

Mesures de la sévérité et de la sélectivité des extinctions de masse phanérozoïques

Quentin Portal
(Tuteur : Arnaud Brayard)

ABSTRACT

Phanerozoic mass extinctions were better well documented since the second half of the twentieth century, mainly thanks to quantitative studies of David M. Raup and J. John Sepkoski. These studies allowed to introduce the notions of severity and selectivity of biotic crises, which are essential parameters to decipher for a better understanding of these events. Two main methods for measuring the severity of mass extinctions are used, based respectively on their impact on taxonomic wealth and on ecology. The two methods can be compared and highlight a decoupling between taxonomic and ecological severity of mass extinctions. Finally, the main biases which can disturb the interpretation of these severity measures have to be identified.

I. INTRODUCTION

Les épisodes d'extinction de masse survenus au cours du Phanérozoïque sont des événements majeurs dans l'histoire de la vie. Ils ont en effet eu un impact évolutif très important puisqu'ils ont provoqué la disparition d'un très grand nombre d'espèces et ont parfois été suivis d'une importante radiation évolutive (Sepkoski, 2001). Ces épisodes sont notamment identifiables grâce à la construction de courbes représentant l'évolution de la richesse taxinomique du vivant. Les premières courbes ont été échafaudées dès la seconde moitié du XIX^{ème} siècle, notamment par Phillips en 1860. Ces courbes montrent d'importantes et brusques chutes de la richesse taxinomique au cours du Phanérozoïque. Les fameuses crises du *Big Five* (fin-Ordovicien, fin-Dévonien, fin-Permien, fin-Trias et fin-Crétacé) se repèrent ainsi très facilement. De nouvelles études sur l'évolution de la richesse taxinomique ont été effectuées et des courbes plus précises ont été proposées durant la seconde moitié du XX^{ème} siècle (Raup, 1972 ; Sepkoski, 1978 ; Sepkoski, 1981) puis récemment à nouveau révisées (Alroy et al., 2008). De cette approche quantitative simple ont découlé des études centrées sur les extinctions de masse elles-mêmes (Raup, 1979 ; Raup et Sepkoski, 1982 ; Raup, 1986 ; Sepkoski, 2001), toujours en se basant sur le décompte de la richesse taxinomique et de ses fluctuations. Ces dernières études ont permis d'introduire des mesures de l'impact des extinctions ainsi que la notion de sélectivité différentielle de ces crises (Raup, 1986 ; Sepkoski, 2001 ; Payne et al., 2016). Ceci a permis de classer les extinctions de masse par ordre de sévérité (Sepkoski, 1996 ; Bambach et al., 2004). En parallèle, depuis les années 2000, d'autres approches sont utilisées pour étudier la sévérité des extinctions de masse, en se focalisant notamment sur l'impact écologique de ces crises (McGhee et al., 2013).

Les mesures de la sévérité des extinctions de masse sont donc des outils particulièrement utiles pour caractériser ces événements majeurs et tenter de mieux comprendre l'évolution du vivant au cours du Phanérozoïque. Il convient ainsi de s'intéresser plus précisément aux différentes méthodes utilisées pour estimer cette sévérité, aux résultats obtenus, de proposer des comparaisons entre ces méthodes et d'identifier différents biais possibles dans leur interprétation.

II. EVOLUTION DE LA RICHESSE TAXINOMIQUE

1. Richesse taxinomique du vivant au cours du Phanérozoïque

La méthode la plus intuitive pour étudier la sévérité d'une crise biologique est de s'intéresser aux variations de la richesse taxinomique. Les cinq épisodes d'extinction correspondant au *Big Five* sont parfaitement identifiables par cette approche. La construction de courbes de l'évolution de la richesse taxinomique nécessite d'importants jeux de données, basés la plupart du temps sur les taxons d'invertébrés et/ou de vertébrés du registre fossile marin (Raup, 1979 ; Raup et Sepkoski, 1982). De telles courbes représentent ainsi l'évolution du nombre de taxons d'un rang choisi (classe, ordre, famille, genre, espèce) en fonction du temps. Elle permet de visualiser et d'interpréter l'évolution de cette richesse taxinomique à l'échelle du Phanérozoïque (Figure 1).

