3.3. Le taxon Johnny : certaines formes évoluent avec le temps mais ce temps est si long que le changement morphologique important laisse croire qu'il s'agit de taxons différents.

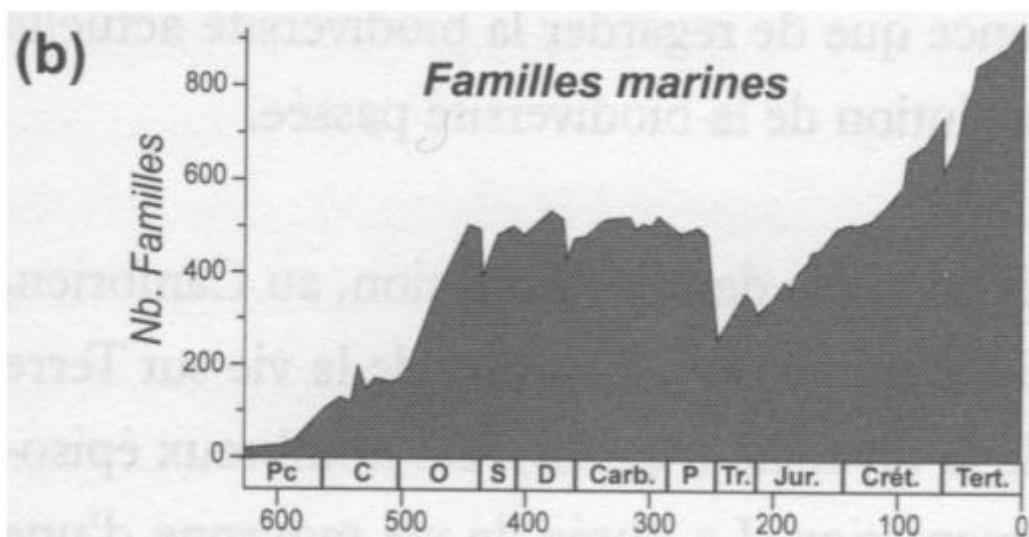
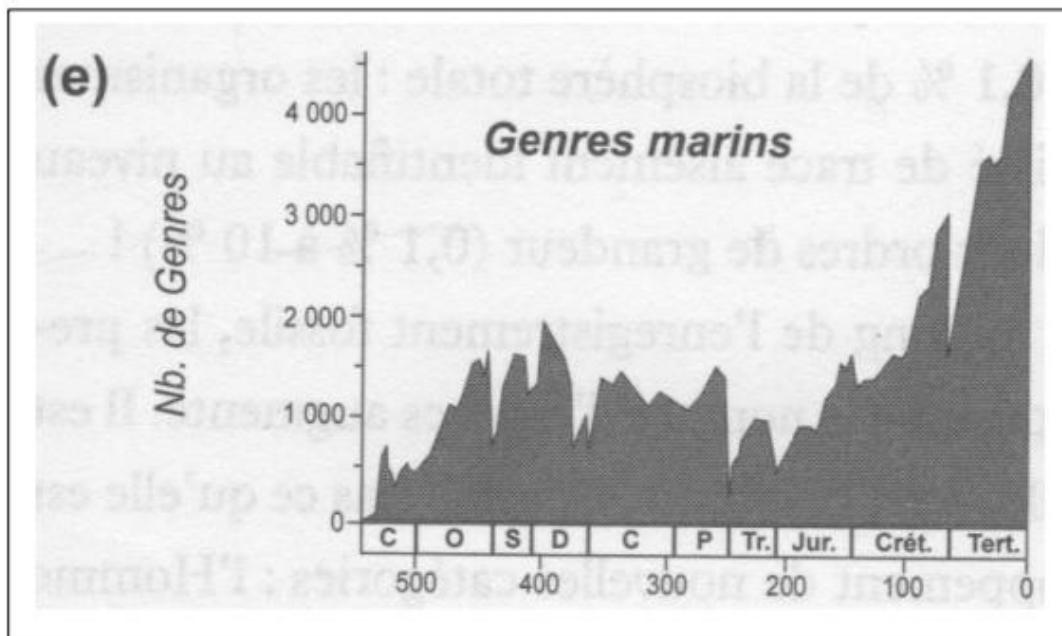


Taxon lazare, johnny et Elvis

4. La biodiversité, fonction du nombre de spécialistes ou de la surface d'affleurement ou échantillonnage

Les systématiciens accordent aux vertébrés dix fois plus d'attention qu'aux espèces végétales et cent fois plus qu'aux invertébrés. On est alors amené à supposer que, pour les vertébrés, est connue une plus grande proportion d'espèces que pour les autres groupes, ce qui peut conduire à une image falsifiée de la réelle biodiversité. Un autre biais pourrait être issu de la quantité d'informations disponibles liées à la surface d'affleurement de terrains pour chaque âge. On a longtemps admis une radiation importante des invertébrés marins au Crétacé et au Cénozoïque. Néanmoins, de nouvelles analyses et nouveaux comptages ne montrent plus qu'une très modeste augmentation du nombre de genres depuis le milieu du Crétacé. La richesse de la biodiversité du Néogène est désormais supposée être moins de deux fois celle du Paléozoïque.

