

L'article initial est consultable à cette adresse:

<http://www.larecherche.fr/content/recherche/article?id=14087>

D'une extinction à l'autre

La faune et la flore se sont profondément transformées depuis l'apparition de la vie sur Terre. Leur diversité a-t-elle pour autant varié ? Les paléontologues ont bien du mal à la quantifier, et ne s'accordent que pour reconnaître qu'elle s'est fortement réduite lors de périodes d'extinction en masse.

Le monde vivant actuel peut être comparé au contenu d'une vieille maison de famille qui a subi des guerres, des occupations, des incendies partiels, et dont l'indivision contraint les propriétaires à un minimum d'entretien. Deux cents ou trois cents ans d'achats, selon des modes et des fortunes diverses, ont accumulé et mêlé les styles, les gadgets, dont certains servent encore, tandis que d'autres dorment au grenier. La nature actuelle est aussi un héritage hétéroclite, constitué de groupes d'êtres vivants dont les caractères distinctifs sont apparus à des époques différentes, échelonnées sur près de 3,5 milliards d'années. De certains groupes, il ne reste plus que des reliques discrètes. D'autres, même parmi les moins anciens, font l'objet d'une véritable vénération, parfois subjective.

L'analogie, cependant, s'arrête là. En effet, dans cette maison pleine de souvenirs, les objets restent indépendants, et le presse-purée que l'on garde dans la cuisine, par habitude, pourrait tout aussi bien rejoindre la poussière des combles. Dans la nature, au contraire, tout continue à fonctionner, comme si le mixer dernier cri ne pouvait se passer de la proximité du presse-purée. Les petits arthropodes qui peuplent le sol, et dont certains sont presque semblables à ceux qui vivaient il y a deux cents ou trois cents millions d'années, sont désormais dépendants de plantes ou d'animaux apparus des millions d'années plus tard, et réciproquement. La nature recrute, recycle sans cesse, au hasard et sans distinction entre ce que nous considérons, *a posteriori*, comme « primitif » ou « évolué ».

Comment démêler l'histoire des accumulations et des disparitions qui ont conduit à la situation actuelle ? Les paléontologues et les géologues disposent heureusement d'archives : les gisements fossilifères. Ils les ont longtemps utilisés pour suivre une démarche inductive, fondée sur l'accumulation de données qu'ils tentaient de relier en se fondant le plus souvent sur une analogie avec le fonctionnement des écosystèmes actuels. En deux cents ans de recherches, ils ont ainsi reconstitué, pour chaque époque, parfois pour des tranches de temps de l'ordre de la centaine de milliers d'années seulement, un tableau assez précis des écosystèmes, sachant que bien des organismes, non fossilisables, seront inconnus à jamais, ou ne seront connus que par les traces de leur activité (terriers, pistes).

Pourtant, cette galerie de tableaux n'a jamais satisfait les paléontologues : leur statut de scientifiques leur impose de trouver des lois. Dès la fin des années 1970, certains ont donc commencé à rechercher des lois de la dynamique de la biodiversité, jetant ainsi les bases de la paléontologie « nomothétique »*(1). Ils tentèrent notamment de quantifier les événements biologiques de grande ampleur (extinctions de masse ou, inversement, apparition soudaine de nombreux groupes animaux ou végétaux) et de les corrélés avec des événements du monde physique (signaux géochimiques, sédimentologiques) enregistrés par les sédiments à l'échelle du Globe(2-5).

La première étape de cette recherche consiste à reconnaître ces événements biologiques. Et la principale question qui se pose est celle d'un langage commun qui soit le mieux à même de rendre compte de la diversité biologique. Nommer les espèces, les regrouper en taxons (groupes d'espèces nommés) qui reflètent leurs relations de parenté et l'héritage de caractères communs, voilà ce qui constitue le travail de base sans lequel toute approche historique de la biodiversité serait sans objet. Or, la définition de ces taxons peut se faire selon des méthodologies différentes, selon que l'on privilégie la ressemblance globale entre les espèces ou seulement leurs relations de parenté. Par