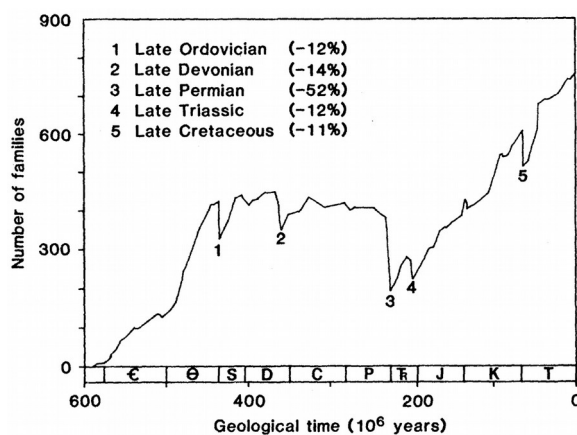


Figure 1 : Evolution de la richesse familiale des vertébrés et invertébrés marins au cours du Phanérozoïque. Les cinq crises majeures sont identifiées sur la courbe. (Raup et Sepkoski, 1982)

Cela signifie que pour un taux de diversification constant, la richesse d'un taxon augmentera de manière exponentielle (ou diminuera de manière exponentielle si le taux de diversification est négatif). Cette formule s'applique plutôt bien à l'évolution de la richesse taxinomique au moment de l'explosion cambrienne (Figure 1). Cependant, le taux de diversification n'est pas resté constant durant tout le Phanérozoïque. Le taux de spéciation a probablement diminué assez rapidement après l'explosion cambrienne, plaçant alors le taux de diversification plus ou moins à l'équilibre. La richesse taxinomique se serait alors stabilisée en fluctuant autour d'un plateau peu après la radiation ordovicienne (Figure 1). Il apparaît sur certaines courbes une nouvelle radiation quasiment exponentielle au cours du Cénozoïque au niveau du rang taxinomique familial et en-dessous (Sepkoski, 1981). Cette radiation ainsi que le modèle simple de l'évolution de la richesse taxinomique au Phanérozoïque ont été en partie corrigés dans certains travaux plus récents (Alroy, 2008). Ces derniers sont basés sur l'utilisation de nouveaux jeux de données plus complets rassemblés au sein de la *Paleobiology Database*. Cependant ce ne sont pas ces nouveaux jeux de données mais bien l'emploi d'un nouveau protocole, basé sur la standardisation de l'échantillonnage et des méthodes de décompte plus précises, qui a permis d'obtenir une autre proposition de l'évolution de la richesse taxinomique au cours du Phanérozoïque. Bien que proche de l'ancienne, cette nouvelle courbe varie tout de même sur quelques

Une approche mathématique très simplifiée permet d'interpréter rapidement l'allure de cette courbe de la richesse taxinomique. Ce travail a notamment été effectué par J. John Sepkoski en 1978. En partant d'une équation simple, il est possible de décrire mathématiquement l'évolution de la richesse taxinomique d'un taxon :

$$\Delta D / \Delta t = r_d \cdot D$$

Avec : D la richesse du taxon ; t le temps ; r_d le taux de diversification, qui correspond à la différence entre le taux de spéciation et le taux d'extinction (Sepkoski, 1978). Si r_d est considéré comme constant, il est possible d'intégrer l'équation pour obtenir la forme suivante :

$$D = D_0 \cdot \exp(r_d \cdot t)$$

Avec : D_0 la richesse originelle du taxon (Sepkoski, 1978).

zones notamment pour la fin du Mésozoïque et le Cénozoïque, où la forte radiation représentée par Sepkoski (1981) est atténuée.

2. Mesures de l'impact des extinctions de masse sur la richesse taxinomique

Les courbes de la richesse taxinomique du vivant au cours du Phanérozoïque permettent de s'intéresser à la sévérité des extinctions de masse. Une première approche peut consister à compter la richesse taxinomique avant et après la crise et ainsi estimer un pourcentage de taxons disparus. Ce calcul permet alors une comparaison et un classement de la sévérité des différents épisodes d'extinction de masse (Sepkoski, 1996 ; Bambach et al., 2004).

Une autre méthode courante pour estimer la sévérité d'une extinction de masse est de calculer un taux d'extinction, c'est-à-dire le nombre de taxons qui disparaît par unité de temps. Ce taux peut par exemple être calculé en nombre de taxons disparus par million d'années en divisant le nombre de taxons qui disparaissent au sein d'un étage stratigraphique par la durée de celui-ci (Raup et Sepkoski, 1982). Il devient alors possible de tracer un graphique donnant le taux d'extinction en fonction du temps avec une résolution à l'échelle de l'étage. Certains étages ressortent fortement par un taux d'extinction particulièrement élevé qui se distingue d'un "bruit de fond", c'est-à-dire d'un "faible" taux d'extinction que l'on retrouve habituellement (Raup et Sepkoski, 1982). Les événements qui ressortent le plus correspondent bien évidemment aux cinq crises majeures du Phanérozoïque. Le taux d'extinction des crises permet donc une mesure de la sévérité de chacune d'entre elles.

