

Sous la direction de
Thierry Tortosa

Principes de paléontologie

DUNOD

Illustration de couverture :
Trilobites © redav – Fotolia.com

Le pictogramme qui figure ci-contre mérite une explication. Son objet est d'alerter le lecteur sur la menace que représente pour l'avenir de l'écrit, particulièrement dans le domaine de l'édition technique et universitaire, le développement massif du photocopillage.

Le Code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit en effet expressément la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Or, cette pratique s'est généralisée dans les établissements

d'enseignement supérieur, provoquant une baisse brutale des achats de livres et de revues, au point que la possibilité même pour

les auteurs de créer des œuvres nouvelles et de les faire éditer correctement est aujourd'hui menacée. Nous rappelons donc que toute reproduction, partielle ou totale, de la présente publication est interdite sans autorisation de l'auteur, de son éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC, 20, rue des Grands-Augustins, 75006 Paris).



© Dunod, Paris, 2013
ISBN 978-2-10-057993-8

Le Code de la propriété intellectuelle n'autorisant, aux termes de l'article L. 122-5, 2° et 3° a), d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (art. L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles L. 335-2 et suivants du Code de la propriété intellectuelle.

LES AUTEURS

Sylvain Adnet

Maître de conférences, UMR 5554, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université Montpellier 2.

Romain Amiot

Chargé de recherches au CNRS, UMR 5276, Laboratoire de Géologie de Lyon, Terre, Planètes et Environnement, Université Claude Bernard Lyon 1 et École Normale Supérieure de Lyon.

Julien Claude

Maître de conférences, UMR 5554, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université Montpellier 2.

Sébastien Clausen

Maître de conférences, UMR 8217, UFR Sciences de la Terre, FRE3298 CNRS, Université Lille 1.

Anne-Laure Decombeix

Chargée de recherches au CNRS, UMR 5120, AMAP (Botanique et Bioinformatique de l'Architecture des Plantes), Montpellier.

Vincent Fernandez

Docteur en géologie, Bernard Price Institute for Palaeontological Research, Johannesburg.

Grégoire Métais

Chargé de recherches au CNRS, CR2P-UMR 7207, CNRS-MNHN-UPMC, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Brigitte Meyer-Berthaud

Directeur de recherches au CNRS, UMR 5120, AMAP (Botanique et Bioinformatique de l'Architecture des Plantes), Montpellier.

Serge D. Muller

Maître de conférences, UMR 5554, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université Montpellier 2.

Brigitte Senut

Professeur, CR2P-UMR 7207, CNRS-MNHN-UPMC, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Thierry Tortosa

Doctorant en paléontologie, UMR 8538, Laboratoire de Géologie de l'École normale supérieure (Paris) et au Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix en Provence.

TABLE DES MATIÈRES

Les auteurs	III
Avant-propos	1
Chapitre 1. Introduction à la paléontologie	3
1.1 Qu'est-ce que la paléontologie ? <i>S. Clausen</i>	3
1.2 Les différentes sous-disciplines de la paléontologie <i>V. Fernandez</i>	6
Chapitre 2. Fossile et registre fossile	11
2.1 Qu'est-ce qu'un fossile ? <i>T. Tortosa</i>	11
2.2 Taphonomie et fossilisation <i>T. Tortosa</i>	12
2.3 Registre fossile <i>S. Adnet (§ 2.3.3 : A.-L. Decombeix)</i>	38
2.4 Biostratigraphie et biochronologie <i>G. Métais</i>	53
Chapitre 3. Espèces et populations fossiles	73
3.1 Notion d'espèce <i>S. Clausen</i>	73
3.2 Notion de population <i>S. Clausen</i>	82
3.3 Variations morphologiques <i>J. Claude</i>	93
Chapitre 4. Développement et évolution	101
4.1 Estimer le développement des organismes fossiles <i>J. Claude</i>	101
4.2 Variations du développement dans les populations naturelles <i>J. Claude</i>	105
4.3 Hétérochronies <i>J. Claude (encart 4.1 : B. Meyer-Berthaud)</i>	107
4.4 Orthogenèse, contraintes développementales et variations morphologiques <i>J. Claude</i>	110

Principes de paléontologie

Chapitre 5. Systématique et phylogénie	117
5.1 Évolution de la classification du vivant	117
<i>T. Tortosa</i>	
5.2 Systématique et taxinomie	123
<i>T. Tortosa</i>	
5.3 Nomenclature	126
<i>T. Tortosa</i>	
5.4 Phylogénie	131
<i>T. Tortosa, (§ 5.4.3 : B. Senut, S. Adnet, J. Claude, G. Métais)</i>	
5.5 Fossiles et concepts problématiques	153
<i>S. Clausen, J. Claude</i>	
5.6 Exemples de phylogénies	158
<i>B. Meyer-Berthaud</i>	
Chapitre 6. Diversifications et extinctions	171
6.1 Courbe de diversité	171
<i>S. Adnet</i>	
6.2 Radiation	179
<i>S. Clausen, G. Métais</i>	
6.3 Extinction de masse	197
<i>S. Clausen</i>	
Chapitre 7. Paléobiogéographie, paléoécologie et paléoenvironnement	205
7.1 Paléobiogéographie	205
<i>V. Fernandez</i>	
7.2 Paléoécologie et paléoenvironnements	211
<i>V. Fernandez, T. Tortosa, A.-L. Decombeix, B. Senut</i>	
7.3 Exemple de reconstitution paléoenvironnementale pluridisciplinaire : la mise en place des étages de végétation dans les Alpes françaises du Sud au cours de l'Holocène	230
<i>S. Muller</i>	
7.4 Études paléobiogéographiques et paléoenvironnementales : l'évolution des hominoïdes dans une optique pluridisciplinaire	249
<i>B. Senut</i>	
Chapitre 8. Apports de la géochimie et de l'imagerie 3D	263
8.1 Géochimie isotopique : fenêtre sur la biologie et l'écologie des vertébrés disparus	263
<i>R. Amiot, B. Senut</i>	
8.2 Scanner et tomographie	282
<i>V. Fernandez</i>	
Annexe	301
Bibliographie	303
Index général	315
Index des noms latins	327
Crédits iconographiques	329

AVANT-PROPOS

La paléontologie est la science qui étudie les restes d'organismes disparus. À la croisée de deux importantes disciplines, la géologie et la biologie, cette science a pour but de comprendre le mode de vie et l'évolution d'organismes ayant vécu dans des écosystèmes et environnements anciens, et dont les roches et sédiments sont les derniers témoins. La paléontologie n'est pas une science de terrain se limitant à enrichir les collections d'études et dont les outils se résumeraient au seul matériel de fouille. Depuis près de 150 ans, avec l'essor de l'anatomie comparée promue par Georges Cuvier, la paléontologie s'est enrichie d'une multitude de sous-disciplines nées des progrès effectués dans d'autres domaines d'investigations scientifiques : la génétique, la géochimie, la biomécanique, les biostatistiques, l'imagerie 3D et l'informatique plus généralement. La paléontologie est également une importante contribution à la validation de la théorie de l'évolution de Charles Darwin, qui reste au centre de toutes les interrogations posées dans le domaine des sciences de la vie.

