IL Y A **250** MILLIONS D'ANNÉES

La plus grande extinction du VIVANT

KAI SVENSSON/S.P.L./COSMOS

LES SCORPIONS DE MER, apparus il y a environ 500 millions d'années, ont décliné durant le Permien, et se sont éteints lors de la crise.

Il ne faisait pas bon vivre il y a 250 millions d'années, à la fin du Permien : des éruptions volcaniques intenses, un climat très rude, une atmosphère viciée, un océan sans oxygène. Est-ce la raison de la disparition de près de 90 % des espèces marines ? De nombreux travaux, aussi bien paléontologiques que géologiques ou climatiques, percent aujourd'hui petit à petit les mystères de la plus fatale des cinq crises biologiques que la Terre a connues. Qui a péri, qui a résisté ? Y a-t-il une cause primaire ou une conjonction d'événements ? Les réponses ne sont pas anodines, alors que la sixième extinction de masse a peut-être déjà commencé.

SOMMAIRE

1 Quand la vie faillit disparaître p. 31
2 Le Permien au Sahara p. 36
3 Multiples coupables p. 42
4 Des indices sur tous les continents p. 48

EN DEUX MOTS Une crise, quelle crise ? Aucun doute, une extinction massive a laminé la biodiversité à la fin du Permien, du moins en milieu marin. Mais fut-elle brutale ou graduelle ? A-t-elle affecté indifféremment tous les occupants des océans ? Aujourd'hui, les paléontologues savent répondre à ces questions. Reste à relever un autre défi : comprendre comment la vie a réapparu. Des recensements et des datations plus précises ouvrent de nouvelles perspectives sur le mécanisme de renouvellement des faunes.

1 *Quand la* VIE *faillit disparaître*

Quelques coquillages, des crustacés microscopiques… Après l'extinction de la fin du Permien, il y a 250 millions d'années, la vie océanique est décimée. Puis elle rebondit ! Au Trias, des faunes nouvelles apparaissent. Selon quel scénario ?

Sylvie Crasquin
est chargée de recherche à l'UMR 5143 paléobiodiversité et paléoenvironnement, du CNRS et de l'université Pierre-et-Marie-Curie à Paris.
crasquin@ccr.jussieu.fr

A flanc de montagne, des strates d'argile et de calcaire. Quelques mètres de roches qui, chaque année, attirent nombre de géologues, paléontologues, et autres paléoclimatologues. Nous sommes à Meishan, à une centaine de kilomètres à l'ouest de Shanghai. Depuis 2001, ce lieu est la référence officielle pour l'une des périodes les plus agitées de la vie de la Terre. Celle où s'est déroulée, il y a 250 millions d'années, la plus grande des cinq crises ayant marqué le monde vivant : la crise du Permien-Trias. Comment déchiffre-t-on ces roches témoignant de la transition entre la fin de l'ère primaire (le Paléozoïque) et le début de l'ère secondaire (le Mésozoïque) ? Quels indices livrent-elles sur la façon dont cette gigantesque crise de la biodiversité, déjà repérée en 1840 par le paléontologue anglais John Phillips, s'est déroulée ?
Au début des années 1980, Yin Hongfu et ses confrères géologues de l'université de géosciences de Wuhan, en Chine, découvrent à Meishan la série stratigraphique exposant la limite Permien-Trias, au-dessus de dépôts charbonneux datant du Permien inférieur. Elle est ⇨

À MEISHAN, EN CHINE DU SUD, un Géoparc entoure la coupe de référence pour la limite Permien-Trias (figurée à gauche en chinois). Dans les années 1980, Meishan faisait partie d'une zone militarisée. Or, son classement comme coupe de référence impliquait de la rendre accessible aux chercheurs du monde entier. Consciente des retombées politiques positives, la Chine a exclu Meishan de cette zone militarisée.

© PHOTOS S. CRASQUIN/CNRS

⇨ d'une continuité exceptionnelle. Ailleurs sur la planète, il n'est pas rare que les roches de la fin du Permien affleurent directement ou bien qu'il y ait un « trou » de plusieurs millions d'années entre ces roches et celles du Trias qui les surmontent. La transition entre Permien et Trias a laissé peu de traces géologiques. La baisse prononcée du niveau des océans, à la fin du Permien, a-t-elle *de facto* empêché tout dépôt de sédiments à la limite Permien-Trias ? Ou l'érosion a-t-elle été si forte qu'elle a éliminé d'éventuels dépôts ? À cet égard, Meishan et quelques autres sites marins constituent une exception : ils étaient assez profonds pour que des sédiments s'y déposent continûment.

