

du Karroo, en Afrique du Sud, on avait conclu que le déclin s'était étalé sur plusieurs millions d'années, avec deux périodes d'extinction particulièrement rapides, mais d'autres travaux, plus récents, montrent un déclin plus bref, semblable au rythme de l'extinction marine.

L'extinction de nombreuses espèces d'insectes a transformé cette faune. Sur les 27 ordres d'insectes connus au Permien, huit se sont éteints près de la limite Permo-Trias, quatre ont été décimés mais ont pu se reconstituer ensuite, et trois ont survécu difficilement jusqu'au Trias avant de s'éteindre. Unique exemple d'extinction en masse

d'insectes connu aujourd'hui, la crise du Permien a manifestement correspondu à une dévastation de l'environnement.

À quel point la flore terrestre dépérit-elle? On l'ignore, faute de données, mais les feuilles fossiles d'Australie révèlent que de nombreuses plantes ont disparu, et que les types de flores dominant en Australie en ont été modifiés. La disparition de certaines espèces végétales a peut-être également contribué à la disparition des insectes qui s'en nourrissaient.

Les paléobotanistes ont aussi étudié les pollens et les spores. Dans les strates de la fin du Permien, les pol-

lens de gymnospermes (des plantes ligneuses, tels les conifères) sont quasi absents, et, dans les couches suivantes, on ne trouve que des cellules de champignons et quelques déchets organiques. Les cellules de champignons semblent apparaître dans la dernière partie du Permien – dans l'étage changxingien – et atteindre leur apogée à la limite Permo-Trias.

Les responsables de l'extinction

Tous les fossiles marins et terrestres témoignent qu'à la fin du Permien, la vie a été menacée. Pourquoi? Nous n'avons aucune preuve qu'une météorite ait heurté la Terre, comme ce fut peut-être le cas lors de l'extinction des dinosaures. Au milieu des années 1980, des géologues ont cru avoir trouvé d'infimes traces d'iridium (un indice de collision météoritique) à la limite Permo-Trias, dans le Sud de la Chine. Toutefois, personne n'a réussi à confirmer ces affirmations.

De nombreuses autres possibilités se présentent. Tout d'abord, les éruptions volcaniques auraient pu s'intensifier à la fin du Permien. Les trapps sibériens (du mot suédois qui signifie escalier), des empilements de coulées de lave solidifiées, sont un vestige d'une telle activité. Ces escaliers de lave comptent au moins 45 coulées de 400 à 3 700 mètres d'épaisseur. Leur volume est de l'ordre de 1,5 million de kilomètres cubes, et il est peut-être encore supérieur, car ils s'étendent apparemment vers l'Ouest, sous les roches plus récentes des montagnes de l'Oural. Comparée à cette éruption, celle du mont Pinatubo, en 1991, ne fut qu'un souffle léger, crachant des cendres, mais pas de lave, et, en 1783, l'éruption du Laki, en Islande, ne rejeta que 15 kilomètres cubes de lave.

Toutes les laves des trapps sibériens auraient été rejetées en moins de un million d'années, peut-être en 600 000 ans seulement, de la fin du Permien au début du Trias. En outre, leur rejet aurait correspondu à celui des cendres volcaniques trouvées dans le Sud de la Chine.

Une violente activité volcanique aurait-elle pu menacer la vie sur Terre à la fin du Permien? Les éruptions ont divers effets à court terme : un refroidissement dû à la fois aux poussières et aux sulfates éjectés dans la stratosphère, des pluies acides, des

Les extinctions sont-elles périodiques?

Selon la plupart des paléontologues, l'extinction survenue à la limite entre le Permien et le Trias, c'est-à-dire à la limite entre le Paléozoïque (ère primaire) et le Mésozoïque (ère secondaire), est la plus importante de l'histoire biologique de notre planète. Son impact sur l'évolution ultérieure de la biosphère est indéniable et, à ce titre, elle mérite amplement l'intérêt qu'on lui porte. Si beaucoup de spécialistes cherchent à expliquer les extinctions en masse par un événement unique (l'explication la plus fréquente étant la chute d'une météorite), Douglas Erwin montre de façon fort convaincante que la crise Permo-Trias est un phénomène complexe. Chaque élément pris séparément ne peut expliquer l'ampleur de cette crise, malheureux concours de circonstances... surtout pour ceux qui, comme les trilobites, ont disparu à cette époque.