Exemples de paléodiversité à travers les temps géologiques



Chapitre II La biodiversité dans les temps géologiques

1. Histoire de l'évolution de la biodiversité au cours des temps géologiques

a. La preuve d'une évolution de la biodiversité

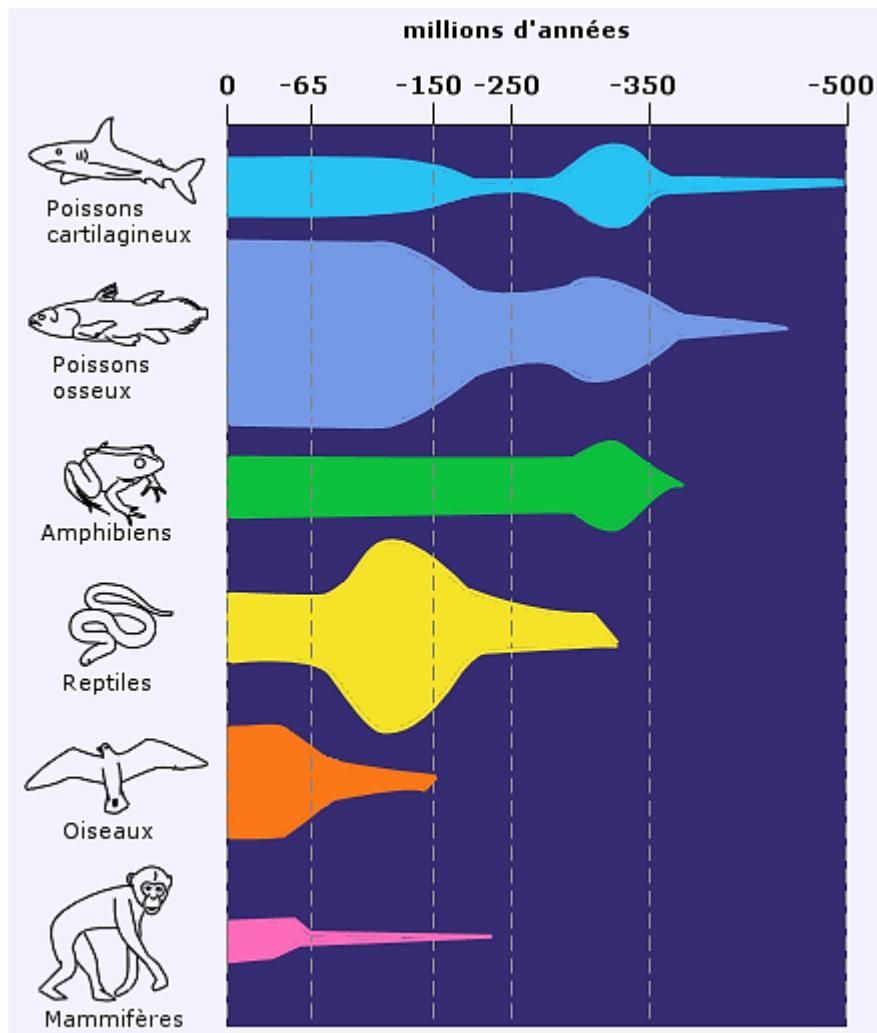
Si l'on compare les espèces animales et végétales vivants à deux temps géologiques différents, on constate que certaines ont disparues, et que d'autres sont apparues. Les espèces se succèdent au cours des temps géologiques.

Prenons l'exemple de la forêt marécageuse de France présente au Carbonifère (-304 à -300 Ma). On a retrouvé sur ce site les fossiles de plus de 200 espèces de végétaux et ceux d'une cinquantaine d'espèce animales. On constate que parmi ces derniers 49%, correspondent à des espèces d'arthropodes. Les autres sont de vertébrés et des mollusques. Parmi les végétaux, on ne trouve pas d'angiospermes (plantes à fleurs) mais plutôt des fougères et quelques conifères.

La majorité de ces espèces fossiles sont disparues aujourd'hui. Par contre, on retrouve actuellement certaines espèces qui leur sont proches.

Si on étudie maintenant les fossiles trouvés sur le site d'Allemagne recouvert par un lac niché au cœur d'une forêt tropicale à l'Eocène (-50 à -45 Ma) on trouve des arbres fruitiers des fougères et une faune variée comprenant notamment des petits mammifères.

En 2010 on dénombre environ 1.76 million d'espèces vivantes connues.



b. Les grandes étapes de l'évolution de la biodiversité

La Terre s'est formée il y a $-4,5$ Ga. L'activité volcanique qui régnait à l'époque permet la formation d'une atmosphère primitive riche en dioxyde de carbone. Au cours de son refroidissement, la vapeur d'eau contenue dans l'atmosphère se condense et donne naissance aux océans. C'est dans ces océans que la vie apparaît il y a -4 Ga.

Cette Vie est tout d'abord unicellulaire. La photosynthèse va lui permettre de se diversifier dans les océans.

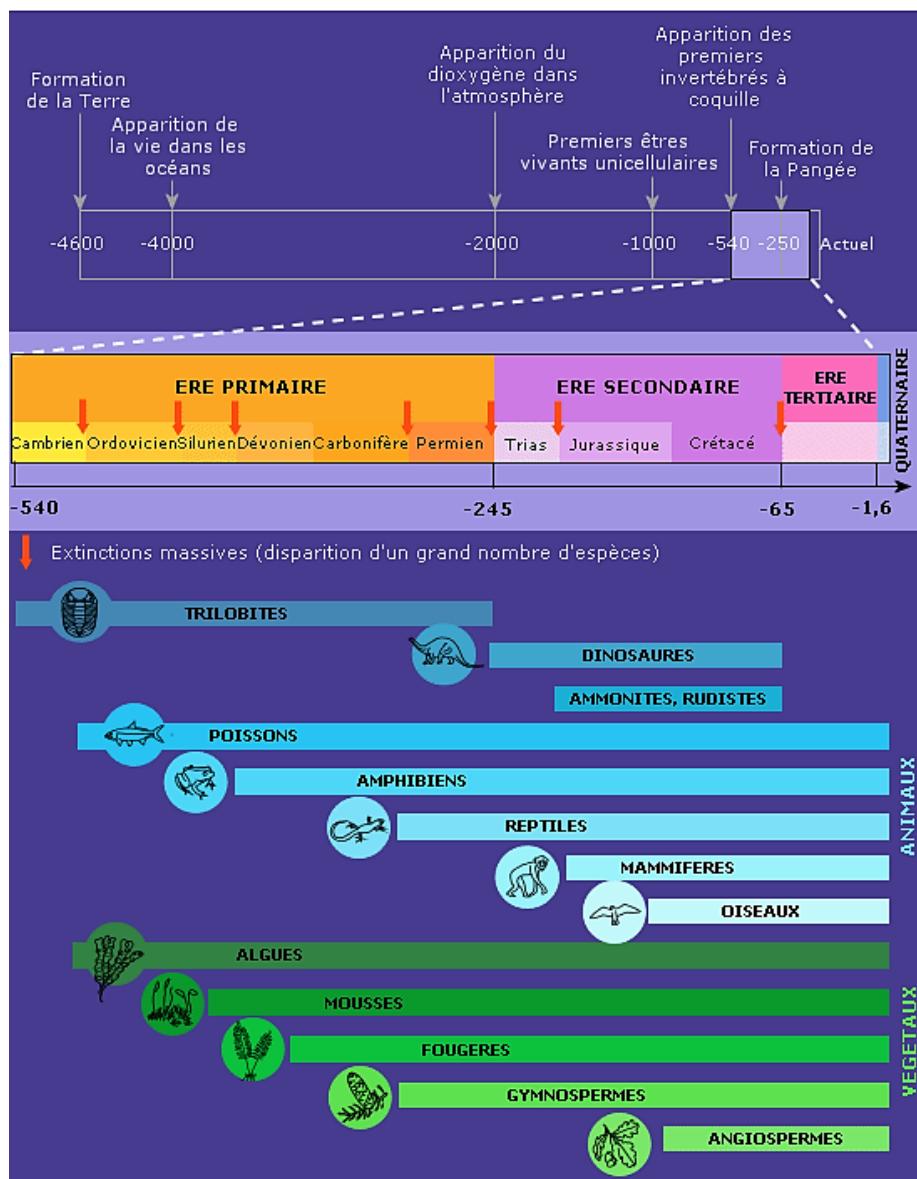
Les Algues apparaissent il y a -600 Ma en même temps que les premiers animaux pluricellulaires. Les premiers vertébrés apparaissent au Cambrien (-540 à -500 Ma). Les poissons à nageoires rayonnées apparaissent il y a -420 Ma et les poissons à squelette cartilagineux il y a -410 Ma.