Cet ouvrage, *Principes de Paléontologie*, constitue une introduction à cette discipline et à ses applications. Il comble un certain vide laissé dans son enseignement depuis ces quinze dernières années. Afin de couvrir la plupart des champs disciplinaires, nous avons pris le parti de faire appel, pour chaque chapitre, à des auteurs, enseignants et chercheurs spécialistes du sujet, provenant de deux domaines trop souvent séparés : la paléontologie animale et la paléobotanique. Ce travail d'équipe a permis le croisement d'informations et d'exemples particuliers et l'enrichissement des différents chapitres de la manière la plus adaptée. Évidemment, un cours ne pourrait être donné sans s'appuyer sur des concepts, des théories ou des exemples empruntés à divers travaux de références. Chaque chapitre présente un contenu reflétant l'état d'avancement de sa discipline et des programmes d'enseignement tout en permettant une ouverture sur des points plus poussés.

Cette démarche explique le découpage du livre qui, après une brève introduction à la paléontologie (chapitre 1), abordera des concepts fondamentaux comme les fossiles et le registre fossile (chapitre 2), les espèces et les populations fossiles (chapitre 3), le développement et l'évolution des organismes (chapitre 4), la systématique et la phylogénie (chapitre 5), les notions de diversification et d'extinction (chapitre 6), des reconstitutions paléobiogéographiques, paléoécologiques et paléoenvironnementales (chapitre 7) et les apports de deux nouveaux champs disciplinaires que sont la biochimie et l'imagerie 3D (chapitre 8).

Cet ouvrage s'adresse principalement aux étudiants (licence, master, préparation aux concours du CAPES et de l'Agrégation) mais aussi aux paléontologues amateurs et autres naturalistes soucieux d'acquérir des connaissances théoriques approfondies.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Annachiara Bartolini, Jean Guex, Sylvain Charbonnier, et R. A. Lashari pour leur collaboration sur le chapitre 2.4 ; Fabrice Fack pour la relecture du chapitre 5.4 ; Paul Roiron et Adam A. Ali (université Montpellier 2 et CNRS, Centre de BioArchéologie et Écologie, Montpellier, France), Cécile Miramont (Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, Aix-en-Provence, France) et Mona Court-Picon (université de Gand, Belgique) pour leur collaboration sur le chapitre 7.3 ; ainsi qu'Éric Maire (université de Lyon, INSA-Lyon, MATEIS, Villeurbanne, France) pour sa collaboration sur le chapitre 8.2. Nous remercions également M. P. Aubry, Arnaud Brayard, Patrick de Wever, Frédéric Pauvarel, Éric Turini et le Musée d'Histoire Naturelle d'Autun de nous avoir permis l'utilisation de figures et photographies.

Ce livre n'aurait pu voir le jour sans les encouragements, l'aide et la patience de nos familles, amis et de l'éditeur et plus particulièrement grâce à Dominique Decobecq et Éric Buffetaut qui furent les premiers à en soutenir la réalisation.

INTRODUCTION À LA PALÉONTOLOGIE

1

PLAN

- 1.1 Qu'est-ce que la paléontologie ?
- 1.2 Les différentes sous-disciplines de la paléontologie

OBJECTIFS

- Présenter les grandes étapes de l'histoire de la paléontologie
- Présenter le champ pluridisciplinaire de la paléontologie

1.1 QU'EST-CE QUE LA PALÉONTOLOGIE ?

Définition

La définition de « paléontologie » est explicite si on s'intéresse à l'étymologie du mot. Le terme est en effet constitué de trois mots grecs :

- Paléo, du grec *palaios* (παλαιος) qui signifie ancien ;
- Onto, du grec *ontos* (οντος), vie, être ;
- Logie, du grec *logos* (λογος), le discours, la science.

La paléontologie est donc la science qui étudie les formes de vie du passé. Elle s'intéresse à toute forme de trace laissée par un organisme vivant, fossilisé dans la roche. Les formes de fossiles les plus communes sont les restes de l'organisme, tels que le squelette d'un vertébré ou la coquille d'un mollusque.

La paléontologie a pour vocation l'étude des restes et empreintes d'organismes et de leurs activités préservés de façon naturelle au sein des sédiments (§ 2.1). La présence de restes de coquilles (marine notamment) au sein des roches est mentionnée dès l'Antiquité. Très rapidement, ces restes sont dits « pétrifiés », ce qui sous-entend qu'une distinction très nette est alors faite entre leur origine et celle du monde minéral. Dès lors, les premières hypothèses sur l'incorporation de ces restes d'organismes dans les roches et leur incidence sur la compréhension des mécanismes qui régissent le sous-sol terrestre sont avancées (Xénophane de Colophon, v^e siècle avant

J.-C. ; Aristote, IV^e s. avant J.-C.). Durant la Renaissance, les premières identifications de fossiles commencent à apparaître. Par exemple, Fabio Colonna (1616) fut le premier à démontrer que les glossopètres (ou Pierre de langue) étaient des dents de requins. Ainsi, l'application des fossiles à la géologie historique a été antérieure à ce que nous appelons dorénavant la paléobiologie, et ce bien avant même que la géologie n'apparaisse comme une science organisée et que le terme fossile (§ 2.1) ne prenne son sens moderne (au XVIII^e siècle). La paléontologie ne sera ainsi dénommée qu'au début du XIX^e siècle (De Blainville, 1822). À cette même période, le terme de géologie prend sa signification actuelle et est reconnu comme science avec la création des premières chaires universitaires. La paléontologie, qui a pour objet les fossiles, est donc une science relativement récente mais qui répond à des objectifs très ancrés dans l'histoire de l'Homme : la compréhension de l'histoire de la Terre et du Vivant.