Bancs numérotés

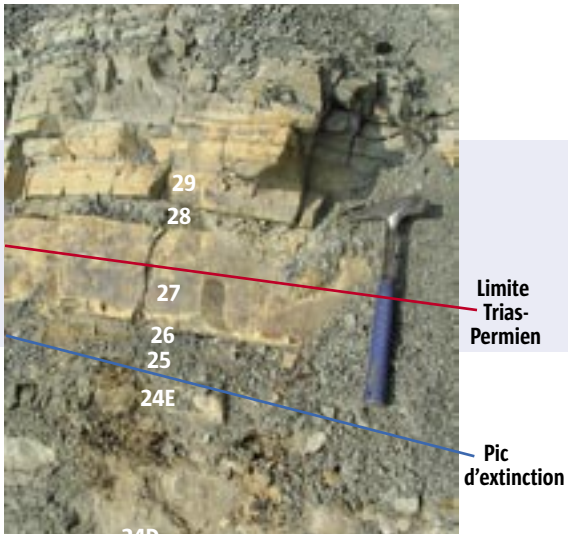
En 2001, après des années d'atermoiements, Meishan devient le « stratotype », la « coupe de référence » pour la limite Permien-Trias [1]. Les quelques autres sites marins dévoilant cette limite se trouvent en Chine, dans les Dolomites italiennes, ou encore en Turquie [fig. 1].
À Meishan, l'échantillonnage est interdit sur la coupe de référence à proprement parler, mais des pans entiers de la montagne ont été dégagés de part et d'autre : cela permet aux scientifiques du monde entier d'avoir accès aux niveaux repères. Appelés « bancs », ces niveaux sont soigneusement numérotés. Le banc 24, calcaire, est le dernier où abondent des fossiles du Permien. Les bancs 25 et 26, aujourd'hui argileux, furent autrefois des cendres volcaniques. Les fossiles y sont rares… Puis vient le banc 27, calcaire, au-dessus duquel quelques fossiles apparaissent à nouveau.
C'est le banc 25, vide de fossiles, qui témoigne du pic de l'extinction d'il y a 250 millions d'années. Quelle en fut l'ampleur ? Une première réponse a été apportée en 1984 par le paléontologue Jack Sepkoski, de l'université de Chicago [2]. Pendant des années, il avait compilé, pour tous les genres et familles de fossiles marins alors répertoriés de par le monde, les deux dates extrêmes de leur présence dans les archives fossiles : la zone stratigraphique dans laquelle on trouve tel fossile pour la première fois, et celle où on le trouve pour la dernière fois. Un travail de bénédictin, sur plusieurs centaines de familles. Cela fait, il en a tiré une courbe de biodiversité qui montre l'ampleur de la crise du Permien-Trias. Depuis, les paléontologues continuent à utiliser les registres de Sepkoski : ils estiment, en moyenne, que 50 % à 57 % des familles d'organismes marins présentes au Permien ont disparu au Trias, soit 70 % à 83 % des genres et 85 % à 96 % des espèces. Malheureusement, il n'y a que peu de nouveaux comptages qui pourraient permettre d'affiner ces données.

[1] H. Yin *et al.*, *Episodes*, *24*, 102, 2001.

[2] J.J.Jr. Sepkoski, *Palaeobiology*, *10*, 246, 1984.