L'accumulation de dioxygène dans les océans puis dans l'atmosphère conduit à la formation de la couche d'ozone, étape clé pour que la vie terrestre se développe.

Les premières plantes terrestres qui apparaissent vers -430 Ma sont proches des mousses. Les premières plantes ligneuses, proches des fougères apparaissent quant à elles vers -380 Ma.

Les premiers animaux à conquérir la surface terrestre sont les arthropodes (vers -400 Ma) puis apparaissent les premiers amphibiens (-240 Ma).

Les mammifères apparaissent vers -205 Ma et les oiseaux vers -150 Ma.



2. Les causes de l'évolution de la biodiversité au cours du temps

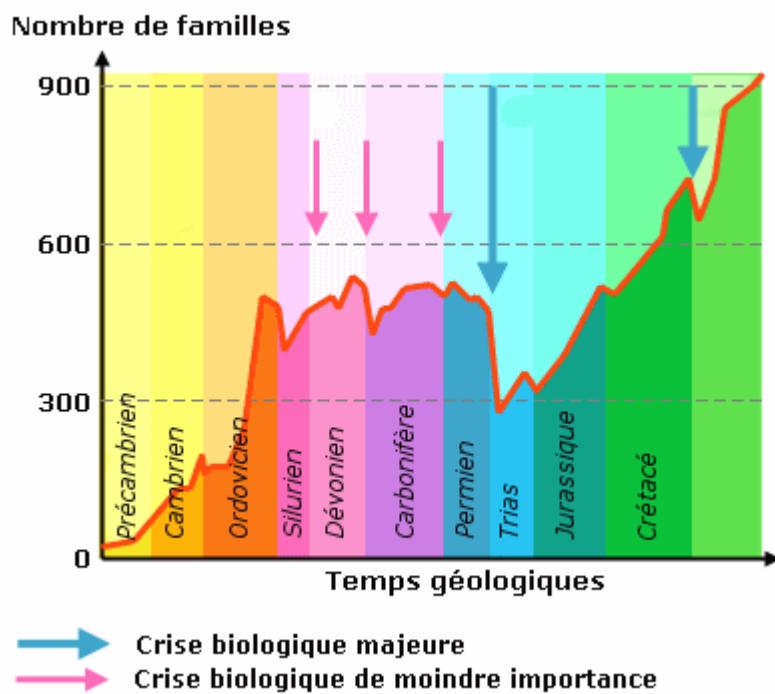
On constate que les conditions du milieu sont déterminantes pour l'évolution de la biodiversité. Des événements géologiques importants tels que des éruptions volcaniques ou le déplacement des continents (tectonique des plaques) peuvent être à l'origine de grands changements climatiques à la surface de la Terre.

a. Définition d'une crise biologique.

Une crise biologique est un phénomène d'extinction répondant à plusieurs critères :

- l'extinction doit toucher un large nombre de taxons.
- elle doit se produire sur une large surface géographique.
- se dérouler sur un laps de temps court à l'échelle des temps géologiques : de l'ordre de la centaine de milliers d'années.

Les crises sont donc caractérisées par une forte extinction des espèces mais jamais à leur éradication totale, elles sont toujours suivies d'une période de forte recolonisation des milieux accompagnée d'apparitions de nouvelles espèces.



Notre planète actuellement subit 5 crises biologiques majeures, la plus célèbre est la crise Crétacé – Tertiaire connue pour la disparition de la majeure partie des dinosaures tout en étant la moins dévastatrices.

La crise la plus dévastatrice fut celle du Permien-Trias avec 95% de disparition des espèces marines.

Crises	Ordovicien supérieur	Dévonien sup.	Permien- Trias	Trias- Jurassique	Crétacé- Tertiaire
% d'espèces marines touchées	85	75	95	75	75

Qu'est-ce qu'une crise ?

On associe l'idée de crise à la notion d'extinction des espèces.

Les espèces ont généralement une durée de vie limitée (de 0,5Ma à 5Ma –Million d'années)

Certaines espèces se transforment > disparition relative.

Certaines espèces disparaissent sans descendance > disparition absolue. C'est dans ce second cas qu'on peut parler de véritable extinction.

Les disparitions sont régulières, généralement compensées par des apparitions (processus d'évolution).

A certaines périodes, le taux de disparition est très supérieur au taux d'apparition.

Lorsqu'on a un tel déséquilibre, on parle de crise.

On établit une certaine hiérarchie dans l'importance des crises :

- **Crise mineure** : disparitions <30% des espèces, parfois de genre, jamais de famille ou d'ordre. Ce type de crise est très fréquent d'un point de vue de l'échelle de temps géologique : on estime qu'il y en a une par million d'années (1/1Ma).
- **Crise moyenne** : disparitions de 30 à 60% des espèces, quelques genres, des familles voire (rarement) des ordres. Fréquence : 1/10Ma (*pour les crises mineure et moyenne, ces fréquences sont avérées par des observations géologiques/paléontologiques assez précises*).
- **Crise majeure** : disparition >60% des espèces, et aussi des genres, familles, ordres et même classes. Fréquence : 1/100Ma (*cette estimation étant très exagérée et ne correspondant pas vraiment avec les crises connues*)

Les crises qui nous intéressent sont les crises majeures : (ce sont les plus importantes !)

