

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/262765047>

Paléozoïque

Chapter · January 2008

CITATIONS

0

READS

2,915

1 author:



Alain Robert Maurice Blieck

retired

231 PUBLICATIONS 2,000 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Ordovician Vertebrates [View project](#)



Early Devonian heterostracans from the Old Red Sandstone Continent (taxonomy, phylogeny, biostratigraphy, palaeobiogeography, palaeoenvironments) [View project](#)

PALÉOZOÏQUE

bles de la nature des eaux et fontaines..., Paris, 1580 / J. PIVETEAU, *Traité de paléontologie*, 8 vol., Masson, 1957-1964 ; *Origine et destinée de l'homme*, *ibid.*, 2^e éd. 1983 / *La Recherche en paléontologie*, Seuil, Paris, 1989 / B. VANDERMEERSCH, « Les Hommes fossiles de Qafzeh (Israël) », in *Cahiers de paléontologie*, C.N.R.S., 1981 / D. M. S. WATSON, *Paleontology and Modern Biology*, Yale Univ. Press, Londres, 1951.

Corrélatés

BUFFON (G. L. de) • CLASSIFICATION DU VIVANT • CUVIER (G.) • ÉVOLUTION • FOSSILES • GÉOLOGIE • HOMINIDÉS • LAMARCK (J.-B. de) • MICROPALÉONTOLOGIE • PALÉOANTHROPOLOGIE • PALYNOLOGIE • STRATIGRAPHIE • VÉGÉTAL • ZOOLOGIE.

PALÉOZOÏQUE

- 1 Chronologie et subdivisions
- 2 Cadre paléogéographique et géodynamique
- 3 Variations du niveau marin
- 4 Paléoclimats
- 5 Évolution de la biodiversité
- 6 Foisonnement des organismes fossiles
 - Les protistes ou protoctistes (eucaryotes basaux)
 - les algues
 - Les plantes (Plantae)
 - Les champignons (Fungi)
 - Les animaux (Animalia)
 - Les protostomiens
 - Les deutérostomiens
- 7 Importance économique des roches paléozoïques

Le Paléozoïque (terme inventé par le géologue anglais John Phillips en 1818), appelé communément ère primaire, est

l'ère géologique la plus ancienne des temps phanérozoïques (temps fossilifères), s'étalant de — 542 (+/— 1) millions d'années (Ma) à — 251 (+/— 0,4) Ma, mais aussi la plus longue, ayant duré 291 Ma. Il est encadré par deux événements biologiques majeurs : d'une part, à sa base, l'« explosion cambrienne », qui a vraisemblablement fait suite à une extinction en masse à la fin du Protérozoïque (ère précédente) et qui n'a pas été aussi soudaine que le terme le laisse croire ; d'autre part, à son sommet, la crise biologique de la fin du Permien (dernier système du Paléozoïque), marquant le passage entre les ères paléozoïque et mésozoïque, qui est considérée comme la plus importante des cinq grandes phases d'extinctions d'espèces du Phanérozoïque. Une coupure nette entre les terrains paléozoïques et les terrains mésozoïques est observée en France dans le Massif central et dans les Vosges : les terrains paléozoïques, plissés, ont été rabotés par l'érosion permienne, au point de constituer une « pénéplaine » sur laquelle les terrains du Mésozoïque (débutant par le Trias) se sont déposés en discordance.

C'est au Paléozoïque que se mettent en place les chaînes calédonienne et varisque qui ont fourni de nombreux matériaux pour les activités minières (métaux, charbons, etc.). C'est aussi durant cette période, marquée comme toutes les autres ères géologiques du Phanérozoïque par des crises biologiques et des phases de biodiversification, que s'est accomplie une part essentielle de l'évolution des plantes et des animaux. Par exemple, le passage de la vie aquatique à la vie terrestre, ou terrestrialisation, s'est effectué au Paléozoïque pour tous les eucaryotes pluricellulaires (plantes, invertébrés et vertébrés). Toutefois, les sols, à la formation desquels participent des micro-organismes tels que des bactéries, des algues et des champignons, constituent certainement les traces les plus anciennes du passage à la vie terrestre : ils sont connus depuis l'Archéen (les plus anciens, situés au Canada, dateraient de quelque 3 milliards d'années). C'est à partir du Silurien (de — 443 à — 416 Ma) que se répandent les sols liés au développement de la végétation terrestre. La terrestrialisation correspond à un ensemble de processus complexes qui ont permis, entre autres, l'apparition des tétrapodes (vertébrés) parmi lesquels on compte les reptiles d'où seront issus, au cours du Mésozoïque, les organismes homéothermes représentés par les oiseaux et les mammifères (dont l'homme à la fin du Cénozoïque, la dernière des trois ères du Phanérozoïque qui court jusqu'à l'actuel).