exemple, dans l'hypothèse, très probable, où les oiseaux « descendent » des dinosaures (fig. 2), les systématistes évolutionnistes, ou « gradistes », conservent la distinction entre oiseaux et dinosaures, tandis que les tenants du cladisme* incluront les oiseaux dans les dinosaures ou n'utiliseront plus le nom de dinosaures pour un groupe dont l'histoire évolutive est en fait une partie de celle des oiseaux. Cette différence de méthode n'est pas une discussion byzantine : de telles divergences peuvent avoir un impact considérable sur les scénarios que l'on présente à la communauté scientifique et au public. Par exemple, en reprenant le cas des dinosaures et des oiseaux, l'extinction des dinosaures impressionne car les classifications évolutionnistes font de ce groupe un taxon de rang supérieur, comptant au moins 850 espèces. Pourtant, les caractères diagnostiques communs aux ultimes espèces de dinosaures qui s'éteignent sont aussi partagés par les oiseaux : on ne peut donc pas parler d'extinction du groupe. En revanche, on peut parler de l'extinction indépendante de chacun des différents groupes de dinosaures (sauropodes, ornithopodes, cératopsiens, etc.), à l'exception des théropodes qui changent de nom et deviennent oiseaux en développant des plumes.

Pendant des années, l'évaluation des fluctuations de la biodiversité a été faite sur la base d'un simple comptage du nombre de taxons (souvent du rang de familles*) apparaissant ou s'éteignant à une époque donnée. Comme la systématique n'était guère la préoccupation principale des paléontologues qui se livraient à ces calculs, la définition et la signification de ces familles n'étaient guère vérifiées. Globalement, il suffisait qu'elles correspondent, selon la pratique traditionnelle de la systématique évolutionniste, à une morphologie ou à une adaptation donnée pour qu'on les considère comme des unités comptabilisables. Dans beaucoup de cas, cependant, ces familles n'ont pas plus de réalité phylogénétique que les dinosaures, dans l'exemple cité plus haut, et de nombreuses « extinctions » ne sont en fait que des changements de nom.

On peut toutefois concéder que le remplacement, dans un écosystème, d'un groupe ancestral par un groupe descendant présentant des adaptations et occupant des niches écologiques très différentes (comme les « dinosaures » et les oiseaux) est le signe d'une rupture importante. Un tel examen critique des courbes de fluctuation de la biodiversité a été effectué pour certains groupes, et a révélé un « bruit de fond » (erreurs de datation, d'identification, groupes non-monophylétiques, etc.) de près de 70 % de l'ensemble des données utilisées(6,7).

Un autre biais, mis en évidence par les analyses phylogénétiques, est celui des lignées fantômes (fig. 2). Si l'on admet que deux groupes d'espèces (genre, famille, ordre, etc.) se sont différenciés à partir d'une espèce ancestrale commune, alors la date d'apparition de ces deux groupes doit être la même, même si leur répartition temporelle réellement observée (grâce aux fossiles) est différente. Ainsi, le groupe dont la date d'apparition semble plus récente doit-il être théoriquement prolongé dans le temps au moins jusqu'à la date d'apparition de son groupe frère. Cette partie manquante de la distribution temporelle d'un groupe est appelée lignée fantôme et permet de prédire les niveaux géologiques où l'on peut espérer trouver des espèces qui lui appartiennent(8). Si l'on comptabilise ces lignées fantômes, la biodiversité s'accroît, et l'importance de certains événements s'estompe.

Malgré ces incertitudes et ces biais, les paléontologues s'accordent sur l'existence d'importantes crises biologiques, notamment de cinq crises majeures survenues il y a respectivement 440, 365, 250, 145 et 65 millions d'années. La plus importante marque la limite entre le Permien et le Trias, il y a 250 millions d'années : elle aurait éradiqué 90 % des espèces marines(9). La plus connue s'est produite il y a 65 millions d'années, à la transition entre le Crétacé et le Tertiaire : elle correspond à la disparition, entre autres groupes, de tous les dinosaures, à l'exception des oiseaux(7). Entre ces crises majeures, d'autres, moins importantes, semblent pouvoir être mises en évidence. D. Raup et J. Sepkoski(4), de l'université de Chicago, avaient même émis l'hypothèse d'une périodicité de 26 millions d'années pour ces crises biologiques sur une durée de 250 millions d'années, mais cette théorie n'a guère résisté à un simple contrôle de la qualité des données systématiques(10).

Que se passe-t-il en dehors de ces crises ? Les périodes d'extinction simultanée d'un grand nombre d'espèces sont suivies de périodes de reconquête, soit à partir de groupes florissants auparavant,

mais très appauvris pendant la période d'extinction de masse, soit par des groupes inconnus auparavant. Là encore, cette apparition soudaine de groupes nouveaux, qui a jadis été l'argument clé des créationnistes, s'est souvent révélée un artefact de la systématique. Ces groupes sont en fait apparentés à des groupes plus anciens, mais que l'on ne savait pas reconnaître autrement que par leurs caractères globalement primitifs. En les étudiant en détail, on s'est aperçu que certaines espèces partageaient déjà des caractères évolués avec le ou les groupes « nouveaux » qui en descendent(9).