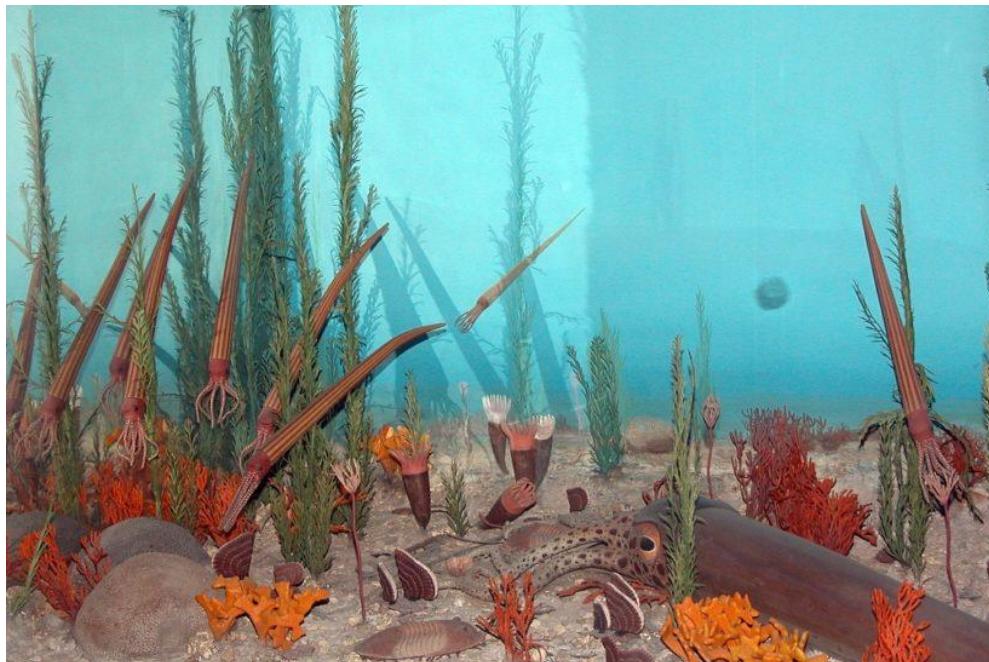
On en compte 5 dans les derniers 500Ma (alors que la vie existe sur Terre depuis 3,5 Milliards d'années)

1. Crétacé-tertiaire (la plus connue du public – associée à la fin des dinosaures)
2. Fini-triasique
3. Permo-triasique
4. Fini-devonienne
5. Fini-ordovicienne

Chapitre III Les crises biologiques majeures

1 – Crise de l'Ordovicien (dite de l'Ashgill)

Elle survient vers -440Ma



Reconstitution de la faune ordovicienne



Fossiles de graptolites du genre *Amplexograptus*. Ordovicien moyen, Caney Springs, Tennessee, USA.

A cette époque, la vie est exclusivement marine (ce qui explique qu'on étudie les crises au travers des extinctions repérées principalement sur la faune marine)

La crise fait disparaître :

- 85% des espèces
- 57% des genres
- 23% des familles

Aucune extinction de groupe majeur.

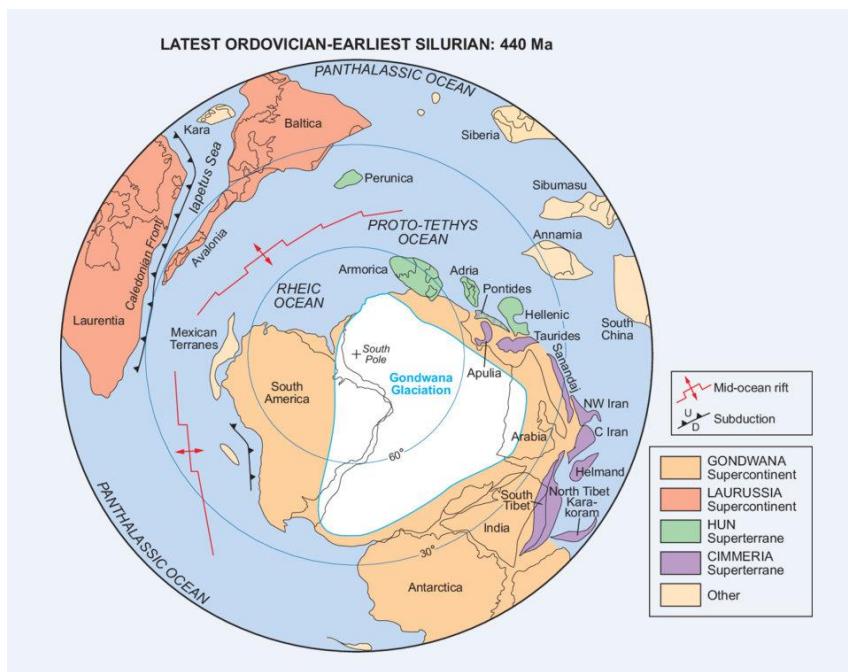
- Extinction partielle des trilobites (on passe de 38 familles à 14 !)
- Extinction partielle des Conodontes (de 100 à 20 espèces)
- Extinction quasi -totale des Graptolites (2 familles aujourd'hui)
- Extinction partielle des Chitinozoaires
- Extinction partielle des coraux...

Hypothèses sur les causes :

De forts indices nous incitent à croire en une hypothèse glaciaire.

A cette époque, calotte glaciaire unique (centrée sur le Sahara actuel) entraînant une régression glacio-eustatique avec une baisse du niveau marin de 150m.

Hors, toute la vie étant marine, toute cette vie étant le maximale (la plus diversifiée) sur les plateaux continentaux (200m), la mer, en baissant de 150m, entraîne une forte disparition d'espèces vivant dans ces eaux "de surface".



2. La crise dévonienne

L'**extinction du Dévonien** est l'une des cinq extinctions massives de la vie animale et végétale enregistrées au cours de l'histoire de la vie sur Terre. Elle se situe entre environ -380 et -360 millions d'années, avec trois épisodes principaux placés au sommet des trois étages géologiques du sommet du système Dévonien. Cette extinction aboutit à la disparition de 19 % des familles et de 35 à 50 % des genres d'animaux marins^{1,2} et une estimation de 75 % au niveau des espèces.

Des variations répétées et significatives du niveau de la mer et du climat, ainsi que l'apparition d'un couvert végétal important sur les continents, pourraient être à l'origine de phénomènes d'anoxie des océans et de crises biologiques majeures. Les causes de ces changements sont encore débattues.