Ces mesures de la sévérité peuvent s'appliquer à des rangs taxinomiques assez élevés (ordre, famille). En effet, le registre fossile permet une bonne connaissance de ces niveaux taxinomiques puisqu'une seule espèce ou un seul genre suffit à les définir. En revanche, connaître précisément le pourcentage d'espèces ou de genres disparus lors d'une crise s'avère beaucoup plus complexe. Il est difficile de déterminer si le registre fossile est fortement biaisé et/ou incomplet aux niveaux du genre et de l'espèce. Le nombre d'espèces et de genres peut de plus être très variable d'un taxon à l'autre. S'il est possible de savoir combien d'espèces actuelles "doivent" disparaître pour qu'un taxon précis s'éteigne, c'est moins le cas pour les taxons fossiles car il faut considérer les biais éventuels d'échantillonnage, taphonomiques, environnementaux ou encore de détermination taxinomique. L'estimation du nombre d'espèces disparues lors d'une extinction de masse peut être effectuée à partir de courbes de raréfaction tracées en connaissant le pourcentage d'extinction des taxons de rang supérieur (Raup, 1979).

III. MESURES DE LA SEVERITE ECOLOGIQUE

1. Mesures de l'impact écologique des extinctions de masse

Une autre approche de l'estimation de la sévérité d'une extinction de masse consiste à considérer son aspect écologique. Il s'agit d'évaluer l'impact de la crise sur les écosystèmes et leur organisation (McGhee et al., 2013). L'approche ne revient plus à étudier la diminution de la richesse taxinomique lors de la crise mais à essayer de comprendre à quel point l'organisation du vivant a été modifiée. Un épisode d'extinction de masse peut entraîner des bouleversements écologiques à l'origine de changements complets des types d'organismes ou de faunes dans certains écosystèmes ou niches écologiques. Par exemple, la crise du Capitanien (fin du Permien Moyen) a eu un impact important sur les écosystèmes récifaux avec la disparition des récifs spongio-microbiens caractéristiques de cette

époque (McGhee et al., 2013). Un autre exemple de l'impact écologique de cette crise concerne les faunes d'ammonoïdes, qui sont passées d'un mode de vie essentiellement nectobenthique à pélagique, en lien avec un changement de taxon dominant chez les ammonoïdes (McGhee et al., 2013). Cette approche est moins intuitive que le décompte du nombre de taxons mais permet une réflexion complémentaire. Mesurer la sévérité écologique d'une extinction de masse nécessite également une méthodologie différente d'un "simple" dénombrement.

La principale méthode employée pour estimer la sévérité écologique d'une crise biologique est l'utilisation d'échelles de mesure permettant de visualiser et de classer les impacts écologiques d'une extinction de masse. Une des échelles de mesure classe par exemple les impacts écologiques d'une crise en quatre niveaux, du plus au moins sévère (McGhee et al., 2013). Le niveau un consiste en l'apparition ou la disparition complète d'écosystèmes. Le niveau deux consiste en la modification structurale d'un écosystème avec par exemple un changement des taxons dominants. Le troisième niveau consiste en la modification du type de communautés que l'on retrouve au sein d'un écosystème. Enfin, le quatrième et dernier niveau consiste en des modifications à l'intérieur des communautés. Chaque niveau de sévérité peut ainsi être détecté par différents indices, tels que des changements de taxon dominant ou la disparition des récifs bioconstruits (McGhee et al., 2013). Plus une extinction de masse présente de niveaux élevés d'impacts écologiques, plus la sévérité écologique de la crise sera considérée comme importante.

2. Comparaison entre impact écologique et impact sur la richesse taxinomique

La comparaison entre les sévérités écologique et taxinomique des extinctions de masse phanérozoïques permet de se rendre compte d'un découplage entre ces deux approches (McGhee et al., 2013). Cela signifie qu'une crise avec un très fort impact sur la richesse taxinomique ne sera pas nécessairement celle qui aura le plus fort impact écologique et inversement. Le tableau de comparaison montre un classement différent de la sévérité des crises biologiques selon si l'on considère l'aspect taxinomique ou écologique (Tableau 1).