INVENTAIRE Familles marines portées disparues

CERTAINS GROUPES ONT TOTALEMENT DISPARU lors de la crise Permien-Trias. C'est le cas d'arthropodes tels que les trilobites et les euryptérides (ou scorpions de mer), ainsi que de gros foraminifères, les fusulines, qui vivaient posés sur les fonds marins. Toutefois, la diversité de ces trois groupes avait commencé à diminuer dès le début du Carbonifère, il y a 350 millions d'années, soit bien avant la crise de la fin du Permien. Celle-ci a, en quelque sorte, assené le coup de grâce. En revanche, rien de graduel dans l'extinction des coraux de cette époque, appelés coraux rugueux et coraux tabulés, et bien différents des coraux actuels : ils ont bel et bien disparu subitement à la fin du Permien.
D'autres groupes ont souffert sans s'éteindre complètement. Il s'agit notamment de certains brachiopodes, dits « articulés » (des animaux qui, à première vue, ressemblent un peu aux palourdes), de bryozoaires (des animaux filtreurs vivant en colonies) et de divers échinodermes, dont les crinoïdes (ou « lys de mer »), et les échinides (les oursins). Chez ces derniers, seul le genre *Miocidaris* a survécu : c'est lui qui est à l'origine de tous les oursins du Mésozoïque et, par extension, de tous les oursins modernes. On peut aussi citer des animaux ayant « faussement » disparu. C'est par exemple le cas des gastéropodes (les escargots). Après un déclin progressif au Permien supérieur, ils semblent disparaître à la limite Permien-Trias. Mais on les retrouve ensuite au Trias moyen. Cette pseudo-extinction, qualifiée également d'« effet Lazare », témoigne des aléas de la fossilisation, et des lacunes des registres fossiles.
Quant aux animaux ayant plus aisément franchi la limite Permien-Trias, il s'agit entre autres des bivalves, des foraminifères autres que les fusulines, de petits crustacés appelés ostracodes, des conodontes (sortes de vertébrés primitifs), ou encore des poissons.



LE BANC 25, VIDE DE FOSSILES, témoigne du pic d'extinction. Mais il ne se situe pas à la limite Permien-Trias. Par convention, celle-ci se trouve au-dessus, au milieu du banc 27. En 1987, elle a été arbitrairement fixée là où apparaît le conodonte *Hindeodus parvus* (en fait le fossile de son appareil masticateur, sorte de peigne aux dents acérées, à droite). Ce vertébré primitif constitue un bon marqueur, car il est détectable en abondance dans toutes les couches de cet âge de la planète.

Si l'ampleur de la crise en milieu marin est incontestée, la question de sa durée est sujette à débat. Les données de Sepkoski semblaient désigner deux pics d'extinction, l'un à la fin du Permien moyen, il y a environ 260 millions d'années, l'autre à la fin du Permien supérieur. Soit environ 9 millions d'années d'écart. Problème : ces données provenaient de différents endroits du Globe. Or, pour décrire un intervalle aussi court que 9 millions d'années, les paléontologues doivent se référer à des données très précises provenant d'un lieu bien défini. À elles seules, les données de Sepkoski ne permettaient pas d'exclure l'hypothèse d'une crise progressive sur les 9 millions d'années du Permien supérieur.

En 1994, Steve Stanley et Yang Xingling, respectivement de l'université Johns Hopkins et de l'université de Nanjing, et l'équipe de Jin Yugan, de l'institut de géologie et de paléontologie de Nanjing, se sont livrés à de nouvelles investigations [3]. Les uns ont étudié les registres de foraminifères et de brachiopodes en Chine. Les autres, les registres des ammonites, toujours en Chine. Résultat : il y a bien eu deux pulsations marquées dans la crise du Permien-Trias, et non une longue extinction graduelle. Cette seconde pulsation, la plus marquée, est celle qui attise le plus la curiosité des scientifiques. Là encore, la question de sa durée se pose. S'est-elle déroulée sur les 2 millions d'années de la dernière période du Permien supérieur, le Changhsingian ? Ou s'agit-il d'un épisode brutal de quelques centaines de milliers d'années seulement ? La réponse la plus probante est venue des travaux publiés en 2000 par l'équipe de Jin Yugang, à partir des registres fossiles de Meishan [4]. Les fossiles y abondent dans le Changhsingian. Ces vingt dernières années, on y a trouvé 333 espèces appartenant à 162 genres, eux-mêmes de 15 groupes différents : des foraminifères, des radiolaires, des bryozoaires, des coraux, des brachiopodes, des gastéropodes, des ostracodes, des trilobites, des conodontes, etc. Or, si l'on observe la répartition de ces fossiles dans le Changhsingian, on se rend compte que 161 espèces sur les 333 recensées ont disparu au-dessous du banc 24, et, à première vue, graduellement, banc par banc.