Ichthyostega est l'un des plus anciens Tétrapodes connus.

Étapes de l'extinction dévonienne

Trois étapes, dont deux majeures sont généralement distinguées. Par ordre chronologique :

1. l'extinction de la fin de l'étage Givétien, il y a environ -383 millions d'années, probablement la moins importante;
2. l'extinction de la fin de l'étage Frasnien, abrégée souvent en « F/F » pour indiquer qu'elle se situe au passage des étages Frasnien/Fammenien, il y a environ -372 millions d'années. C'est le pic principal d'extinction du Dévonien, appelé aussi « événement de Kellwasser;

3. l'extinction de la fin de l'étage Famennien, il y a environ -359 millions d'années, avec un impact estimé à 70 % de celui de l'extinction du Frasnien, appelé aussi *Hangenberg event*.

La période d'extinction dévonienne s'étendrait donc sur une durée allant d'une dizaine (pour les deux principaux événements), à plus d'une vingtaine de millions d'années si l'on prend en compte l'extinction du Givétien, ce qui d'ailleurs ne concorde plus avec la définition d'une extinction massive qui est censée être un événement relativement limité dans le temps (quelques millions d'années).



Paysage du Dévonien inférieur en Écosse. Les végétaux sont de petite taille (10 cm environ). *Astroxylo*n avec 50 cm est le géant de l'époque. Cliquez sur les végétaux pour obtenir leur représentation en 3D.

Causes

Une grande variété de causes, parfois concomitantes et souvent inter-dépendantes, a été invoquée pour expliquer l'extinction dévonienne. Le multiphasage de cet événement complique encore plus la recherche des causes directes, des effets physiques induits et de leur répercussion sur la biodiversité.

Expansion des plantes vasculaires sur les continents

L'atmosphère terrestre contenait environ dix fois la concentration actuelle. Il faisait donc chaud sur la planète. Or, les végétaux consomment le gaz carbonique durant la photosynthèse. Ainsi, leur développement terrestre a provoqué une diminution drastique de sa concentration atmosphérique, et donc une chute des températures. De nombreux organismes marins ne l'ont pas supporté. Comme si cela ne suffisait pas, la prolifération des végétaux a également

engendré des phénomènes d'anoxie dans les milieux marins, probablement par eutrophisation. La production algale aurait été dopée par l'arrivée massive de matières organiques en provenance des continents.



Océan du Dévonien inférieur. Un *Dunkleosteus* de grande taille (10 m) attaque un jeune individu [25] [26]. Les requins primitifs *Cladoselache* [27], attirés par le sang, attendent pour la curée tandis que l'Actinoptérygie *Cheirolepis* [28] sème la panique dans un banc d'Acanthodiens.



Glaciations

La présence sur le super-continent du Proto-Gondwana de sédiments déposés en milieu glaciaire prouve l'existence d'une phase brève mais intense de glaciation à la fin du Famennien⁶. Cet événement, peut-être généré par la baisse des teneurs en CO₂ de l'atmosphère, concourt également à une baisse de la biodiversité. Les autres pics d'extinction du Dévonien ne paraissent pas corrélés à des phases de glaciation.

Impacts d'astéroïdes

La découverte d'une anomalie en teneur d'iridium dans le Dévonien supérieur d'Australie avait suggéré l'impact d'un ou plusieurs astéroïdes comme responsables de la crise de la fin du Dévonien. Il a été démontré que cette anomalie était circonscrite à l'Australie et non confortée par l'observation de minéraux issus d'un impact. De plus ce niveau australien est postérieur d'un point de vue stratigraphique à l'extinction de la fin du Frasnien ("F/F").

Éruptions volcaniques

Grzegorz Racki et ses collègues en 2018 ont montré la présence de très fortes teneurs en mercure, plusieurs centaines de fois supérieures aux valeurs habituelles, dans des sédiments situés juste avant la limite Frasnien/Famménien étudiés dans trois régions du monde, au Maroc, en Allemagne et en Sibérie⁸. Il semblerait que les traps de Viluy-Iakoutsk en Sibérie orientale soient liés à cette extinction. Ils soulignent que la présence de teneurs très élevées en mercure est corrélée pour d'autres extinctions massives à d'importants épisodes volcaniques.

Parmi les groupes d'animaux marins affectés par cette phase d'extinction:

- les récifs coralliens à coraux tabulés et tétracoralliaires ainsi que les récifs à spongiaires du groupe des Stromatoporidés sont très durement affectés par cette crise dont ils ne se remettront pas vraiment,
- les bryozoaires,
- les brachiopodes,
- les céphalopodes : ammonites et nautiles,
- certains échinodermes,
- certains conodontes,
- les ostracodes, etc.
- les poissons, abondants au cours du Dévonien, subissent fortement cette extinction. Les poissons sans dents (agnathes) disparaissent, ainsi que de nombreux autres groupes de poissons appartenant aux placoderms, acanthodiens, chondrichthyens,...
- les tétrapodes aquatiques, apparus au début du Dévonien, semblent avoir enduré les crises du Dévonien supérieur de façon sélective. Les formes les plus primitives, encore proches des poissons dont elles dérivent, ont disparu laissant ainsi le champ libre à des espèces plus adaptées à la "sortie de l'eau" qui vont se développer environ 20 millions d'années plus tard, sur la terre ferme, au cours du Carbonifère inférieur¹⁶. Il se pourrait ainsi que l'extinction du Dévonien ait retardé la conquête des continents par les vertébrés,
- les animaux et plantes terrestres ont également été affectés par les crises de la fin du Dévonien, d'un degré difficile à évaluer car la fossilisation est bien plus fragmentaire en milieu continental qu'en milieu marin. Près de 50% des espèces de plantes pourraient avoir disparu.

Le taux de disparition de familles d'animaux marins lors de cette suite de crises biologiques du Dévonien supérieur, d'une durée d'environ 10 à 20 millions d'années, est de l'ordre de 8 à 10

familles par million d'années, soit le double du taux "normal" de disparition au Paléozoïque, hors périodes d'extinction, qui est de 4 à 5 familles par million d'années.

3. Crise permo-triassique

L'**extinction Permien-Trias** ou **extinction permienne** est une extinction massive survenue il y a environ 252 millions d'années (Ma). Elle délimite les périodes géologiques du Permien et du Trias, donc la limite entre le Paléozoïque (l'ère primaire) et le Mésozoïque (l'ère secondaire).