Au Paléozoïque, les masses continentales étaient disposées à la surface de la Terre selon une configuration complètement différente de celle d'aujourd'hui. Cette configuration comprenait notamment un vaste paléocontinent austral dénommé Gondwana (rassemblant l'Amérique du Sud, l'Afrique, l'Antarctique, l'Inde, Madagascar, l'Australie),

quasi-pérenne tout au long du Paléozoïque, qui formera, à la fin de cette ère, avec les masses continentales de l'hémisphère Nord, un immense et unique continent : la Pangée.

1 Chronologie et subdivisions

Le Paléozoïque est découpé en trois « sous-ères » : le Paléozoïque inférieur, représenté par les systèmes Cambrien (de — 542 à — 488 Ma) et Ordovicien (de — 488 à — 443 Ma) ; le Paléozoïque moyen, avec le Silurien (de — 443 à — 416 Ma) et le Dévonien (de — 416 à — 359 Ma) ; enfin, le Paléozoïque supérieur, comprenant le Carbonifère (de — 359 à — 299 Ma) et le Permien (de — 299 à — 251 Ma). Ces trois intervalles de temps sont encadrés par des événements glaciaires d'ampleur mondiale : la série de glaciations à la fin du Protérozoïque, vers — 850 à — 570 Ma (hypothèse de la « Terre boule de neige fondue ») ; la glaciation hirnantiennienne de la fin de l'Ordovicien, vers — 445 à — 443 Ma ; l'épisode glaciaire du Dévonien-Carbonifère, vers — 370 à — 360 Ma ; et la glaciation gondwanienne du Permo-Carbonifère. Ces événements climatiques seraient la cause majeure des grandes crises biologiques observées durant ces périodes. Les subdivisions du Paléozoïque, comme toutes celles des ères géologiques correspondant à des séries sédimentaires fossilifères, sont définies sur des mesures du temps fondées sur des fossiles, ce qu'on appelle la biostratigraphie. Cela exige de disposer de points de repère sur lesquels seront calées toutes les échelles stratigraphiques locales. Ces étalons de valeur internationale sont élaborés par la Commission internationale de stratigraphie de l'Union internationale des sciences géologiques (fig. 1).

Au cours des XIX^e et XX^e siècles, la méthode qui a permis d'élaborer l'échelle stratigraphique était fondée sur la succession d'étages définis à partir de leur stratotype, c'est-à-dire à partir de leur coupe géologique type. Ainsi en est-il par exemple du Gédinnien (de Gedinne en Belgique), du Givétien (de Givet en France), du Tournaisien (de Tournai en Belgique) ou du Stéphanien (de Saint-Étienne en France). La méthode qui prévaut aujourd'hui se fonde sur la définition des « limitotypes », c'est-à-dire des stratotypes caractérisant la limite inférieure d'un étage, d'un sous-système ou d'un système. Ces limitotypes sont établis sur la base de l'apparition de fossiles marins caractéristiques qui présentent une durée de vie courte mais une vaste répartition géographique (fossiles dits stratigraphiques). Chaque limitotype est défini par l'apparition d'une espèce particulière de (micro)fossile dans un banc particulier d'une coupe de terrain spécifiée. Ce point précis est ce qu'on appelle un point stratotypique mondial ou P.S.M. (en anglais G.S.S.P. pour *global stratotype standard-section and point*).