Deux pulsations marquent la crise du Permien-Trias, plutôt qu'une extinction graduelle

Une crise de 200 000 ans

L'hypothèse d'une extinction graduelle n'a pourtant pas résisté à une analyse approfondie des données : le taux d'extinction, défini comme le nombre d'espèces éteintes rapportées au total des espèces présentes dans le banc étudié, n'excède jamais 33 % dans aucun des niveaux situés sous le banc 24. En revanche, dans le banc 25, il atteint 94 %. Rapporté à l'échelle de temps correspondant à chacun de ces bancs, cela signifie que ce pic s'est produit aux environs de 251,4 millions d'années, sur une durée – courte – d'environ 200 000 ans.

À l'heure actuelle, cette conclusion est largement acceptée. Soulignons toutefois que la datation absolue de l'événement d'extinction a, elle, changé. Les travaux de Jin et de ses collaborateurs se référaient en effet aux dernières datations alors disponibles, celles publiées par l'équipe de Sam Bowring en 1998 [5]. Mais en 2004 l'équipe de Roland Mundil, du Berkeley Geochronology Center, a proposé une nouvelle datation de l'événement d'extinction, après avoir amélioré la méthodologie jusque-là mise en œuvre : il aurait eu lieu il y a 252,6 millions d'années, et non 251,4 millions d'années [6]. Cela ne remet toutefois pas en question sa durée. ⇨

FIXÉS AUX FONDS MARINS, les crinoïdes, ou « lys de mer », sont décimés par la crise. Ils survivent néanmoins, et des formes nouvelles – ci-dessus *Encrinus liliiformis* – apparaissent au Trias. © PHONE/F. GOHIER

[3] S.M. Stanley et X. Yang, *Science, 266,* 1340, 1994 ; Y.G. Jin ***et al.***, *Can. Soc. Pet. Geol. Mem., 17,* 813, 1994.

[4] Y.G. Jin *et al., Science, 289,* 432, 2000.

MÉCANISME Et sur Terre ?

PAS D'EXTINCTION MASSIVE pour la flore à la limite Permien-Trias : l'évolution floristique, progressive, est liée au climat. Au Permien supérieur, celui-ci, chaud, devient de plus en plus sec. Par conséquent, en Laurasie, les plantes houillères à larges feuilles cèdent peu à peu la place à une flore peu exigeante à gymnospermes (dont des conifères), accompagnée de ptéridophytes tels que des fougères et des lycopodes herbacés. Au Gondwana, une flore particulière dite à « glossoptéridales » se développe aux côtés de ptéridophytes. Ces glossoptéridales ne franchissent pas la limite Permien-Trias, alors qu'inversement, sécheresse aidant,

À GAUCHE, une feuille de la fougère arborescente *Glossopteris*. À droite, des rameaux de la « fougère à graine » *Dicroidium*. Toutes deux se développèrent au Gondwana, la première au Permien, la seconde au Trias.
© M. LAND/S.P.L./COSMOS

⇨ Bien qu'il y ait un pic d'extinction très marqué, cela ne signifie pas pour autant que la faune marine ait réagi de manière uniforme : certains groupes ont disparu, d'autres ont été atteints sans pour autant disparaître, d'autres, enfin, n'ont été que très peu touchés (lire « Familles marines portées disparues », p. 32).

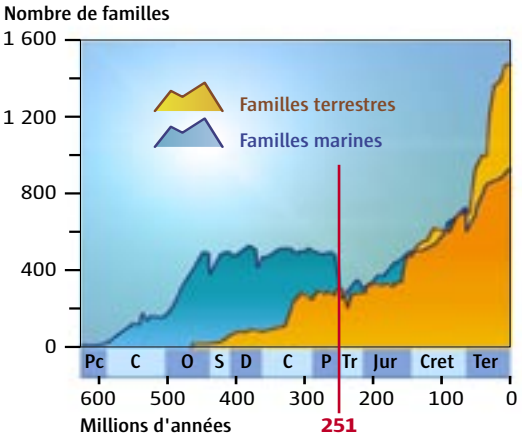
« Espèces désastre »