Dès 1977, certains paléontologues ont supposé que le phénomène des grandes extinctions est cyclique, survenant tous les 32 millions d'années. Plus tard, en 1983, la période a été ramenée à 26 millions d'années. Pour expliquer ces crises «à répétition», on a proposé que notre planète était régulièrement bouleversée par des météorites ou par des comètes.

Toutefois, tous les impacts ne sont pas responsables d'extinctions majeures. Un exemple en est le cratère d'impact de la Manicouagan, au Québec. Avec ses 70 kilomètres de diamètre, certains virent en lui la

signature de la météorite responsable de la crise de la fin du Trias, survenue il y a 205 millions d'années. Cependant, il est maintenant établi qu'il a précédé cette crise de près de cinq millions d'années, et qu'il ne saurait en être tenu pour responsable.

Aujourd'hui, si un astéroïde semblable à celui qui a heurté la Terre à la fin du Crétacé entrerait en collision avec notre planète, il provoquerait certainement une crise majeure, non pas uniquement à cause de l'énergie destructrice qu'il transférerait, mais parce qu'il tomberait à un moment où nos écosystèmes sont fragilisés. Nous sortons en effet d'une glaciation, et les provinces biogéographiques actuelles ne sont pas encore stabilisées. À cela vient se greffer les effets désastreux de l'activité humaine sur l'environnement. Il est probable qu'à la fin du Crétacé, les écosystèmes étaient également plus fragiles qu'à la fin du Jurassique, par exemple.

Si les crises semblent être complexes et résulter de l'interaction de plusieurs facteurs, peut-on encore parler de phénomène cyclique? Quelle est la probabilité que différents facteurs se combinent régulièrement pour ébranler tous les écosystèmes de la planète? L'évolution de notre biosphère doit beaucoup au hasard, et chaque crise qui la ponctue est un événement particulier, différent de tous ceux qui l'ont précédée.

Gilles CUNY
Université de Bristol

incendies, la libération de traces d'éléments toxiques et une augmentation du rayonnement ultraviolet par suite d'un amincissement de la couche d'ozone. À plus long terme, le dioxyde de carbone émis, présent dans l'atmosphère, provoque le réchauffement de l'atmosphère.

Toutefois, il semble difficile que le volcanisme ait pu tuer 90 pour cent des espèces marines. En effet, nous avons examiné des cendres volcaniques déposées, au cours des 100 derniers millions d'années, par des éruptions d'une ampleur proche de celles qui ont eu lieu au Sud de la Chine, à la fin du Permien. Nous avons montré que ces événements n'ont pas réduit la diversité des formes de vie locales ou globales, sur terre ou dans les océans.

De surcroît, l'impact environnemental de ces éruptions dépend de plusieurs facteurs. L'estimation des

diverses conséquences d'une éruption qui s'est produite il y a quelque 250 millions d'années (la quantité de sulfate éjectée dans la stratosphère, par exemple) est difficile. Ces éruptions volcaniques n'ont peut-être été qu'un maillon de la chaîne complexe qui a abouti à la crise de la fin du Permien.

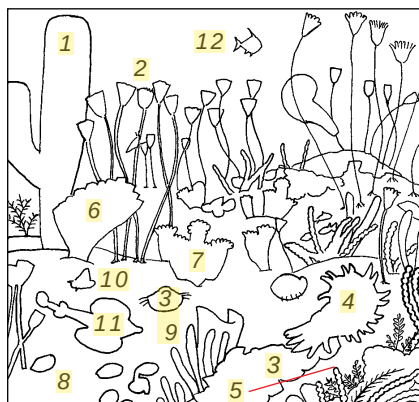
Les clés de la géochimie

La géochimie a récemment apporté son lot d'indices éclairants. Elle a notamment montré que les rapports isotopiques du carbone (le rapport entre les concentrations en isotope 12 et en isotope 13) ont varié à la fin du Permien : une quantité supérieure de matière organique semble avoir été déposée à cette époque.