Cette extinction est marquée par la disparition de 95 % des espèces marines et de 70 % des vertébrés terrestres, ce qui en fait la plus grande extinction massive ayant affecté la biosphère. En conséquence, retrouver un niveau de biodiversité équivalent a pris beaucoup plus de temps que pour les autres extinctions massives. Cet événement a été décrit par le paléobiologiste Douglas Erwin comme « la mère de toutes les extinctions de masse ».

Les causes de cette extinction sont toujours sujet à débats. Sont notamment avancés un événement catastrophique comme l'éruption d'un supervolcan, des impacts de météorites, ou une dégradation progressive de l'environnement du fait de la formation de la Pangée.

Les étapes de l'extinction sont encore débattues. Différentes études suggèrent de un à trois pics.

Selon une étude parue en octobre 2012, une chaleur extrême aurait régné sur la Terre pendant 5 millions d'années, ne permettant pas à la vie de s'épanouir de nouveau. En effet, dans les régions équatoriales, la température semble avoir été de 50 à 60 °C sur les continents et aurait approché 40 °C à la surface des océans.

L'extinction massive a anéanti près de 95 % des espèces marines et 70 % des vertébrés terrestres. Selon une étude publiée dans la revue *Nature* en 2019, les plantes auraient été les premières victimes de cette extinction.

Causes

Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer l'extinction. Dans l'hypothèse de pics multiples, le plus haut de ces pics serait dû à une dégradation progressive de l'environnement, alors que le second serait dû à un événement catastrophique.

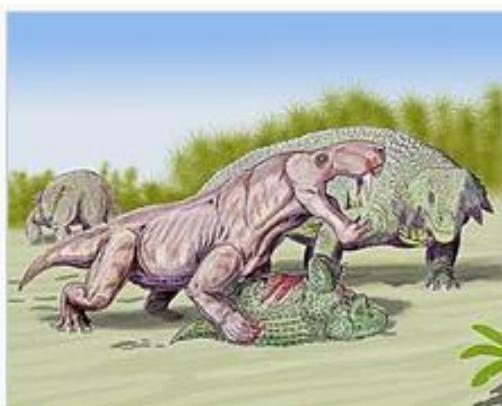
Dégradation progressive

Environnement

La dégradation progressive serait une évolution du niveau de la mer, l'anoxie, l'accroissement de l'aridité et une modification de la circulation thermohaline due à un changement climatique et/ou, selon une hypothèse très récente (2024) à un *méga-El Niño* (« plus redoutable que tout autre dans l'histoire, durant jusqu'à 7 ans », provoquant ou entretenant des conditions météorologiques extrêmes, dans une période où les taux de dioxyde de carbone étaient déjà très élevés, à la suite des épisodes volcaniques.

Tectonique des plaques

Cette crise serait en relation avec la survenue d'un phénomène géologique principal dû à la tectonique des plaques. « En reconstruisant l'histoire du mouvement des continents, on se rend compte que le Permien a été le théâtre d'un événement unique : la réunion de tous les continents en un seul supercontinent », la Pangée. Ce rapprochement diminue nettement la longueur totale des bandes côtières. Les zones côtières, soumises à un climat océanique, sont donc alors plus restreintes, alors que les zones continentales, plus vastes, sont soumises à un climat aride permanent.



Un *Inostrancevia* attaquant des scutosaures, par le paléoartiste Dimitri Bogdanov. Ces deux lignées n'ont pas survécu à l'extinction permienne.

Évènement catastrophique

Supervolcan

L'événement catastrophique est vraisemblablement l'éruption d'un supervolcan en Sibérie (provoquée par l'arrivée à la surface de la Terre d'un point chaud), qui aurait libéré dans l'atmosphère des quantités phénoménales de gaz sulfureux, et accompagnée d'une forte acidification des océans.

D'autres hypothèses envisagent un ou plusieurs impacts de météorites (dont il n'a pas été retrouvé de trace d'importance correspondante) ou la soudaine libération de CO₂ et d'hydrates de méthane à partir des océans, avec comme conséquence une baisse importante de la teneur en O₂ de l'atmosphère.

Météorite

Une météorite serait tombée dans l'hémisphère et pourrait ainsi s'être écrasé à Bedout, au large de la côte nord-ouest de l'Australie, où l'on trouve un cratère de 170 km de diamètre ou sur la terre de Wilkes en Antarctique, où l'on trouve un cratère de 480 km de diamètre.

Cette hypothèse est contestée par de nombreux scientifiques, qui font remarquer que l'extinction a été progressive, et ne peut donc être due à un événement brutal.

Autres causes possibles de l'extinction

- Sursaut gamma : un événement d'origine extra-solaire, voire extra-galactique, aurait irradié la Terre de rayons gamma.
- Émergence d'une archée méthanogène : en 2014, une étude menée conjointement par le MIT et l'académie chinoise des sciences de Nankin attribue la cause de l'extinction du Permien à l'émergence pendant cette période d'une archée méthanogène anaérobiose du genre Methanosarcina, qui se serait développée de façon spectaculaire du fait de l'abondance de nickel dans les océans en raison d'une activité supervolcanique coïncidente.

4. Crise fini-triasique

L'**extinction Trias-Jurassique** ou **extinction Tr-J** est une extinction massive qui s'est produite à la fin du Trias, il y a environ 200 Ma. Près de 20 % des espèces marines et une part importante des grands vertébrés terrestres (une partie des pseudosuchiens, des théropodes, des temnospondyles et des embolomères) ont disparu. Elle s'est produite à peu près au moment où la Pangée s'est fracturée. La diversité biologique a été fortement diminuée.

Cette extinction a permis l'explosion radiative des dinosaures et des mammifères en libérant des niches écologiques.