Un débat qui resurgit régulièrement, depuis près de vingt ans, est celui de l'augmentation ou de la stabilité de la biodiversité, en termes de nombre d'espèces, depuis le début du Cambrien, il y a environ 550 millions d'années. Qu'indiquent les comptages d'espèces ? Les fossiles marins que nous connaissons dans les terrains correspondant aux époques qui ont précédé la conquête du milieu terrestre, il y a plus de 400 millions d'années, montrent, pour un environnement comparable, une diversité assez voisine de celle que montrerait l'environnement marin actuel, s'il était fossilisé. Les groupes représentés ne sont, bien sûr, pas les mêmes, mais, à environnement comparable, toutes les niches écologiques sont occupées. On peut donc supposer que les écosystèmes marins il y a 400 à 500 millions d'années fonctionnaient déjà à plein régime. L'augmentation du nombre d'espèces qui est *a priori* associée à la diversification des habitats (voir l'encadré : « Pourquoi des espèces apparaissent ? ») laisse penser que la conquête du milieu terrestre par divers groupes animaux et végétaux, qui s'est étalée de 430 à 370 millions d'années environ, s'est accompagnée d'un accroissement considérable de la biodiversité. Pourtant, le simple comptage des espèces par période géologique(11) montre une relative stabilité depuis le Cambrien jusqu'à la fin du Crétacé, suivie d'une augmentation considérable au cours du Tertiaire(12).

Ce comptage est-il entaché d'erreur ? Une analyse minutieuse a indiqué que la courbe du nombre d'espèces varie comme celle du nombre de spécialistes des faunes et des flores des diverses périodes géologiques (plus de spécialistes du Crétacé et du Tertiaire que des autres périodes géologiques) et aussi comme celle de l'extension des affleurements des roches datant des diverses époques à la surface du globe(13) (fig. 1). Des recherches plus exhaustives auraient-elles conduit à une plus grande abondance de données ? D. Raup argumente, *a contrario*, que s'il y a plus de spécialistes de fossiles crétacés et tertiaires, c'est justement parce qu'il y a beaucoup de fossiles de ces périodes(14) !

D'autres paléontologues, tel S.J. Gould(15), plaident en faveur du modèle en équilibre, selon lequel la diversité des espèces aurait été pratiquement constante depuis près de 400 millions d'années. Selon eux, les fluctuations temporelles du nombre des espèces fossilisables que nous observons seraient négligeables vis-à-vis du nombre considérable d'espèces non fossilisables (essentiellement des micro-organismes) qui constituent une grande partie de la biodiversité. Au total, les biais intervenant dans ce type de recherche sont donc si nombreux que la plupart des spécialistes actuels considèrent qu'aucun des modèles proposés n'est fiable(16). Pouvons-nous malgré tout situer la période présente dans cette histoire incertaine ? La biodiversité de notre époque est vraisemblablement plus pauvre, en termes de nombre d'espèces, et en particulier d'espèces animales de grande taille, que, par exemple, certaines époques du Tertiaire qui l'ont précédée, tel le Miocène, il y a environ 15 millions d'années. La période géologique que nous vivons, le Quaternaire, est en effet une période d'extinctions en masse, liées à deux phénomènes rares dans l'histoire de la Terre : une succession de glaciations et l'apparition d'une espèce inhabituellement dévastatrice, l'homme.

Peu de gens réalisent que nous vivons une époque exceptionnelle de l'histoire de la Terre.

Depuis environ 1,6 million d'années, notre environnement subit une succession de glaciations, séparées par des périodes interglaciaires plus chaudes, telle la période actuelle. Un pareil phénomène ne s'est produit que deux fois au cours des 550 derniers millions d'années : il y a 430 et 300 millions d'années. Pendant tout le reste du temps, la glace n'était probablement présente sur Terre que sur les plus hautes chaînes de montagnes ou dans les régions polaires, et le climat, tropical à tempéré, était plus homogène qu'aujourd'hui. Par ailleurs, notre époque est caractérisée par un nombre exceptionnel de très hautes chaînes de montagnes et une fragmentation très forte des

masses continentales. Cette fragmentation, déjà ébauchée au cours de l'ère Tertiaire, il y a 15 ou 20 millions d'années, a engendré une grande diversité des espèces. Mais les glaciations quaternaires successives ont considérablement appauvri les faunes et les flores continentales qui, à cause de cette fragmentation des continents, se trouvaient souvent piégées.