La nature variée des fossiles (dents, os, coquilles, moulages, spores, traces...) reflète la composition et l'organisation originelle des organismes ainsi que les conditions de leur préservation et ce de leur mort jusqu'à leur étude. Tous les organismes ou parties d'organismes n'ont pas la même probabilité de fossilisation. De plus, un organisme donné verra son potentiel de préservation varier en fonction des conditions environnementales qui entourent sa mort et son incorporation dans les roches sédimentaires (§ 2.2). Il en résulte un registre fossile qui témoigne de façon variable de l'histoire de la vie sur Terre, de son évolution, depuis plus de 3,5 milliards d'années (§ 2.3). Le terme évolution est à considérer ici au sens premier, c'est-à-dire comme une transformation, un changement continu plus ou moins rapide d'un état à un autre. Pris sous ce sens, il n'est nul besoin d'adhérer à la **théorie synthétique de l'évolution** (1930-1940) pour utiliser cette transformation continue (et dans notre cas irréversible) pour mettre en place une échelle de temps relative, c'est-à-dire positionnant les différents états de la Vie sur Terre, les uns par rapport aux autres dans un cadre temporel. Ainsi, relativement peu après que Nicolas Sténon ait exposé son **principe de superposition** (dans une série sédimentaire non déformée par des mouvements tectoniques, les couches les plus récentes se superposent aux couches les plus anciennes ; 1669), l'étude, la description des formes fossiles et leur comparaison avec les formes actuelles ont entraîné le constat que les fossiles ont une répartition fixe dans les couches géologiques (W. Smith, 1800). Georges Cuvier (1769-1832) lui-même constatait dans son *Discours sur les révolutions de la surface du globe et sur les changements qu'elles ont produit sur le règne animal* : « Comment ne voyait-on pas que c'est aux fossiles seuls qu'est due la naissance de la théorie de la terre ; que sans eux, l'on n'aurait peut-être jamais songé qu'il y ait eu dans la déformation du globe des époques successives, et une série d'opérations différentes ? ». Depuis, le rôle de la paléontologie dans la mise en place d'un cadre temporel en sciences de la Terre n'a fait que s'accroître (stratigraphie, § 2.4). Elle s'est même imposée comme outil indispensable dans la définition des unités de la Charte Internationale de Stratigraphie (annexe).

On voit encore dans les propos de Cuvier que le fossile est le document dont l'enregistrement permet à l'Homme de prendre du recul sur les mécanismes qui régissent notre planète, en les étudiant à une échelle qui dépasse celle des archives historiques et des études biologiques. La mise en place d'un cadre géologique était un prérequis

à la définition de nouveaux objectifs et applications de la paléontologie. Ainsi, le paléontologue est progressivement passé de la prise de conscience des modifications (évolution au sens commun) de la vie sur Terre à l'illustration de l'évolution de la biosphère et de la géosphère, ainsi qu'à la théorie de l'évolution biologique. Ici encore, l'illustration des phénomènes va de pair avec les questionnements sur les mécanismes qui les régissent.

Les événements étudiés par les paléontologues et les processus sous-jacents se produisent à l'échelle des temps géologiques. Cette différence d'échelle d'études entre paléontologues et biologistes ne signifie pas qu'il existe une barrière entre leurs disciplines. Tout d'abord, l'échelle des temps géologiques n'est pas à proprement parlée « linéaire », les unités de temps géologiques n'ont pas toute la même durée. Le pas d'échantillonnage ou la résolution temporelle (et spatiale) des études géologiques et paléontologiques varient en fonction du type de dépôt considéré (taux d'accumulation), du groupe fossile étudié, mais aussi globalement en fonction de l'âge des terrains. Il existe une augmentation de la résolution temporelle des études depuis les terrains anciens vers l'actuel. De plus, pour interpréter ses documents, le paléontologue se fonde toujours sur le principe que les processus, les « lois » qui régissent les phénomènes biologiques et environnementaux actuels sont les mêmes que par le passé (**principe d'actualisme**), principe généralisé aux différentes disciplines de la géologie. Les découvertes en biologie de l'évolution se répercutent toujours sur les études du paléontologue. Les données paléontologiques et biologiques ont d'ailleurs participé à la démonstration de la **théorie de l'évolution** depuis Charles Darwin jusqu'à sa version synthétique. De même, les techniques physico-chimiques et mathématiques modernes bouleversent continuellement le travail du paléontologue en lui donnant accès à davantage d'informations contenues par les fossiles ou à de nouveaux outils pour les interpréter. Prenons l'exemple de l'anatomie comparée, méthode fondamentale en paléontologie pour les études systématiques et taxinomiques, les analyses des liens de parentés évolutifs ou les analyses morpho-fonctionnelles (basées sur les relations entre formes et fonctions). Cette méthode, popularisée et instaurée en paléontologie par Cuvier (encore lui) est toujours à la base des études phylogénétiques récentes menées en paléontologie (chapitre 5), notamment par la méthode cladistique. Cette méthode fondée sur l'utilisation des caractères dérivés partagés pour démontrer l'existence d'un ancêtre commun entre deux taxons (phylogénie) et pour leur regroupement (classification phylogénétique) a été formalisée par les travaux de Willy Hennig (1950, 1966). Pourtant, son essor n'a été permis que par les progrès informatiques connus depuis les années 1980. De même, les nouvelles techniques d'imagerie (scanner, tomographie) ouvrent les portes à des données renfermées jusqu'à aujourd'hui à l'intérieur des fossiles (chapitre 8). L'étude des variations de la biodiversité (chapitre 6) au cours du temps a elle aussi bénéficié des apports de la statistique. Cette dernière, par une approche quantitative de la variabilité morphologique inter- et intra-spécifique (variabilité inhérente à l'espèce et à l'évolution biologique) a encore participé à la modernisation du concept d'espèce en paléontologie. Les récentes avancées en biologie du développement concernant les gènes responsables du contrôle du développement et de la mise en place des plans d'organisation, couplées aux dernières analyses phylogénétiques

moléculaires (basées sur les gènes mitochondriaux, ARN, les protéines...), fournissent un cadre évolutif aux interprétations des formes fossiles problématiques, notamment les formes les plus basales, qui ne comportent pas ou peu de caractères dérivés propres aux formes modernes et qui ne permettent pas toujours à elles seules de fournir une phylogénie robuste. En retour, le paléontologue peut illustrer les mises en place de nouveaux plans d'organisation à l'origine de la disparité actuelle des formes vivantes : les descriptions des gènes du développement chez les échinodermes actuels ont été employées pour l'interprétation des formes basales diverses et disparates du Cambrien (542-488 Ma environ), et ont tenté d'illustrer ainsi l'émergence du plan de symétrie pentaradiée caractéristique des échinodermes actuels au sein des bilatériens deutérostomiens. L'exemple devenu classique des relations phylogénétiques entre dinosaures, oiseaux et crocodiliens, mises en évidence grâce aux données paléontologiques, montre également l'importance des données fossiles dans l'établissement de la classification phylogénétique du vivant.