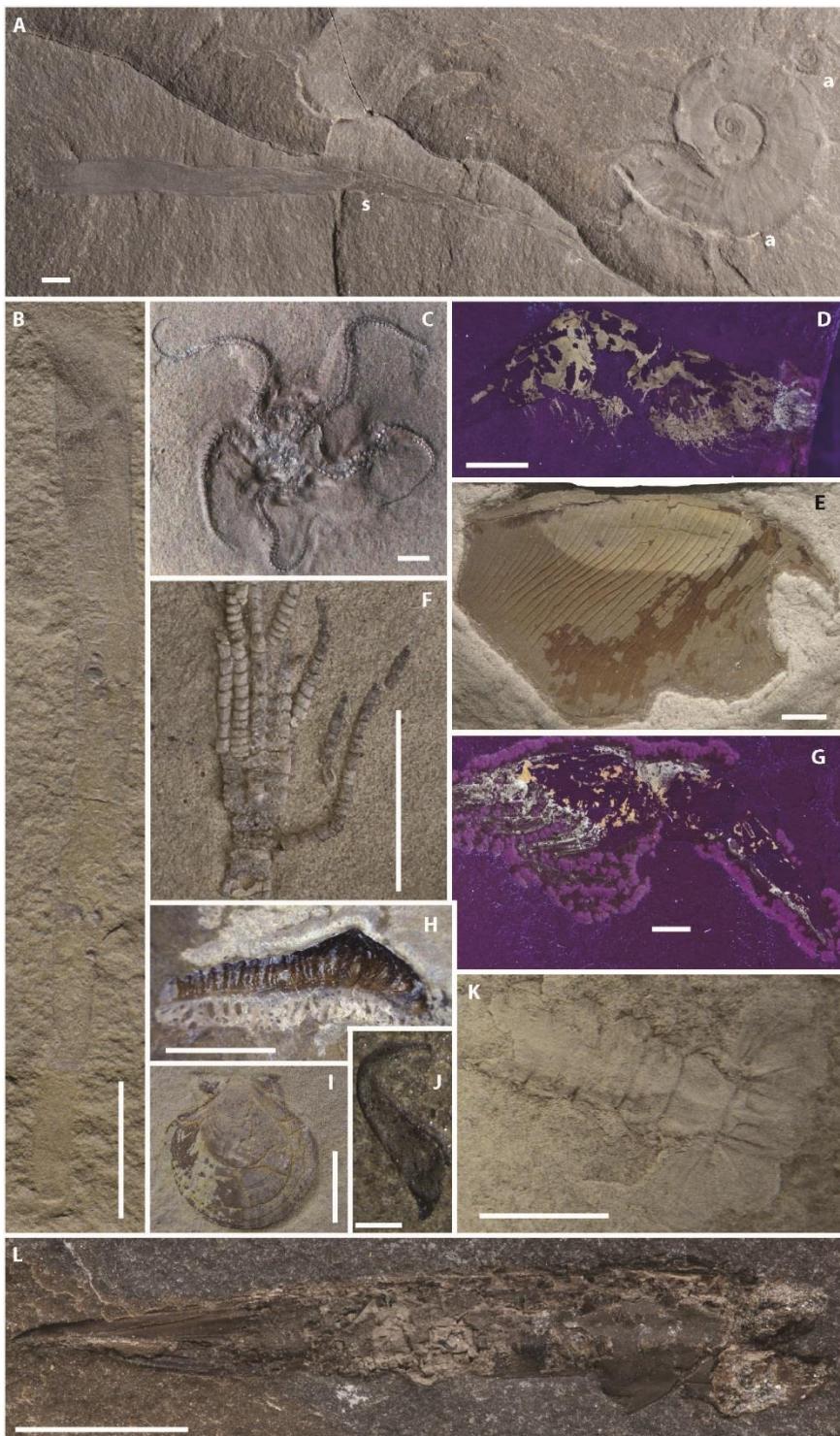
La datation par l'uranium-plomb de cendres volcaniques (du bassin de Pucará, dans le nord du Pérou, et des chutes du canyon de New York, dans la sierra Nevada) et de zircons inclus

dans le basalte de la montagne du Nord (Nouvelle-Écosse), marqueurs de la limite Trias-Jurassique, a donné un âge très précis de $201,31 \pm 0,43$ Ma.

Les causes

La cause ou les causes conjuguées responsables de l'extinction majeure de la fin du Trias ne sont pas connues. Plusieurs théories sont avancées :

- un changement climatique graduel ou des fluctuations du niveau de la mer;
- un ou plusieurs impacts d'astéroïdes, mais on ne connaît pas de très grand cratère d'impact datant de cette période, seulement une chaîne de cratères de taille moyenne ;
- des épisodes volcaniques ayant entraîné un réchauffement climatique global, liés à l'ouverture de la province magmatique centre atlantique et entraînant le dégazage des hydrates de clathrate ;
- des émissions de substances volcaniques toxiques à fortes concentrations pulsées de mercure, observées dans les sédiments marins et terrestres à la limite Trias-Jurassique dans le sud de la Scandinavie et le nord de l'Allemagne en corrélation avec l'activité volcanique intense de la province magmatique centre atlantique. L'augmentation des niveaux de mercure, un élément génotoxique, est également corrélée à une fréquence élevée de spores de fougères anormales, indiquant un stress environnemental grave et des perturbations génétiques chez les plantes mères.



Quelques fossiles remarquables trouvés dans le gisement paléontologique de Paris Canyon (SE Idaho, USA), daté du Trias inférieur (250,5 millions d'années).

A. ammonites (a) et éponge leptomitide (s) ; B. éponge leptomitide ; C. ophiure (échinoderme proche des étoiles de mer) ; D. crevette (crustacé) de la famille des cardidés ; E. thylacocéphale (crustacé fossile au mode de vie énigmatique) ; F. crinoïde (lis de mer) ; G. crevette (crustacé) de la famille des pénéidés ; H. dent de requin ; I. mollusque bivalve ; J. crochet de bélemnoïde (mollusque céphalopode ressemblant superficiellement aux calmars actuels et présentant de très nombreux crochets sur ses tentacules) ; K. homard (crustacé décapode) de la famille des glypheidés ; L. coléoïde à gladius (mollusque céphalopode proche des calmars actuels). Longueur des barres d'échelles : 5 mm, sauf B et L (10 mm) et J (0,5 mm).



Vue d'artiste de l'écosystème marin dévoilé par le gisement paléontologique de Paris Canyon
(SE Idaho, USA)

5. La crise Crétacé-Paléogène ou extinction K-Pg

antérieurement dénommée **extinction Crétacé-Tertiaire** ou **extinction K-T**, est une extinction massive et à grande échelle d'espèces animales et végétales qui s'est produite sur une courte période de temps (à l'échelle géologique) il y a 66 millions d'années. Notamment, cette extinction inclut la disparition des dinosaures non aviens.