A la différence des extinctions de la fin du Permien et de la fin du Crétacé, ce sont surtout les grands animaux, en particulier les grands mammifères, qui ont été les principales victimes de la crise quaternaire. Juste avant la première glaciation quaternaire, il y avait probablement plus d'espèces de grands mammifères terrestres (éléphants, rhinocéros, etc.) qu'il n'y avait d'espèces de dinosaures à la veille de la crise Crétacé-Tertiaire. Dans le cas des glaciations quaternaires, il semble que l'effet le plus pernicieux a été précisément leur succession rapide qui, chaque fois, fauchait de nouvelles espèces d'une faune et d'une flore convalescentes. Curieusement, il semble aussi que le plus grand nombre d'extinctions d'espèces survenait à la fin de chaque glaciation(17). La principale cause de ces extinctions serait un déséquilibre dans la diversité de la végétation. Quant au rôle de l'homme dans ces disparitions d'espèces au cours du Quaternaire, il reste controversé. Il est probable que l'amélioration des techniques de chasse et l'avènement de l'agriculture ont porté un premier coup à l'intégrité d'écosystèmes déjà appauvris. Leurs effets sont toutefois sans commune mesure avec ceux de l'ère industrielle, qui sévissent depuis près de deux cents ans.

Les paléontologues ont donc beaucoup de difficultés à dégager des lois de ces masses considérables de données de valeur inégale, quant aux informations qu'elles apportent, selon les périodes ou les environnements considérés. Néanmoins, cette recherche vaut d'être tentée, ne serait-ce que pour dégager les biais qui entachent les théories qu'elle produit. Après tout, beaucoup d'autres sciences, comme la météorologie, par exemple, ont aussi été confrontées à une désespérante multiplicité des paramètres et des données, mais ont réussi à la maîtriser par la modélisation. On peut donc espérer que l'étude de la paléo-biodiversité sortira un jour de l'état de collection d'opinions d'auteurs où elle se trouve actuellement.

Nous n'aurons alors réalisé que la première partie du programme. La recherche des causes des fluctuations de la biodiversité, et en particulier des grandes crises biologiques, est tout un autre domaine. Pour chacune de ces crises, on dispose d'un assortiment de causes possibles, plausibles, ou extravagantes, et la littérature sur ce sujet est surabondante(18). Les seules recherches sur les causes multiples de la crise Permien-Trias ont récemment été qualifiées de « petite industrie »(19). L'une des questions majeures dans ce domaine est l'apparente indifférence de certains groupes à ces crises soudaines et fatales à d'autres. La crise Crétacé-Tertiaire qui a, outre les dinosaures, presque anéanti la diversité de beaucoup d'organismes planctoniques, semble avoir eu très peu d'effets sur des groupes aussi divers que les diatomées, les radiolaires, les foraminifères benthiques, les gastropodes, les insectes, les poissons, les amphibiens, les lézards et les plantes terrestres. Là encore, le forum est largement ouvert aux amateurs d'hypothèses *ad hoc* .

Philippe Janvier

Pourquoi des espèces apparaissent ?

Depuis une cinquantaine d'années, la biologie des populations a mis en évidence les conditions et les mécanismes d'apparition des espèces. Les modifications de la géographie, et en particulier tout ce qui contribue à sa fragmentation (chaînes de montagnes, bras de mer, océans), sont l'un de ces facteurs les plus fréquents(20). L'un des exemples les plus spectaculaires est la fragmentation de l'immense continent austral, le Gondwana qui, avant le Jurassique (il y a 170 millions d'années), réunissait l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Inde, l'Australie et l'Antarctique. Lorsque l'Atlantique n'était qu'un étroit bras de mer entre l'Amérique du Sud et l'Afrique, des échanges de gènes entre les populations de certaines espèces de plantes ou d'insectes présentes sur les deux continents devaient subsister. Cependant, dès le début de l'ère Tertiaire, il y a 60 millions d'années, de tels échanges sont devenus de moins en moins probables, et les espèces ont divergé sur ces deux continents.