L'essor de l'écologie et les questionnements sociétaux sur le climat actuel et l'impact sur la biodiversité ont également trouvé écho dans la paléontologie. Le terme biodiversité est un terme récent dont la définition englobe la diversité des espèces biologiques (et de leur génome), des écosystèmes (biotopes et biocénoses) voire même des paysages. L'étude des variations de la biodiversité (au sens large ci-dessus) au cours de l'histoire de la Terre permet d'estimer le caractère exceptionnel des événements actuels, de comprendre les mécanismes et facteurs « naturels » (non-industriels voire non-anthropiques) qui les contrôlent, afin d'aider chacun, à tous les niveaux de la société, dans ses choix comportementaux. Pour reconstituer les écosystèmes passés et comprendre les facteurs géographiques, environnementaux (le climat par exemple), auto- et synécologiques qui contrôlent leur évolution (§ 7.2.1.a), des méthodes pluridisciplinaires sont nécessaires et associent donc des méthodes biologiques, stratigraphiques (§ 2.4), sédimentologiques, tectoniques, géophysiques et les techniques modernes de géochimie (chapitre 8).

Pour conclure, la paléontologie est une science récente située au carrefour de la géologie et de la biologie qui se compose d'un réseau de sous-disciplines en interaction. L'approche paléontologique, pluridisciplinaire par essence, allie des méthodes et concepts traditionnels à des techniques modernes en évolution permanente afin de toujours améliorer les réponses apportées à des problématiques à la fois fondamentales (histoire et fonctionnement de la Terre et de la biosphère), sociétales (par exemple, l'impact des variations climatiques sur la biosphère), et appliquées (comme la prospection de ressources naturelles).

1.2 LES DIFFÉRENTES SOUS-DISCIPLINES DE LA PALÉONTOLOGIE

1.2.1 Paléontologie des vertébrés

La paléontologie des vertébrés consiste en l'étude des faunes vertébrées depuis leur apparition au Cambrien et plus précisément des chordés. Ce groupe monophylétique (chapitre 5) est un embranchement au sein des animaux bilatéraux deutérostomiens.

1.2 • Les différentes sous-disciplines de la paléontologie

Ils sont caractérisés par la présence d'une notochorde, structure axiale protégeant le tube nerveux dans la partie dorsale de l'animal. Chez les vertébrés, cette notochorde est remplacée par une colonne vertébrale. Les paléontologues des vertébrés sont en général spécialisés dans un groupe en particulier, qu'il soit monophylétique ou non. On notera parmi les groupes sujets d'une attention particulière : l'étude des mammifères et de leurs ancêtres les thérapside, les oiseaux, les dinosaures, les ptérosaures et les reptiles marins, les crocodiles, les squamates, les tortues, les amphibiens, les dipneustes, les poissons ou encore les requins.

Bien que l'Homme et ses ancêtres soient eux aussi des vertébrés, la **paléoanthropologie** est souvent considérée comme une branche à part entière pour des raisons anthropocentriques. On trouve d'autres subdivisions au sein de la paléontologie des vertébrés, étant cependant moins usitées que la précédente. On pourra noter, par exemple, la **paléoherpétologie** (l'étude des reptiles fossiles), la **paléoichtyologie** (poissons), **paléomammalogie** (mammifères) ou encore la **paléo-ornithologie** (oiseaux).

1.2.2 Paléontologie des invertébrés

La paléontologie des invertébrés s'attache à étudier l'autre partie du royaume animal. Le terme invertébré ne représente pas un clade phylogénétique, mais est une dénomination historique référant aux animaux ne présentant pas de colonne vertébrale. Il regroupe notamment les échinodermes, les mollusques (bivalves, céphalopodes, gastéropodes, etc.), les arthropodes (insectes, crustacés, arachnides, etc.), les nématodes, les annélides, les ectoproctes (bryozoaires), les éponges (spongiaires) ou encore les cnidaires (médusozoaires, anémones de mers, coraux, etc.). Là encore, chaque groupe phylogénétique peut être appelé par une dénomination particulière. Ainsi, la **paléontomologie** est l'étude des insectes fossiles, la **paléoconchologie**, l'étude des mollusques à coquille.

1.2.3 Micropaléontologie

La micropaléontologie est également une branche de la paléontologie qui n'est pas rattachée à un groupe phylogénétique mais à certaines niches écologiques particulières (§ 7.2.1.a), peuplées par de micro-organismes. Il n'existe pas de taille précise délimitant les microfossiles des macrofossiles, la détermination se faisant plutôt sur les outils nécessaires à leurs études. Néanmoins, la majorité des microfossiles ont une taille inférieure à 1 mm (le plus souvent entre 10 et 200 μm). Concrètement, un microfossile nécessite l'usage d'un microscope (optique ou à électron) alors qu'un macrofossile est étudiable à l'œil nu (bien que l'usage du microscope soit aussi courant pour l'observation de microstructures).

Les microrestes du registre fossile présentent des structures et des compositions variées. On trouve notamment plusieurs types de restes carbonatés : les coccolithes des coccolithoforidés, les tests de foraminifères et de dinoflagellés, les carapaces d'ostracodes. D'autres organismes minéralisent des structures siliceuses telles que les diatomées, les radiolaires, les phytolithes, mais aussi les spicules produits par les spongiaires ou encore l'appareil masticatoire de certains annélides. Parmi les microrestes biominéralisés, on trouvera aussi des structures phosphatées qui sont la

plupart du temps des dents ou des appareils masticatoires fossilisés. Dans des roches issues de la sédimentation en milieu aquatique, on pourra trouver notamment des denticules de conodontes, l'appareil masticatoire de certains annélides ou encore des dents et des épines dorsales de requins et des dents et des écailles osseuses de poissons. Dans les roches issues de la sédimentation en milieu terrestre, on trouvera particulièrement des dents de petits tétrapodes.

Enfin, on notera un dernier type de microfossiles qui se distingue des types précédemment mentionnés du fait qu'ils ne sont pas biominéralisés mais simplement organiques. Ces microfossiles comprennent les spores, les grains de pollen et les palynomorphes (micro-algues, restes de champignons, rhizopodes ou thécamoebiens, stomates, débris organiques divers, etc.). Cette branche de la micropaléontologie est appelée **paléopalynologie** et est très utilisée pour reconstituer les paléoenvironnements et les paléoclimats.