Tableau 1 : Classement de la sévérité des extinctions de masse phanérozoïques selon les deux approches taxinomique et écologique. (McGhee et al., 2013)

Ecological-severity ranking:	Taxonomic-severity ranking (Table 3):
1. Changhsingian (end-Permian)	1. Changhsingian
2. Maastrichtian (end-Cretaceous)	2. Rhaetian
3. Rhaetian (end-Triassic)	3. Hirnantian
4. Frasnian (Late Devonian)	4. Famennian
5. Capitanian	5. Maastrichtian, Frasnian
6. Serpukhovian	6. Serpukhovian
7. Famennian, Hirnantian (end-Ordovician)	7. Givetian
8. Givetian	8. Eifelian
9. Eifelian, Ludfordian	9. Capitanian
	10. Ludfordian

Par exemple, la fameuse crise Crétacé-Paléogène n'est pas la plus sévère d'un point de vue de la richesse taxinomique puisqu'elle n'apparaît qu'en cinquième position. En revanche, elle a eu un impact écologique très fort puisqu'elle se classe deuxième selon cette méthode de mesure. A l'inverse, la crise de la fin de l'Ordovicien a eu un fort impact sur la diversité taxinomique mais n'a eu qu'un impact écologique mesuré. Cela peut par exemple signifier que les taxons pré-crise se sont rediversifiés et que les écosystèmes ont conservé une organisation semblable. Enfin, il est à noter que la crise Permien-Trias est considérée comme la plus sévère de tout le Phanérozoïque et ce quelle que soit la méthode de mesure employée.

IV. SELECTIVITE DES EXTINCTIONS DE MASSE

Une dernière approche importante à traiter lorsqu'on s'intéresse à la sévérité des extinctions de masse est leur sélectivité. En effet, la survie ou la disparition des taxons présents avant la crise n'est pas forcément aléatoire. Cette sélectivité est souvent mise en lien avec les causes ayant provoqué l'extinction de masse. Cela signifie qu'un facteur peut favoriser l'extinction de certains types d'organismes et en "épargner" d'autres. Par exemple, il pourrait exister un lien entre les événements d'acidification et d'anoxie des océans survenus lors des périodes d'extinctions de masse et la disparition préférentielle des organismes avec un système respiratoire et circulatoire peu efficace (Payne et al., 2016). Il s'avère cependant que ce genre de lien est souvent difficile à mettre en évidence, notamment du fait de la multiplicité des causes ayant provoqué chacune des grandes extinctions de masse. La singularité de chacune des grandes extinctions du Phanérozoïque rend la compréhension de la sélectivité ardue.

Des tentatives de généralisation de certains critères de sélectivité des grandes crises ont également été proposées (Sepkoski, 2001 ; Raup, 1986). Quelques facteurs favorisant la survie parmi ceux que l'on retrouve le plus souvent sont : une grande aire de répartition, des populations de grande taille, une grande tolérance écologique (Sepkoski, 2001 ; Raup, 1986). A l'inverse, d'autres facteurs sont souvent cités comme défavorables à la survie : une aire de répartition restreinte, des populations de petite taille, un taux d'extinction en "bruit de fond" déjà élevé, un haut taux de spécialisation écologique, une grande taille au moins pour les vertébrés terrestres (Sepkoski, 2001 ; Raup, 1986). Certaines de ces caractéristiques ne semblent cependant pas influencer fortement la sélectivité de toutes les crises du Phanérozoïque. De plus, certains taxons ne présentant pas forcément de facteurs défavorables disparaissent tandis que d'autres présentant des facteurs défavorables survivent (Sepkoski, 2001 ; Raup, 1986).

Enfin, la sélectivité différentielle des extinctions de masse peut être mesurée grâce à une approche statistique (Payne et al., 2016). Il est possible de calculer et de comparer la proportion d'espèces qui disparaissent au cours d'une crise entre plusieurs taxons ou entre plusieurs types d'organismes à l'écologie différente. Des différences significatives dans les proportions des espèces disparues entre taxons ou types d'organismes indiquent une sélectivité importante. L'intensité de la sélectivité est exprimée par un rapport souvent donné sous forme logarithmique, le "odds ratio" (Payne et al., 2016).

V. BIAIS PROPRES A CES MESURES

Il est une chose fondamentale à considérer lorsqu'on cherche à mesurer la sévérité d'une extinction de masse : la précision de la mesure est forcément "approximative". En effet, les données utilisées proviennent du registre fossile qui par définition est lacunaire. Seule une faible partie des êtres vivants est préservée sous la forme de fossiles. Aussi le registre fossile ne donne-t-il qu'une image parcellaire de la diversité passée. Cette image se précise au fur et à mesure des découvertes mais elle ne sera jamais parfaite. C'est pour cette raison que les classements de la sévérité des extinctions de masse phanérozoïques sont souvent révisés (McGhee et al., 2013).