Le remplacement abrupt des faunes et des flores, que l'on retrouve dans toutes les régions du monde, a historiquement servi à délimiter l'Ère secondaire (aujourd'hui dénommée Mésozoïque) de l'Ère tertiaire (aujourd'hui regroupée avec l'ancienne Ère quaternaire au sein du Cénozoïque). Sur le terrain, la frontière entre les deux ensembles est appelée « limite Crétacé-Paléogène ou limite K-Pg » (antérieurement « limite Crétacé-Tertiaire » ou « limite K-T »), le Crétacé étant la dernière période du Mésozoïque et le Paléogène la première du Cénozoïque. La limite K-Pg est fréquemment marquée par une mince couche d'argile présentant un taux anormalement élevé d'iridium, que l'on retrouve dans diverses régions du monde. L'hypothèse principale est que la chute de l'astéroïde à l'origine du cratère de Chicxulub a été l'événement déclencheur de l'extinction K-Pg.



Premières hypothèses

Badlands près de Drumheller, Alberta, où l'érosion a mis à l'air libre la limite K-Pg.



Une roche du Wyoming (États-Unis), avec une couche intermédiaire d'argile qui contient 1 000 fois plus d'iridium que les couches supérieures et inférieures ; photo prise au musée d'histoire naturelle de San Diego.

Dinosaures et mammifères

La majorité des paléontologues admettent que les oiseaux appartiennent au groupe des dinosaures ; les autres dinosaures sont dits non aviens.

Les fossiles de dinosaures non aviens se trouvant presque uniquement au-dessous de la limite K-Pg, les paléontologues estiment majoritairement que ces dinosaures se sont éteints juste avant, ou pendant l'événement. Dans cette interprétation, le fait que quelques fossiles de dinosaures non aviens aient été découverts au-dessus de la limite K-Pg est entièrement dû à des remaniements des sédiments, c'est-à-dire que l'érosion les a ramenés à la surface avant qu'ils ne soient recouverts par un dépôt de sédiments plus récents. Cette théorie pourra être vérifiée, puisque des systèmes de datation, utilisés depuis le début des années 2010, permettent de dater directement les ossements, contrairement aux méthodes antérieures qui ne dataient que les sédiments qui les entourent.

Les mosasaures, les plésiosaures, les ptérosaures et de nombreuses espèces de plantes et d'invertébrés se sont également éteints.

Les clades de mammifères et d'oiseaux ont survécu avec peu d'extinctions, et une radiation évolutive des taxons du Maastrichtien s'est produite bien après la limite. Le taux d'extinction et de radiation varie d'un clade à l'autre.

L'Australie, l'Amérique du Sud et Madagascar, isolées des autres continents à l'époque de l'événement, ont développé au Cénozoïque des faunes de mammifères distinctes.

Entre impact cosmique et volcanisme

Les théories scientifiques expliquent les extinctions K-Pg par un ou plusieurs événements catastrophiques, tels que des impacts massifs d'astéroïdes, ou une activité volcanique accrue, l'activité volcanique semblant cependant être antérieure. La datation de plusieurs cratères d'impact (comme l'impact de Chicxulub) et celle des roches issues d'une activité volcanique massive dans les trapps du Deccan coïncident avec la période approximative de l'événement d'extinction. Ces événements géologiques auraient réduit la quantité de lumière solaire arrivant au sol, limitant ainsi la photosynthèse et menant à un changement massif de l'écologie terrestre.

D'autres chercheurs avancent que l'extinction a été plus progressive, résultant de changements plus lents du niveau de la mer ou du climat.

Toutefois, les paléobotanistes, notamment les palynologues étudiant le pollen, semblent avoir montré au niveau de la limite K-Pg, et plus particulièrement sur les sites nord-américains, que l'extinction a été rapide et cohérente avec l'hypothèse d'un impact : disparition quasi instantanée du pollen d'angiospermes dominant au Maastrichien, *fernspike* (« pic des fougères ») coïncidant avec le pic d'iridium, végétation opportuniste (fougères le plus souvent) puis réapparition progressive de gymnospermes puis d'angiospermes, et reconstitution progressive de la biodiversité.

En mars 2010, un groupe de 41 scientifiques s'est accordé, dans la revue *Science*, sur le fait que la chute de l'astéroïde à l'origine du cratère de Chicxulub a été l'événement déclencheur de l'extinction K-Pg.

Mais, quatre ans plus tard, la même revue relance le débat en publant une nouvelle étude géochronologique, laquelle permet une datation plus précise de l'événement du plateau du Deccan, remettant en question l'idée que les gigantesques effusions de lave du Deccan auraient eu lieu trop tôt pour avoir joué un rôle dans les extinctions. L'étude montre que ce phénomène chevauche bien la période géologique d'extinctions majeures et redonne de la crédibilité à l'hypothèse soutenue par Gerta Keller (paléontologue de l'Université de Princeton) attribuant l'extinction au volcanisme du Deccan. Lors de cet épisode volcanique, parmi les plus destructeurs de toute l'histoire de la Terre, les volcans auraient pu éjecter dans l'atmosphère assez de dioxyde de carbone et de soufre pour brutalement réchauffer la Terre et acidifier ses océans, en tuant les trois quarts des formes terrestres de vie, dont tous les dinosaures non aviens.

Coïncidence entre météorite et volcanisme

En octobre 2015, une datation encore plus précise des coulées de lave des trapps du Deccan, basée sur le rapport isotopique $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de l'argon, est obtenue par l'équipe de Paul R. Renne de l'université de Californie à Berkeley. Les épisodes les plus importants et les plus continus d'émissions de laves du Deccan, représentant 70 % du total, sont datés de moins de 50 000 ans après la chute de la météorite de Chicxulub.

Cette coïncidence convainc les auteurs que l'épisode paroxysmal des trapps serait une conséquence de l'impact de la météorite de Chicxulub. Le choc de la météorite aurait induit une onde sismique énorme, équivalent d'un tremblement de terre de magnitude 11, qui aurait fragilisé la croûte terrestre de l'autre côté du globe, aux « antipodes » en longitude, mais pas en latitude.

Ainsi, après l'extinction massive due à l'impact de la météorite de Chicxulub, les éruptions volcaniques du Deccan, avec leurs quantités énormes de gaz létaux expulsées — dont le sulfure d'hydrogène (H_2S) —, auraient prolongé les effets du nuage soulevé par l'impact météoristique.

En avril 2019, une découverte majeure de fossiles dans le Dakota du Nord, datant du moment même de l'impact météoristique, permet de préciser les scénarios d'extinction correspondants.