Méthodologie de l'analyse palynologique

Le matériel sédimentaire est prélevé par sondage ou carottage dans des zones humides (lacs, tourbières, sédiments marins...), caractérisées par l'accumulation d'archives sédimentaires stratifiées et par des conditions anoxiques défavorables à l'activité des organismes décomposeurs. Les sédiments sont conservés en chambre froide, puis traités chimiquement pour éliminer le matériel non pollinique : la cellulose (acide sulfurique, H_2SO_4), les carbonates (acide chlorhydrique, HCl) et la silice (acide fluorhydrique, HF ou flottaison sur liqueur dense). Le culot obtenu, qui contient les grains de pollen ainsi que des microrestes divers (micro-algues, spores de champignons, rhizopodes, débris ligneux, stomates...), est monté entre lame et lamelle dans de la glycérine pour être observé sous microscope optique. Les grains sont identifiés et dénombrés pour construire un diagramme pollinique. L'identification est le plus souvent limitée à la famille ou au genre, et le transport anémophile du pollen sur de longues distances induit le plus généralement une vision régionale de la végétation.

1.2.4 Paléobotanique

La **paléobotanique** (l'étude des plantes fossiles) est une discipline très proche de la palynologie, mais faisant appel à des connaissances différentes. Le type de fossilisation va grandement influencer le type de restes botaniques. On pourra trouver : des impressions de feuilles dans des dépôts sédimentaires fins ; des végétaux perminéralisés où un minéral remplace la matière organique (comme le bois silicifié) ; des végétaux carbonisés suite à un enfouissement dans un milieu pauvre en oxygène (comme la houille). Au sein de cette discipline, on trouvera aussi des subdivisions concentrées sur un type de fossile précis (par exemple, la **paléoxylologie** est l'étude du bois fossile).

La description et l'identification des macrorestes de végétaux sont réalisées à l'aide d'atlas et de collections de référence. Les éléments diagnostics pour les feuilles sont : la forme et la taille du limbe, sa marge et sa nervation, la présence et la géométrie de nervures secondaires, tertiaires ou quaternaires. L'identification des macrofossiles est le plus souvent possible au niveau de l'espèce (grande résolution taxinomique).

Par contre, leur transport sur de courtes distances implique une vision très locale de la végétation.

1.2.5 Paléoichnologie

La paléontologie intègre aussi les traces laissées par les organismes. On parlera alors de **paléoichnologie** lorsque l'on étudie des empreintes de pas ou des terriers (§ 2.2.4.i). Dans ces cas précis, l'objet fossilisé est un moulage de la structure et non une minéralisation d'une structure organique. Ce type de reste a l'avantage de donner des informations sur le comportement du ou des organismes les ayant laissés. Cependant, on comprendra, notamment dans le cas des empreintes, qu'il est extrêmement rare de pouvoir associer avec certitude la trace fossile à l'organisme l'ayant produite.

1.2.6 Disciplines liées à la paléontologie

De l'étude de tous les types de fossiles découlent plusieurs disciplines.

a) La biostratigraphie

Elle a pour but l'établissement d'une chronologie relative des couches géologiques en réunissant les données paléontologiques et sédimentologiques (§ 2.4.2). Cette discipline est basée sur le contenu en fossiles des strates sédimentaires. La similarité des fossiles entre diverses strates indique donc que ces couches sont contemporaines. Ce sont notamment les variations du contenu fossile dans le temps (extinction ou apparition) qui permettent de définir les limites de l'échelle des temps géologiques. En fonction de l'importance des variations observées dans la faune et la flore, les temps géologiques sont alors séparés (du plus petit degré de classification au plus grand) en étages, époque, période, ère et éon. Bien entendu, ce découpage du temps ne permet pas de donner des dates absolues, ces dernières pouvant être obtenues grâce à la radiochronologie (datation par étude de la décroissance radioactive de certains isotopes) ou encore par cyclostratigraphie (établissement de la durée de dépôt d'une couche par reconnaissance des cycles astronomiques de Milankovitch tels que l'excentricité, l'obliquité et la précession).

b) La paléoclimatologie

Elle étudie l'évolution du climat en se basant sur plusieurs types de données (chapitre 7). Si l'étude du fractionnement isotopique de l'oxygène piégé dans les glaces est un bon thermomètre pour ce qui concerne le dernier million d'années, il faut recourir à d'autres proxys pour étudier les climats du passé. Couplées aux indices sédimentologiques, les variations de la faune mais surtout de la flore donnent une indication de ces variations climatiques au cours du temps. L'étude du fractionnement isotopique des fossiles biominéralisés (comme les tests de foraminifères) est aussi un bon proxy quantitatif pour l'étude des variations de température (chapitre 8).

c) La paléogéographie

Elle reconstitue le mouvement des plaques tectoniques au cours du temps (encart 7.1). De nos jours, les données paléomagnétiques permettent de retracer le mouvement

Chapitre 1 • Introduction à la paléontologie

des masses continentales avec beaucoup de précision. Cependant, historiquement, la paléogéographie a débuté par des corrélations entre géologie et paléontologie. Les fossiles permettent toujours de mettre en évidence des connexions entre continents suite à des épisodes de vicariances ou de migrations pour des laps de temps donnés. La répartition géographique de faunes ou de groupes particuliers fossiles entre dans le cadre des études **paléobiogéographiques** (§ 7.1).

d) La paléoécologie

Elle étudie les interactions entre les différents organismes passés (§ 7.2.1.a et § 7.2.2). Elle se base sur des découvertes particulières comme des animaux ensevelis dans leurs terriers, l'abondance de juvéniles et d'œufs fossilisés indiquant un site de ponte où les animaux élevaient leur progéniture ou encore les restes d'un repas découvert près ou dans un autre fossile.

e) La reconstitution paléoenvironnementale

En corrélant les restes fossiles avec les indices sédimentologiques, il est possible de reconstituer l'environnement de dépôts dans lequel les organismes ont été fossilisés (§ 7.2.3). Le type de fossilisation (silicification, moulage, impression de matières organiques, niveau de préservation) donnera des indications sur la dynamique de dépôt, sur le contenu chimique et le type du milieu.

f) La taphonomie

Cette branche très importante de la paléontologie a pour but de déterminer les processus agissant dès la mort de l'organisme et jusqu'à sa fossilisation (§ 2.2). Afin de comprendre ce que l'on observe, il est important de savoir distinguer des structures telles que des marques de prédation, de décomposition ou l'effet de la diagenèse. La taphonomie est donc un point clef de la paléontologie, une condition *sine qua non* à une interprétation correcte du registre fossile.