Que signifie cette accumulation ? On l'ignore, mais elle correspond à une chute du niveau des mers. Au

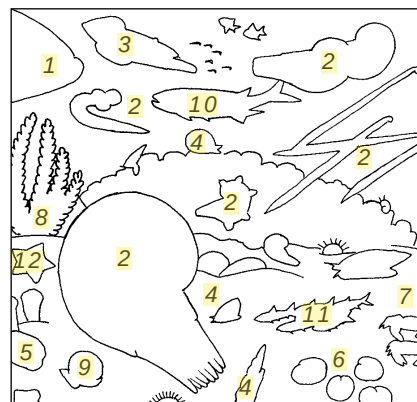
début du Permien, les continents se sont fondus en un unique supercontinent, la Pangée. Autour des plates-formes continentales, les récifs coralliens et diverses communautés des eaux peu profondes étaient florissantes. Puis, vers la fin du Permien, le niveau des mers a baissé, peut-être parce que les modifications de l'écorce terrestre ont élargi les bassins océaniques. La baisse du niveau de la mer perturba l'environnement côtier, en même temps qu'elle découvrait davantage de plaque continentale, ce qui intensifia l'érosion et l'oxydation de la matière organique. Cette oxydation réduisit la concentration atmosphérique en oxygène et augmenta celle du dioxyde de carbone. La planète se réchauffa probablement de près de deux degrés.

D'autres perturbations eurent lieu lorsque le niveau des mers remonta,



PERMIEN

- 1 ÉPONGE
- 2 CRINOÏDE
- 3 BRACHIOPODE
- 4 NAUTOÏDE
- 5 ÉPONGE PERLÉE
- 6 BRYOZOAIRE
- 7 CORAIL
- 8 TRILOBITE
- 9 ALGUE
- 10 ESCARGOT
- 11 POISSON (Janessa)
- 12 POISSON (Dorypterus)



CRÉTACÉ

- 1 CÉLACANTHE
- 2 AMMONOÏDES
- 3 BÉLEMNITES
- 4 ESCARGOT
- 5 BIVALVE
- 6 OURSIN
- 7 CRABE
- 8 ALGUE
- 9 COQUILLE ST. JACQUES
- 10 POISSON (Thriassops)
- 11 POISSON (Davichthys)
- 12 ÉTOILE DE MER

5. LA STRUCTURE DE LA VIE MARINE changea notablement après l'extinction en masse de la fin du Permien. Au milieu du Permien (à gauche), les mers étaient essentiellement peuplées d'animaux immo-

biles ; les poissons et les trilobites y étaient rares. En revanche, dès le Crétacé (à droite), l'océan avait un aspect moderne, avec des organismes mobiles : des bivalves, des gastéropodes et des poissons.



6. CET OURSIN DU PERMIEN, *Miocidarid*, de quatre centimètres de long, est le seul genre d'échinides à avoir survécu à la crise du Permien.

sans doute quelques centaines de milliers d'années plus tard. Les océans engloutirent les habitats côtiers et les îles. De nombreuses communautés côtières périrent sans doute.

La raréfaction de l'oxygène dans l'atmosphère a dû aggraver la situation : la quantité d'oxygène dissoute dans l'eau de mer aurait diminué, asphyxiant les espèces marines. N'a-t-on pas observé que ce sont plutôt les organismes les plus sensibles à l'anoxie (ou manque d'oxygène) qui ont péri, tandis que les plus résistants ont survécu ?

Ainsi diverses causes ont peut-être contribué à la crise de la fin du Permien. Aucune, à elle seule, n'aurait pu provoquer une extinction de cette envergure, mais, malheureusement pour la faune du Permien, elles se sont alors combinées.