Ce découpage fournit un cadre chronologique dit « relatif » où chaque unité de roche correspondant à une unité de temps est située soit au-dessus, soit en-dessous d'une autre unité : elle lui est soit postérieure, soit antérieure (s'il s'agit d'une série sédimentaire non inversée). Plusieurs méthodes d'analyse radio-isotopique dites « absolues » permettent de caler des âges en millions d'années sur cette échelle stratigraphique. Elles fournissent un cadre chronologique assez précis (fig. 1). Il existe d'autres méthodes de datation « relatives » qui sont appliquées au Paléozoïque, mais avec moins de précision que pour les périodes ultérieures (Mésozoïque et Céno-

PALÉOZOÏQUE

zoïque) : il s'agit de l'échelle de polarité paléomagnétique (magnétostratigraphie), de celle des variations du niveau de l'océan mondial (eustatisme), des diverses échelles fondées sur le dosage d'éléments chimiques (chémiostratigraphie : par exemple le δO^{18}), de l'échelle de susceptibilité magnétique, etc.

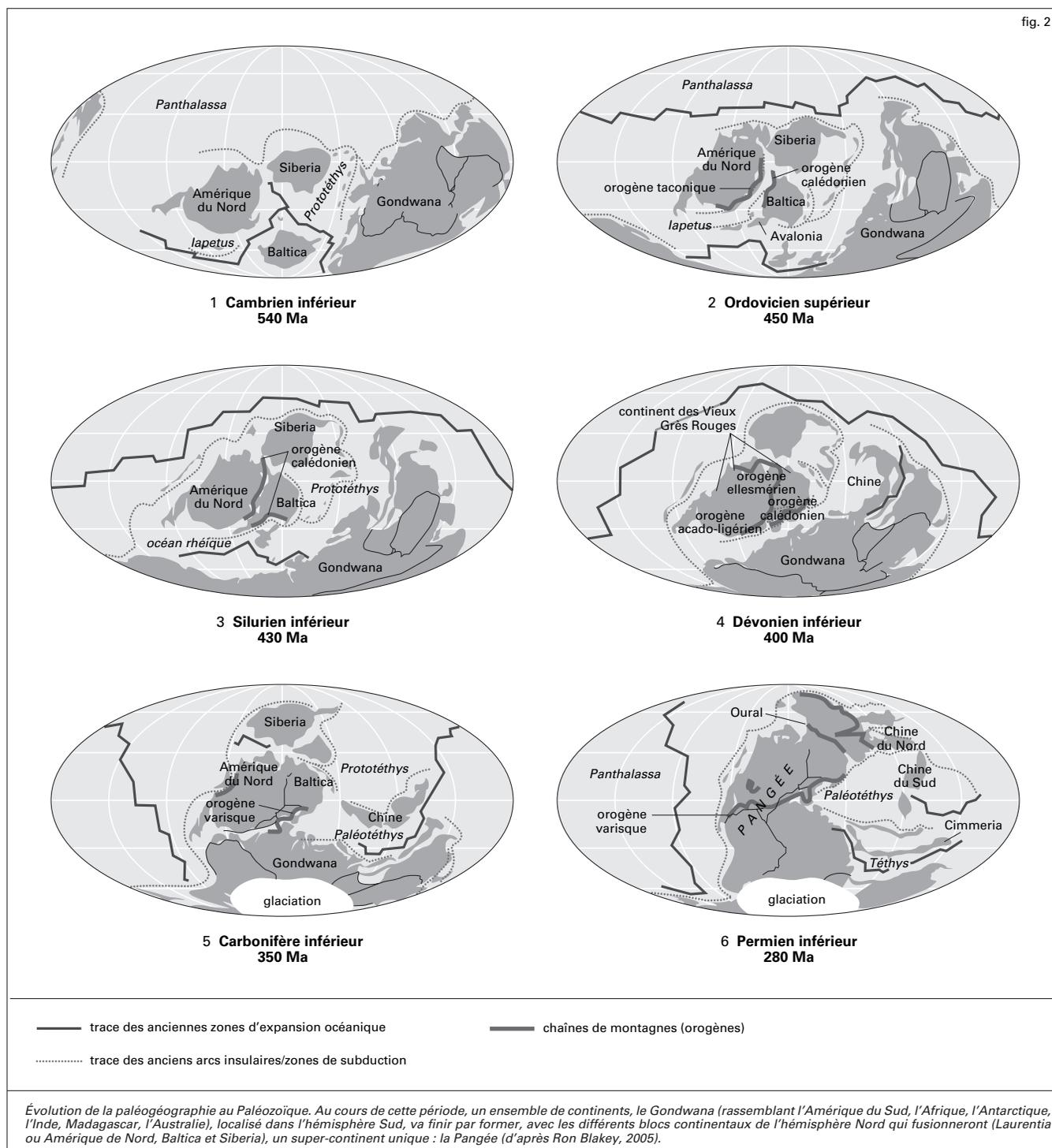
2 Cadre paléogéographique et géodynamique