FOSSILE ET REGISTRE FOSSILE

2

PLAN

- 2.1 Qu'est-ce qu'un fossile ?
- 2.2 Taphonomie et fossilisation
- 2.3 Registre fossile
- 2.4 Biostratigraphie-biochronologie

OBJECTIFS

- Comprendre les mécanismes de l'altération taphonimique
- Savoir interpréter le registre fossile
- Utiliser les fossiles dans un cadre biostratigraphique

2.1 QU'EST-CE QU'UN FOSSILE ?

Le terme fossile provient du verbe latin *fōdĕre* signifiant « creuser », « fouir », ou « extraire en creusant » et caractérise initialement tout objet fouillé et exhumé. Mais depuis le XVIII^e siècle, avec l'essor de l'anatomie comparée et de la paléontologie, la notion de fossile s'applique spécifiquement aux restes d'organismes conservés le plus souvent dans une roche sédimentaire. Les fossiles peuvent être extraits physiquement ou chimiquement, naturellement ou artificiellement, de leur roche ou sédiment encaissant depuis la surface affleurant naturellement ou suite à des activités humaines de terrassements ou minières rendant accessible une roche fossilifère. Le fossile constitue la matière première du paléontologue et, selon sa nature, apporte des informations directes ou indirectes sur l'organisme et son environnement. Selon sa taille, un fossile peut être qualifié de **macrofossile** (millimétrique à pluricentimétrique) ou de **microfossile** (millimétrique et infra millimétrique). L'ensemble des fossiles découverts et leurs caractéristiques relatives constituent le **registre fossile** (§ 2.3). L'étude du fossile doit tenir compte de sa nature fragmentaire car, nous le verrons, il serait erroné de considérer un fossile comme un objet « complet », livrant l'ensemble des informations caractérisant l'organisme de son vivant. Il ne faut pas non plus considérer le fossile comme une source d'informations non fiable puisque trop fragmentaire. L'imperfection de l'information tirée d'un fossile conduit, après son étude, à des prédictions qui peuvent avec le temps être enrichies et vérifiées par des découvertes

ultérieures. Le registre fossile tend donc, *in fine*, vers une certaine complétude mais seulement grâce à l'apport et l'étude de nouvelles découvertes de fossiles.

2.2 TAPHONOMIE ET FOSSILISATION

2.2.1 L'étude taphonomique

Remarquablement, les fossiles présentent une très grande variété de formes, de tailles, de constitutions et de préservation. Avant de passer en revue la diversité de modes de fossilisation conduisant à une telle diversité, il est important de comprendre le fonctionnement de la fossilisation (Fernández-López, 2000). La fossilisation résulte de processus nombreux et complexes qui font l'objet d'études par la **taphonomie**, une sous-discipline de la paléontologie mise au point par le paléontologue russe Ivan Efremov dans les années 1940. En s'appuyant sur d'autres disciplines telles que l'écologie, la bio- et géochimie ou la sédimentologie, Efremov put décomposer de nombreux processus tels que la biodégradation ou la diagenèse. La taphonomie est une science expérimentale dont l'approche s'est fortement complexifiée depuis le début du siècle dernier suite aux travaux (liste non exhaustive) de Weigelt (en bios-tratinomie), Richter (en actuopaléontologie, nécrologie, thanatologie), Efremov (en taphonomie), Müller (en diagenétique), Speyer et Brett (en taphonomie comparée), Logan *et al.* (en taphonomie moléculaire) ou Seilacher (en taphonomie dynamique). Ces différentes études conduites sur la mort, la désintégration et l'enfouissement permettent de simuler les processus de destructions et de contrôler les conditions expérimentales, de comprendre des transitions chimiques associées à la désintégration et à la préservation des tissus. La connaissance de l'ensemble de ces processus d'altérations permet de caractériser le **contrôle taphonomique** agissant sur une **communauté** d'organismes morts (§ 7.2.1.a) et d'expliquer en grande partie sa résultante fossile (figure 2.1). Pour un milieu donné, ce contrôle peut se vérifier de manière simple :

- si deux espèces de constitutions identiques vivant ensemble sont retrouvées à l'état fossile, alors les conditions de préservation ont rendu la fossilisation possible et il n'y a pas eu de contrôle taphonomique (figure 2.1a) ;
- si deux espèces de constitutions différentes vivant ensemble sont retrouvées à l'état fossile, là encore il n'a eu aucun contrôle taphonomique (figure 2.1b) ;
- par contre, si sur deux espèces de constitutions différentes vivant ensemble une seule est conservée à l'état fossile, alors les conditions de préservations étaient sélectives et il y a eu contrôle taphonomique au détriment de l'espèce non préservée (figure 2.1c).

Pour des domaines biotiques n'ayant livré que très peu d'éléments fossiles de constitutions différentes, et sans pouvoir tester le contrôle taphonomique, l'absence d'un organisme n'implique pas nécessairement qu'il ne vivait pas là. Le contrôle taphonomique et l'absence de certaines espèces dans une zone géographique ou une période de temps sont donc les deux facteurs prépondérants pour caractériser la complétude du registre fossile (§ 2.3.2).

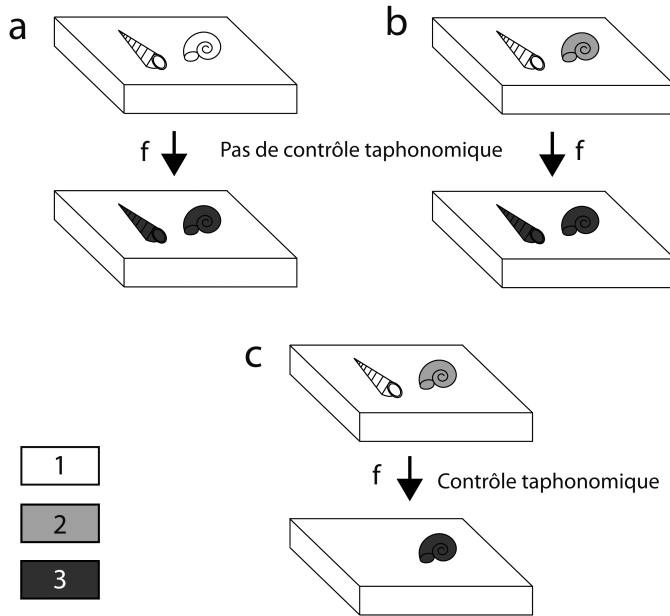


Figure 2.1 – Contrôle taphonomique sur des organismes de même constitution (a), de constitution différente (b et c).

1 : squelette de composition A ; 2 : squelette de composition B ; 3 : squelette minéralisé après fossilisation (f).