En revanche, la collision ou la mise en contact de vastes aires géographiques a eu l'effet inverse. L'apparition de l'isthme de Panamá, par exemple, survenue il y environ 3 millions d'années, a rompu l'isolement qu'avait connu l'Amérique du Sud depuis près de 50 millions d'années. Son invasion massive par des espèces nord-américaines a conduit à l'extinction de nombreux groupes de mammifères endémiques (compensée plus tard par la diversification des « envahisseurs »).

Autre cas possible : une espèce se disperse loin de son aire d'origine et, finalement, constitue des populations éloignées, isolées génétiquement, qui, au bout de centaines de milliers d'années, forment une espèce nouvelle, morphologiquement et génétiquement distincte. Ces deux phénomènes sont parfois observables par les paléontologues. En revanche, les différences écologiques entre populations, qui président à une spéciation au sein de la même aire de répartition géographique, sont souvent inaccessibles aux paléontologues.

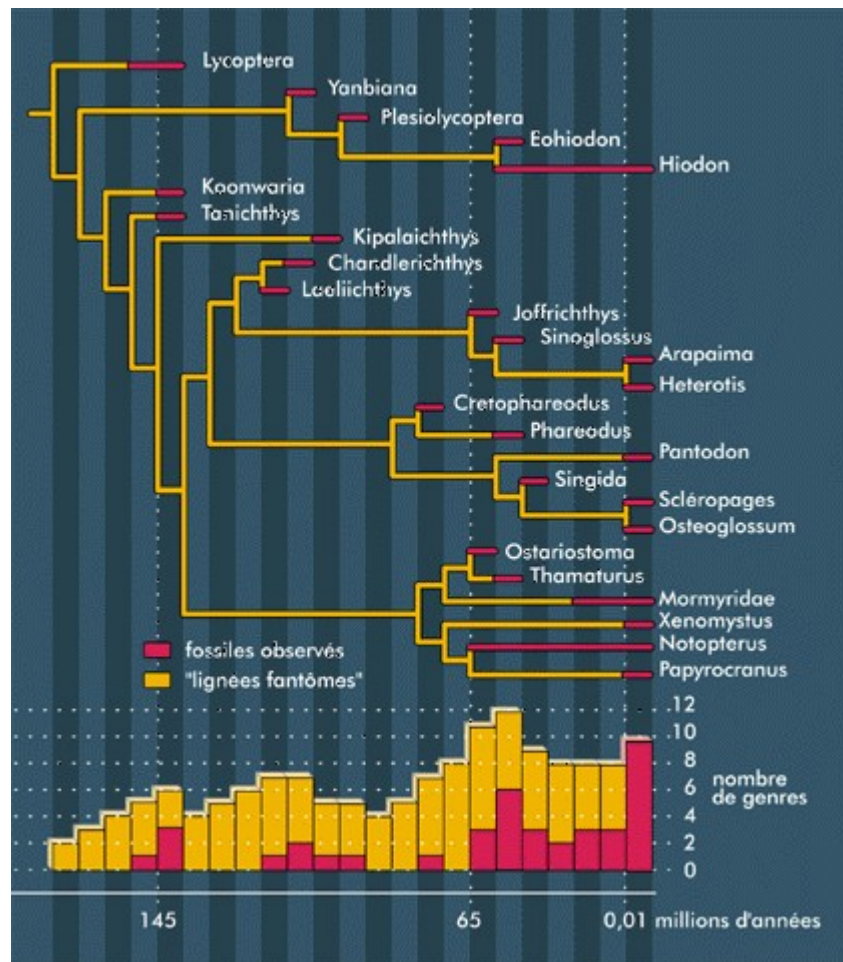
L'explosion cambrienne

L'un des événements les plus mystérieux de l'histoire de la biodiversité est l'« explosion cambrienne ». Sur les successions régulières des sédiments à la limite entre le Précambrien et le Cambrien, l'extrême base du Cambrien, il y a environ 543 millions d'années, est toujours marquée par l'apparition brusque d'une remarquable diversité d'espèces d'arthropodes (trilobites, crustacés), de mollusques, d'échinodermes ou d'éponges, grands groupes qui existent encore aujourd'hui. Dans les quelques mètres sous-jacents, on observe au contraire tout au plus quelques petits fossiles incomplets, des accumulations de fragments de squelettes et de « coquilles » qu'il est souvent difficile de rapporter à des groupes connus.