À bien y regarder, on s'aperçoit que les animaux ayant le plus souffert sont ceux qui vivaient fixés aux fonds marins (comme les coraux ou les crinoïdes). Ou encore ceux posés sur le fond ou enfouis dans les premiers centimètres de sédiments, qui avaient un faible potentiel adaptatif (par exemple de grands foraminifères appelés fusulines). En revanche, les organismes présentant des formes pouvant résister ou s'adapter à des variations de salinité, de température, ou encore capables de supporter de faibles taux d'oxygène dans l'eau (comme ces microcrustacés que sont les ostracodes) s'en sont mieux sortis, de même que les animaux vivant dans la colonne d'eau (les radiolaires du plancton ou bien les poissons…) qui ont probablement trouvé plus aisément des milieux refuges. Dans l'ensemble, le passage du Paléozoïque au Mésozoïque s'est traduit par le passage d'une faune en majorité fixée et se nourrissant de particules en suspension à une faune mobile et se nourrissant de façon active.

S'il est difficile de faire la part des choses entre les différentes causes potentielles de la crise Permien-Trias (lire « Multiples coupables », p. 42), on peut incriminer, de façon certaine, les variations du niveau marin. Au Permien moyen, le niveau des mers était l'un des plus hauts jamais atteints – environ 200 mètres au-dessus du niveau actuel. Puis, vers – 280 millions d'années, il commença doucement à baisser. Cette régression se poursuivit, bien sûr avec des oscillations, jusqu'à la limite Permien-Trias. Au total, le niveau des océans chuta de près de 250 mètres. Cela signifie que la plus grande partie des plateaux continentaux, siège de l'essentiel de la biodiversité sur notre planète, fut à découvert. Rien d'étonnant à ce que cette biodiversité ait souffert !

Néanmoins, la vie ne s'est pas éteinte. Que sait-on de sa réorganisation après la crise ? Au cours du Permien, les conditions de vie étaient riches et variées, ce qui permettait à des communautés très spécialisées de se développer dans toutes sortes de niches. Mais après la crise, au début du Trias, l'ensemble des fonds marins était dévasté et appauvri en oxygène. Ces conditions ont favorisé la prolifération d'espèces appelées « espèces désastre », qui se plaisent dans les environnements défavorables et y prolifèrent, car sans concurrence. Au début du Trias, il s'agissait par exemple de bactéries, comme le montre la présence dans les roches de

Fig.1 Évolution de la biodiversité



D'APRÈS CES COURBES montrant l'évolution du nombre de familles marines et terrestres au fil des temps géologiques, la crise qui affecte la biodiversité à la limite Permien-Trias est plus marquée en milieu marin. Est-ce la réalité, ou un artefact dû à une moindre fossilisation des organismes terrestres ? La question reste ouverte.

© INFOGRAPHIE SYLVIE DESSERT

[5] S.A Bowring *et al.*, *Science, 280,* 1039, 1998.

[6] R. Mundil *et al.*, *Science, 305,* 1760, 2004.

des plantes appelées *Dicroidium* apparaissent. Globalement, sur l'ensemble de la Pangée, le Trias sonne l'heure des gymnospermes, en particulier des conifères, mais aussi des cycadales.
La faune, elle, souffre, même s'il est difficile de chiffrer les extinctions, faute de recensements quantitatifs exhaustifs et surtout de séries stratigraphiques continues. Concernant les vertébrés, les gisements d'Afrique du Sud et de l'Oural montrent que les reptiles qui dominaient cette faune avant la crise, les synapsides, dominent toujours après, mais au prix d'un fort renouvellement des lignées. Ainsi, les principaux prédateurs de la fin du Permien, les gorgonopsiens, disparaissent. Les principaux herbivores, les dicynodontes, échappent de justesse à cette funeste destinée : seul survit *Lystrosaurus*, apparu juste avant la limite. Par son abondance, cet animal est emblématique du début du Trias. En revanche, d'autres lignées tirent leur épingle du jeu. C'est le cas des cynodontes. Apparus à la toute fin du Permien, ces animaux franchissent sans encombre la limite Permien-Trias, se répandent et se diversifient. Trente millions d'années plus tard, certains d'entre eux seront à l'origine des premiers mammifères. Reste à savoir dans quelle mesure ce panorama reflète la situation au cœur du mégacontinent (lire « Le Permien au Sahara », p. 36).