Dans la majorité des cas, les fossiles ne sont que des traces, des fragments ou des éléments isolés d'éléments squelettiques. Il s'agit surtout d'éléments correspondant aux parties dures constituant l'organisme, le squelette, qu'il soit interne ou externe (exosquelette). Le nombre d'éléments constitutifs d'un squelette et la robustesse de leurs connexions/articulations influencent considérablement les chances de préservation. En effet, les organismes constitués d'un seul élément squelettique seront plus facilement conservés dans leur intégralité. Les études taphonomiques ont démontré que la préservation de ces éléments durs n'était pas systématique et qu'elle découlait de nombreux facteurs intervenant avant, pendant et après la fossilisation. Ainsi, deux étapes du processus de fossilisation sont distinguées :

- la **phase biostratinomique**, qui correspond aux processus affectant le cadavre de l'organisme avant son enfouissement ;
- la **diagenèse**, qui correspond aux processus se produisant après l'enfouissement.

Ces deux étapes peuvent se répéter plusieurs fois si les restes de l'organisme sont exhumés/remaniés au cours du temps. Cette multiplication des processus reste dans le domaine de la diagenèse.

La préservation des fossiles est tributaire de leur écologie, une importante inégalité de chance de préservation étant observée entre les milieux aquatiques et terrestres. En effet, le milieu terrestre est soumis à l'érosion sédimentaire, tandis que les lacs, mers et certaines parties de systèmes fluviaux (les lobes de méandres par exemple) sont des zones de dépôts sédimentaires. Pour ces raisons, les organismes aquatiques

présentent de plus grandes chances d'être enfouis rapidement après la mort (limitant l'action des agents d'altérations). Les organismes terrestres, quant à eux, ont de plus grandes chances d'être fossilisés s'ils meurent ou sont transportés dans des environnements subaquatiques ou aquatiques. Statistiquement, une espèce numériquement plus abondante aura de plus grandes chances d'être préservée qu'une espèce moins représentée. La taille est un autre facteur déterminant. En effet, les espèces les plus nombreuses ont généralement des corps plus petits pour des raisons d'exploitation de ressources. Pour des organismes possédant seulement quelques éléments squelettiques, une grande taille ralentit l'action des agents d'altérations, ce qui augmente sa préservation. Dans le cas d'organismes à squelette à nombreux éléments, chacun d'eux subira les actions des agents d'altérations. Un squelette complet sera donc d'autant plus difficile à conserver, surtout en milieu terrestre où certaines espèces de grande taille prennent du temps à être totalement enfouies.

2.2.2 Du fossile à l'assemblage fossile

L'ensemble des êtres vivants coexistant dans un espace défini (**biotope**) forme la **biocénose** (ou paléobiocénose dans le cas des organismes du passé ; figure 2.2a). Cette biocénose correspondra, mais pas toujours, à une **thanatocénose** (figure 2.2b) qui est l'ensemble des êtres vivants morts s'accumulant naturellement dans ce même biotope. La thanatocénose peut subir sous certaines conditions des perturbations modifiant et appauvrissant substantiellement sa composition en faisant disparaître certains organismes (par prédation, dispersion, dégradation chimique ou mécanique...). Selon les effets se produisant durant la phase biostratigraphique et la diagenèse, cette thanatocénose correspondra à une **taphocénose** qui désigne l'ensemble des organismes fossilisés pour ce biotope de départ (figure 2.2c). Cette taphocénose peut subir également un ensemble d'altérations qui appauvrira également sa composition (§ 2.2.3). L'étude des assemblages subfossiles récents permet d'évaluer directement la manière dont ils s'accumulent de nos jours. La comparaison des proportions d'organismes morts et vivants pour une communauté donnée permet d'établir des points de repères. À ceux-ci seront comparées les communautés fossiles afin de caractériser la qualité du registre fossile. D'une façon générale, les organismes à fort potentiel de fossilisation (par exemple, ceux à squelette minéralisé) vont être surreprésentés, c'est-à-dire plus nombreux dans les assemblages fossiles, alors que les organismes à faible potentiel de préservation (aussi dits à corps mou) seront en général absents des assemblages observés. Les assemblages fossiles livrent donc, suite aux processus d'altérations sélectifs, des données appauvries qui s'écartent, qualitativement et quantitativement, de l'information paléobiologique de départ (figure 2.2). Selon certains auteurs, la taphocénose peut être réduite à l'ensemble des organismes morts et enfouis ensemble. Cette précision permet de la distinguer d'une nouvelle étape sélective, l'**oryctocénose** (figure 2.9i), qui est l'association de fossiles découverts ensemble avant la collecte (qui implique un biais d'échantillonnage ; figure 2.2e). Néanmoins, l'oryctocénose comprend des fossiles **autochtones** mais aussi **parautochtones** et **allochtones** (§ 2.2.3.i). Dans ce cas, seuls les éléments autochtones sont issus de la biocénose initiale. Lorsque l'assemblage fossile est majo-

ritairement composé de fossiles allochtones, parfois accompagné de tri, il est alors question de **symmigie**.

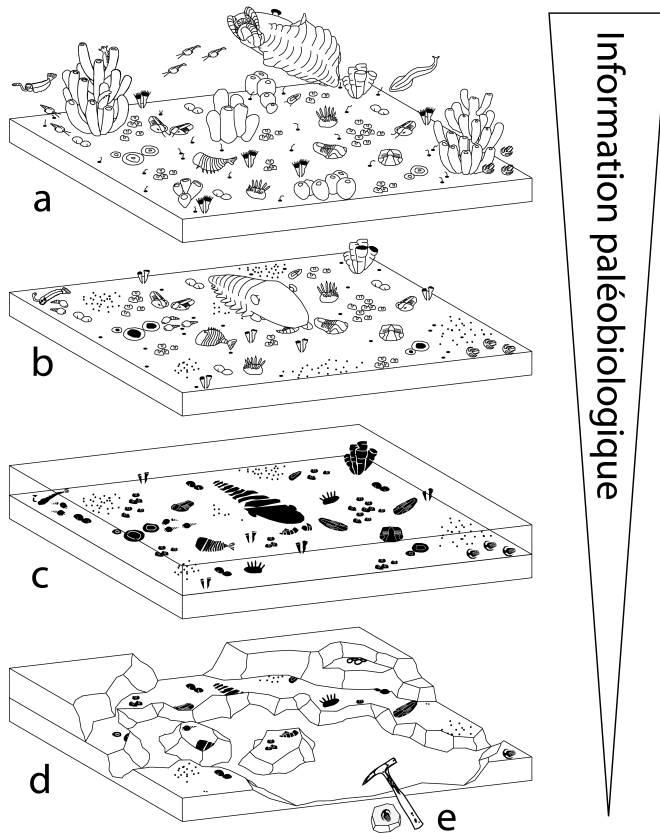


Figure 2.2 - Modifications successives d'une association d'organismes (la faune de Burgess dans cet exemple) et perte de l'information paléobiologique lors de différents processus taphonomiques.