Il est intéressant de comparer l'« explosion cambrienne » avec les diverses grandes crises biologiques comme la crise Crétacé-Tertiaire. Dans le cas des crises biologiques, il y a des espèces avant et après. Le jeu consiste donc à imaginer comment éliminer les unes et faire apparaître les autres. L'exercice est, somme toute, assez facile puisque l'on sait globalement quels sont les écosystèmes ou les niches écologiques laissées vacantes par la disparition de certaines espèces. Dans le cas de l'« explosion cambrienne », il n'y a guère de référence à un « avant », même s'il existe quelques très rares fossiles antérieurs au Cambrien. Pourtant, les environnements physiques étaient sensiblement les mêmes. Juste avant le Cambrien, il y avait des environnements marins côtiers, des mers chaudes et peu profondes, parfaitement favorables à une vie abondante et variée.

Les explications de l'« explosion cambrienne » ont été nombreuses. Certains invoquent une exceptionnelle plasticité du génome des premiers animaux pluricellulaires, permettant ainsi l'acquisition rapide des grands plans d'organisation que l'on retrouve dans la nature actuelle, ainsi que d'autres qui ont rapidement disparu. La construction de phylogénies moléculaires par comparaison des séquences de certains gènes très « conservateurs » a d'abord conduit à des résultats compatibles avec cette diversification soudaine. Cependant, des résultats plus récents ont conclu à une divergence beaucoup plus ancienne des grands groupes d'animaux pluricellulaires, de l'ordre de 700 millions à 1,2 milliard d'années.

Comment expliquer cette apparition soudaine de fossiles dans les premières couches géologiques du Cambrien, alors que la plupart des grands groupes étaient censés exister depuis plus de 300 millions d'années ? On a, par exemple, supposé que les animaux vivaient (ou, du moins, mouraient) « ailleurs », dans un environnement défavorable à la fossilisation. L'une des dernières théories en date est fondée sur l'existence d'une phase larvaire et d'une métamorphose au cours du cycle de vie des représentants actuels les plus primitifs des grands groupes présents dès le Cambrien. L'explosion cambrienne correspondrait à une époque où les animaux pluricellulaires ont acquis la faculté de se métamorphoser en individus adultes de grande taille, donc plus aisément fossilisables. Avant cela, tous ces groupes n'auraient été représentés que par des individus à morphologie larvaire, donc minuscules et sans squelette, vivant entre les grains de sable ou dans le plancton, ce qui réduisait considérablement la probabilité de leur fossilisation.



Philippe Janvier

- (1) S.J. Gould, *Paleobiology*, 6 , 96, 1980.
- (2) D.M. Raup, *Science*, 177 , 1065, 1972.
- (3) D. Raup et J.J. Sepkoski, *Science*, 215 , 1501, 1982.
- (4) D. Raup et J.J. Sepkoski, *PNAS*, 81 , 801, 1986.
- (5) S.K. Donovan (ed.), *Mass Extinction : Process and Evidence* , Belhaven, Londres, 1989
- (6) A.B. Smith et C. Patterson, *Evolutionary Biology*, 23 , 127, 1988.
- (7) N. Macleod *et al.*, *J. Geol. Soc. London*, 154 , 265, 1997.
- (8) M.J. Novacek et Q.D. Wheeler (ed.), *Extinctions and Phylogeny* , Columbia University Press, 1992.
- (9) D.H. Erwin, *The Great Paleozoic crisis : Life and Death in the Permian* , Columbia University Press, New York, 1993.
- (10) C. Patterson et A.B. Smith, *Nature*, 330 , 248, 1987.
- (11) J.W. Valentine, *Evolutionary Paleocology of the Marine Biosphere* , Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 1973.
- (12) R.K. Bambach, *Paleobiology*, 3 , 152, 1977.
- (13) D.M. Sheehan, *Paleobiology*, 3 , 325, 1977.
- (14) D.M. Raup, *Paleobiology*, 3 , 328, 1977.
- (15) S.J. Gould, *La Vie est belle* , Seuil, 1991.

- (16) M.E.J. Newman et G.J. Eble, *Paleobiology*, 25 , 434, 1999.
- (17) P.S. Martin et R.G. Klein (éd), *Quaternary Extinctions : a Prehistoric Revolution* , University of Arizona Press, Tucson, 1984.
- (18) M.J. Benton, *Evolutionary Biology*, 24 , 371, 1990.
- (19) H. Gee (ed.), *Shaking the Tree* , University of Chicago Press, 2000.
- (20) J. Cracraft, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72 , 794, 1985.