Le cadre paléocontinental global du Paléozoïque est totalement différent de l'actuel ; parti d'un supercontinent fini-protérozoïque, la Pannotia, il évolue vers un autre

supercontinent unique à la fin du Permien, la Pangée. Au début du Paléozoïque, un supercontinent austral nommé Gondwana faisait face à un ensemble de continents « septentrionaux » séparés – les blocs Baltica (Europe du Nord), Siberia, Kazakhstania, Laurentia (Amérique du Nord) – et toute une série de blocs ou « terranes » plus petits (Avalonia, Armorica, Chine du Nord, Chine du Sud, Cimmeria...). Le Gondwana, alors situé à cheval sur le pôle Sud, a subi une lente dérive vers le nord sous la forme d'une rotation dans le sens horaire, ce qui, par exemple, a entraîné l'Amérique du Sud depuis des latitudes méridionales élevées vers des latitudes basses (équatoriales)

[fig. 2]. Les blocs septentrionaux étaient en fait en position « intertropicale », situés plus ou moins loin du Gondwana, et faisaient parfois partie de ses marges septentrionales (notamment Armorica, Cimmeria et les blocs chinois). Leur dérive lente en a déplacé certains à des latitudes septentrionales élevées, proches de la zone polaire nord (par exemple Siberia). Toutes ces dérives continentales, sous le contrôle de la tectonique des plaques, ont entraîné des modifications importantes du niveau de l'océan mondial et des climats, responsables des modifications de la biodiversité.

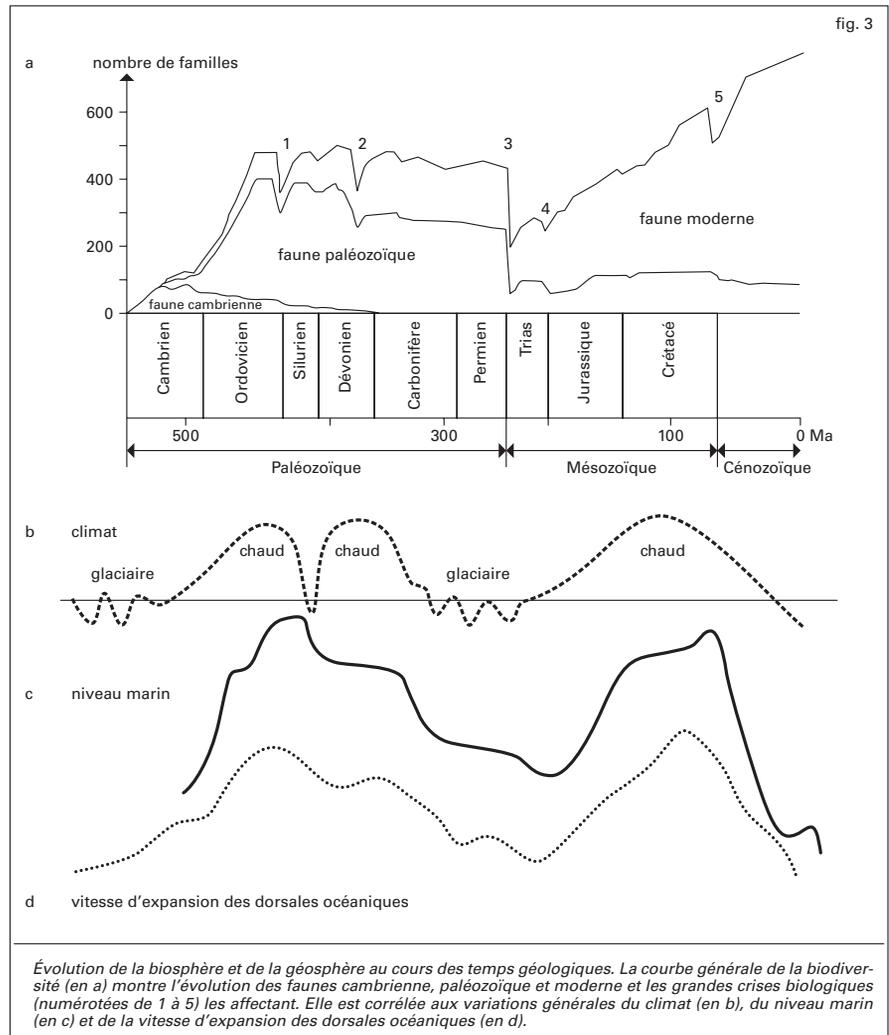
Pannotia, le supercontinent de la fin du Protérozoïque (vers – 600 Ma, correspondant à l'Édiacarien), a commencé à se frag-