Étapes : biocénose (a), thanatocénose et disparition des corps mous (b), enterrement et taphocénose (c), érosion naturelle (d) et collecte (e).

L'étude de la taphocénose conduit à la reconnaissance de **taphofaciès**. Un taphofaciès correspond à l'ensemble des fossiles présentant la même combinaison de caractéristiques de préservation. Ces dernières incluent l'ensemble des processus de transformation et d'altération touchant la thanatocénose et la taphocénose : transport *post-mortem*, degré d'exposition, oxygénation de l'eau, chimie sédimentaire, nombre d'éléments articulés composant le squelette, orientation de ces squelettes, ou la proportion des restes squelettiques qui associés avec des squelettes mous. D'autres informations environnementales peuvent compléter la caractérisation de ces faciès telles que la nature et la quantité d'apport de sédiments terrigènes.

2.2.3 Mécanisme de l'altération taphonomique

Les mécanismes d'altération taphonomique sont des processus qui vont modifier un élément ou une association biotique dans leur composition, leur structure et ou leur situation spatio-temporelle durant la phase biostratigraphique et la diagenèse. Ces processus peuvent être synchrones ou successifs dans le temps et être répétés. Pour le déclenchement de chacun d'entre eux, il y a une réduction de la conservation de l'organisme, voire destruction complète pré- ou post-fossilisation. Dans certains cas, ces processus vont augmenter la durabilité de préservation de l'organisme. Voici une liste des principaux processus.

a) La biodégradation

Il s'agit d'un processus de décomposition de la matière organique par l'action d'autres d'organismes vivants. La matière organique qui constitue les parties molles ou minéralisées va être altérée par les organismes charognards (nécrophages et saprophages), détritivores ou décomposeurs (bactéries, champignons, algues, protozoaires et nématodes). D'autres organismes tels que les enzymes ou les parasites symbiotes accélèrent la biodégradation. Selon la présence ou non d'oxygène, la décomposition peut être **aérobie** (incluant la **putréfaction**) ou **anaérobie** (incluant la **fermentation**). Ces deux processus sont très souvent simultanés ou successifs. En effet, avant l'enfouissement, l'organisme mort est sujet à une décomposition aérobie superficiellement et anaérobie en profondeur. De manière générale, l'activité microbienne biodégradante diminue avec la profondeur d'enfouissement en même temps que la quantité d'oxygène diminue. D'un point de vue sédimentologique, la profondeur offre un degré de compaction progressif limitant la porosité et la circulation des fluides et les bioturbations. Le processus de biodégradation est fortement influencé par la composition chimique et la structure de la matière organique. Les composants de la matière organique les plus stables sont les protides (les protéines simples), les lipides et les glucides (les polysaccharides complexes et les pectines) (encart 2.1). Ces composants sont insolubles et offrent une très forte résistance à la biodégradation. D'autres substances organiques comme les **résines naturelles** ou les **ambres** (formule brute : $C_{40}H_{64}O$) sont constituées d'isoprènes. Elles se polymérisent sous certaines conditions de chaleur et de pression, et après une longue période (plusieurs milliers d'années), se solidifient, enfermant leur contenu piégé (inclusion). L'ambre présente un grand intérêt taphonomique, notamment dans la qualité de préservation des éléments organiques piégés.

Dans certains cas, l'activité microbienne peut être rapidement diminuée, conférant un niveau de conservation exceptionnel, comme c'est le cas de la **momification** de restes d'animaux ou végétaux qui conservent leurs parties molles.



ENCART 2.1 Les composants de la matière organique les plus résistants

Cellulose : un des composants glucidiques principal des parois cellulaires des plantes et des algues. C'est la matière organique la plus abondante sur Terre (50 % de la biomasse).

Chitine : composant glucidique principal de la cuticule des arthropodes (exosquelette) et d'autres organismes tels que les algues, champignons, lichens, cnidaires, bryozoaires, brachiopodes, mollusques, graptolites et annélides.

Cire : famille de substances lipidiques conférant plasticité, résistance thermique, solidité et imperméabilité aux plantes. Les composants lipidiques cireux les plus stables sont la liberine, la subérine et la cérine.

Collagène : composant protéique fibreux des tissus conjonctifs, cartilagineux et osseux des animaux.

Conchyoline : composant protéique fibreux associé à l'aragonite pour former la structure des coquilles des mollusques (dont la nacre).

Cutine : composant lipidique principal de la cuticule des plantes.

Kératine : composant protéique des structures cornées des épidermes, écailles, plumes, poils, ongles, sabots, griffes, cornes et becs des vertébrés.

Lignine : ce pectinide est l'un des composants glucidiques principal du bois des plantes vascularisées ptéridophytes et spermatophytes.

Spongine : composant protéique fibreux principal des spicules siliceux d'éponges.

b) La carbonisation

Ce mécanisme d'altération taphonomique correspond à un enrichissement en carbone lors de la biodégradation des composants organiques initiaux. Durant la diagenèse précoce, si la matière organique n'a pas été consommée par des organismes, elle sera recombinaison en polymères de molécules complexes kérogènes (par distillation, l'hydrogène et l'oxygène vont quitter les structures organiques au profit du carbone). Au cours des stades diagénétiques plus avancés, et sous l'influence de la pression et des températures, des hydrocarbures et du charbon (lignite, houille, anthracite) vont se former. L'évolution de la matière organique en géopolymères s'accompagne d'une diminution de la quantité et de la qualité d'organismes conservés. Parmi les restes charbonneux, le **charbon de bois** (ou **fusains**) offre un grand intérêt taphonomique de par leur résistance à la biodégradation et à la qualité de leur conservation (§ 2.2.4.c). Les composés organiques non dégradés peuvent se conserver dans les sédiments, le charbon et le pétrole brut, et sont alors qualifiés de **fossiles moléculaires**. Il s'agit pour la plupart d'acides aminés ayant une grande utilité dans les reconstitutions paléoenvironnementales. En effet, ils permettent de déterminer leurs sources et la place de leurs précurseurs biologiques dans les chaînes trophiques. La carbonisation peut également survenir suite à un incendie. Les transformations biochimiques provoquées par la combustion rendent les tissus plus résistants à la dégradation tout en conservant les structures tridimensionnelles.