L'extinction se serait produite en trois phases : au cours de la première, le niveau des mers a baissé autour du continent pangéen, si bien que l'habitat a été modifié, que le climat est devenu instable et que de nombreuses espèces spécialisées ont disparu. Puis, lors de cette régression océanique, de violentes éruptions volcaniques ont libéré dans l'atmosphère beaucoup de dioxyde de carbone : l'instabilité climatique s'est renforcée et a fragilisé l'environnement – c'est la deuxième phase. À la fin du Permien et au début du Trias – la troisième phase –, le niveau des mers est

remonté et les continents ont été inondés par de l'eau pauvre en oxygène. Les habitats côtiers ont été détruits et de nombreux groupes qui avaient survécu ont disparu.

La vie après la mort

Les événements qui ont suivi l'extinction sont aussi très intéressants. Après les autres extinctions en masse, la vie a repris le dessus en un million d'années environ, mais, dans le cas de la crise du Permien, cinq millions d'années semblent avoir été nécessaires ! Les communautés biologiques ont été si désorganisées qu'il a fallu plusieurs millions d'années pour qu'elles se reconstruisent et s'épanouissent. Toutefois, la récupération paraît peut-être plus longue qu'elle ne l'a réellement été, en raison d'une mauvaise conservation des fossiles.

Quelle qu'ait été la durée nécessaire à son rétablissement, la vie sur terre a notablement changé. Nous l'avons indiqué, les animaux immobiles (brachiopodes, bryozoaires et échinodermes) ont prédominé dans les mers permienues. Les animaux mobiles – poissons, bivalves, céphalopodes (la famille des calmars) et gastéropodes (les escargots) – ne représentaient qu'une faible proportion de la communauté.

Peu après l'extinction, pendant le Trias inférieur, les quelques espèces qui avaient survécu abondèrent :

palourdes, ammonoïdes, gastéropodes... *Lystrosaurus*, un ancêtre des mammifères proche des reptiles, était le vertébré le plus commun sur toute la Pangée. La palourde *Claraia* abondait dans les océans. Vers le milieu du Trias, quelque 25 millions d'années plus tard, les oursins et d'autres groupes ne vivant que dans des environnements favorables commencèrent à réapparaître, sans doute parce qu'ils retrouvaient des conditions marines plus normales. Ces «groupes Lazare», ressuscités du royaume des morts, commencèrent à remplacer les faunes survivantes.

Les océans ressemblaient alors à ceux d'aujourd'hui : les créatures les plus mobiles, tels les bivalves, les gastéropodes et les crabes, dominaient. Les céphalopodes et les prédateurs capables de nager se diversifièrent. Des organismes se mirent à s'ensabler, afin de se protéger des prédateurs. Une course évolutive s'amorça entre les prédateurs et leurs proies, modifiant l'architecture squelettique au cours du Mésozoïque et produisant une faune plus charnue que celle du Paléozoïque. Des écosystèmes plus élaborés sont apparus : la nourriture était plus abondante et plus variée.

Les changements évolutifs qui ont eu lieu sur la terre ferme sont moins bien connus, parce que les fossiles n'ont pas encore été étudiés systématiquement. Plusieurs groupes de reptiles et d'amphibiens s'éteignirent. Les insectes évoluèrent, du type libellule, dont des ailes sont figées en position de vol et ne peuvent être repliées le long du corps, vers des formes capables de replier les ailes. Ces nouvelles formes, qui représentent 98 pour cent des insectes actuels, avaient des stades larvaire et adulte différenciés, adaptations permettant la colonisation de nouveaux habitats et la résistance aux variations climatiques.

Les espèces qui échappèrent à la crise du Permien étaient-elles dotées d'adaptations qui ont assuré leur survie ou n'ont-elles survécu que par hasard ? De nombreux fossiles de la palourde *Claraia* sont emprisonnés dans des roches qui témoignent de conditions anoxiques. La quantité et l'omniprésence de *Claraia* montrent que cette espèce résistait aux faibles concentrations en oxygène. D'autre part, *Miocidarid*, le seul survivant apparent des échinides (les oursins), n'a que deux colonnes de plaques