Un autre paramètre à prendre en compte est le volume de roches sédimentaires accessible pour chaque intervalle de temps étudié. De manière générale, plus les roches sédimentaires sont récentes, plus leur potentiel de fossilisation est bon et plus leur volume est important. Il est alors plus aisé d'y retrouver des fossiles. En effet, plus un sédiment est ancien, plus la probabilité qu'il ait été affecté par divers phénomènes tels que l'érosion ou le

métamorphisme augmente (Raup, 1972). La comparaison entre les courbes du nombre de taxons fossiles connus au cours du Phanérozoïque et du volume de roches sédimentaires conservé permet d'identifier une certaine corrélation positive entre les deux (Raup, 1972).

Il existe bien entendu beaucoup d'autres biais venant compliquer l'étude des extinctions de masse, parmi lesquels il est possible de citer : le biais humain lors de l'échantillonnage ou encore la datation imparfaite des couches sédimentaires (Raup, 1972, Raup, 1986). La prise en compte des biais d'échantillonnages, par exemple en établissant des intervalles de confiance pour ce qui est de la dernière occurrence d'un taxon fossile, permet de mieux considérer la sévérité réelle des crises (Sepkoski, 2001). Un exemple de correction apportée aux courbes de diversité de Sepkoski (Figure 1), concerne notamment la croissance quasiment exponentielle de la diversité observée durant le Cénozoïque, qui est probablement exagérée à cause de biais méthodologiques (Alroy et al., 2008).

VI. CONCLUSION

Les mesures de la sévérité des extinctions de masse phanérozoïques permettent de mieux comprendre l'évolution du vivant et les grands événements biotiques associés. Il existe deux principales méthodologies de mesure de la sévérité d'une crise biologique. La première et la plus ancienne se base sur le décompte de la richesse taxinomique au cours du Phanérozoïque. La seconde se concentre sur l'impact écologique des crises grâce à des échelles évaluant leur impact sur l'organisation des écosystèmes. La comparaison des résultats obtenus grâce aux deux méthodes permet d'observer un découplage entre sévérité taxinomique et écologique pour nombre de crises biologiques. La question de la sélectivité des extinctions de masse se pose également. Elle permet de compléter les mesures de la sévérité à la fois d'un point de vue taxinomique et écologique. La compréhension de la sélectivité des extinctions de masse est essentielle afin de préciser leur impact sur le vivant. Enfin, il est important d'être conscient des nombreux biais propres à l'étude du registre fossile qui viennent déformer les mesures.

BIBLIOGRAPHIE

- Alroy J. et al. 2008. "Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates". *Science*. Vol. 321, n°5885, 97-100
- Bambach R.K. et al. 2004. "Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity". *Paleobiology*. Vol. 30, n°4, 522-542
- McGhee G.R. et al. 2013. "A new ecological-severity ranking of major Phanerozoic biodiversity crises". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 370, 260-270
- Payne, J. L. et al. 2016. "Extinction intensity, selectivity and their combined macroevolutionary influence in the fossil record". *Biology Letters*. Vol. 12, n°10
- Phillips J. 1860. *Life on the Earth, its origin and succession*. Cambridge. Macmillan and co.
- Raup D.M. 1972. "Taxonomic diversity during the Phanerozoic". *Science*. Vol. 177, n°4054, 1065-1071
- Raup D.M. 1979. "Size of the permo-triassic bottleneck and its evolutionary implications". *Science*. Vol. 206, n°4415, 217-218
- Raup D.M. 1986. "Biological extinction in Earth history". *Science*. Vol. 231, n°4745, 1528-1533
- Raup D.M. et J. John Sepkoski. 1982. "Mass extinctions in the marine fossil record". *Science*. Vol. 215, n°4539, 1501-1503
- Sepkoski J.J. 1978. "A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity". *Paleobiology*. Vol. 4, n°3, 223-251
- Sepkoski J.J. 1981. "A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record". *Paleobiology*. Vol. 7, n°1, 36-53

Sepkoski J.J. 1996. "Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases" in *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. Berlin. Springer-Verlag. 35-51

Sepkoski J.J. 2001. "Mass extinctions, concept of" in *Encyclopedia of biodiversity*. Vol. 4. San Diego. Academic Press. 97-110