© THE NATURAL HISTORY MUSEUM LONDON

formations carbonatées d'un genre très particulier : des encroûtements bactériens appelés microbialites. Ces encroûtements témoignent de la prolifération de bactéries opportunistes juste après la crise, sur le pourtour de la Téthys, là où se sont produites des remontées d'eaux profondes anoxiques très riches en carbonates.
Quelques rares autres espèces ont aussi profité de la situation. Comme les espèces-désastre, ce sont des « généralistes écologiques », qui supportent les variations de température et de salinité, possèdent de grandes possibilités adaptatives, et occupent donc de vastes niches écologiques. Au début du Trias, on trouve par exemple les bivalves *Lingula,* les brachiopodes dits « inarticulés » de type *Claraia,* certains ostracodes de type *Langdaia,* ou, un peu plus tard, des ammonites. Ces quelques espèces occupaient l'ensemble des territoires marins accessibles, à la différence des faunes du Permien, très régionales. Lorsque les conditions de vie sont redevenues normales, ces animaux ont su tirer leur épingle du jeu, contrairement aux espèces-désastre, qui ont disparu.

Diversifications

Des organismes connus au Permien ont donc subsisté au Trias inférieur, et certains se sont ensuite diversifiés pour donner des formes typiquement mésozoïques. Mais l'inverse est aussi vrai ! Témoin, l'examen d'ostracodes provenant de Turquie. En 2004, nous avons montré que, si des représentants typiquement paléozoïques étaient présents au début du Trias moyen, des formes présentant des caractères typiquement mésozoïques existaient dès le Permien supérieur [7]. Le même phénomène a été observé chez des micro-organismes planctoniques appelés radiolaires par l'équipe de Patrick De Wever, du Muséum national d'histoire naturelle [8], ainsi que chez des macrofossiles benthiques, les brachiopodes [9].

La datation progresse, et modifie notre perception du déroulement de la crise

Autrement dit, il existait parfois déjà, au Permien, des formes que l'on considérait jusque-là comme « modernes », c'est-à-dire purement mésozoïques. Et ce, chez trois groupes d'organismes qui diffèrent tant par leur morphologie que par leur mode de vie. Cela nous a poussés, de même que nos collègues australiens et japonais travaillant sur les brachiopodes, à proposer l'existence d'un intervalle dit de « transition ». Pour les ostracodes, il débute vers – 256 millions d'années avec l'apparition des formes précurseurs, englobe un intervalle de « survie » à faunes mixtes défini entre – 254 et – 252 millions d'années (l'extinction étant placée à – 252,6 millions d'années), et se poursuit jusque vers – 247 millions d'années avec les derniers survivants paléozoïques [10].
De telles études, faune par faune, permettent une meilleure compréhension de la dynamique d'évolution de la biodiversité autour de la limite Permien-Trias. Comme ce fut le cas pour la détermination de la durée du pic d'extinction, les progrès effectués en matière de datation continueront à modifier notre perception du déroulement des événements. Par exemple, en 2006, de nouvelles datations ont « raccourci » le Trias inférieur. D'après Maria Ovtcharova et ses collaborateurs suisses, il aurait pris fin il y a 248,1 millions d'années, soit 1,5 million d'années plus tôt qu'on ne le pensait [11]. Or, le Trias inférieur est cette période cruciale de minimum de biodiversité, après laquelle la vie a timidement commencé à rebondir. Un Trias inférieur plus court signifie donc un rebond plus rapide. Cela sera-t-il confirmé à plus large échelle, chez des faunes variées ? La poursuite des progrès en datation, de même que la description de plus en plus précise de la répartition des espèces au tournant de la limite Permien-Trias, nous permettra probablement de répondre à cette question essentielle dans les années à venir. ■ **S. C.**

[7] S. Crasquin-Soleau *et al., Micropalaeontology, 23,* 67, 2004.

[8] P. De Wever *et al., Eclogae Geol. Hlv., 99, suppl. 1,* S49, 2006.

[9] Z.-Q. Chen *et al., Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 224,* 270, 2005.

[10] S. Crasquin-Soleau *et al., Hydrobiologia,* à paraître.

[11] M. Ovtcharova *et al., Earth Planet. Sci. Lett., 243,* 463, 2006.