menter au début du Paléozoïque. Un nouvel océan, le Iapetus, s'est ouvert entre Laurentia, Baltica et Siberia. Le Gondwana, qui s'était assemblé pendant l'orogénèse panafricaine (entre — 650 et — 550 Ma), était alors le plus vaste palécontinent, étalé du pôle Sud à l'équateur. Au cours de l'Ordovicien, des sédiments d'eaux chaudes tels que des calcaires et des sels se sont déposés dans les régions équatoriales du Gondwana (Australie, Inde, Chine, Antarctique), tandis que des dépôts glaciaires et des éléments erratiques (transportés par les glaciers) sont connus sur ses régions polaires méridionales (Afrique et Amérique du Sud). La fin de l'Ordovicien fut l'une des périodes les plus froides de l'histoire de la Terre : l'essentiel du sud du Gondwana était couvert d'un inlandsis et les effets de cette glaciation se sont faits sentir loin sur ses marges septentrionales (Armorica), sous la forme notamment de dépôts grossiers résultant de la compaction d'anciennes moraines (appelés tillites). Les océans ordoviciens, Panthalassa et Iapetus, séparaient des continents quasi stériles.

Au Silurien, la branche nord du Iapetus se ferme par collision des blocs Laurentia et Baltica, ce qui aboutit à la formation du continent des Vieux Grès rouges. Cette collision fut précédée en de nombreux endroits par l'obduction (chevauchement de croûte océanique par une croûte continentale) d'arcs insulaires marginaux et fut responsable de la formation de chaînes de montagnes : les Calédonides de Scandinavie, du nord de la Grande-Bretagne et du Groenland (orogénèse calédonienne) ; les Appalaches, localisées le long de la côte est de l'Amérique du Nord (orogénèse taconique). En mer, les récifs de coraux se développent. Sur terre, ce sont les paléosols (sols fossiles), les plantes et les arthropodes terrestres (myriapodes, millipèdes, centripèdes, arachnides, insectes, nématodes, etc.) qui se répandent. C'est à cette période-là que la Chine du Nord et la Chine du Sud se sont éloignées de la marge indo-australienne du Gondwana, mais elles n'en ont jamais été très éloignées parce que des échanges de faunes aquatiques marines entre les blocs Chine et Australie-Antarctique sont connus au moins au Dévonien. L'autre hémisphère de la Terre était occupé par un vaste océan nommé Panthalassa, entouré de zones de subduction et de leur cortège volcanique qui évoquent l'actuelle « ceinture de feu » du Pacifique. Les autres océans se sont plus ou moins fermés au cours du Dévonien, ce qui a abouti à une configuration palécontinentale de type « Pré-Pangée » (orogénèse acadoligérienne) [fig. 2]. C'est dans ce cadre qu'est intervenu le Grand Échange dévonien entre les parties septentrionale et méridionale de cette Pré-Pangée et en particulier les migrations des poissons des Vieux Grès rouges (certains du Gondwana vers le continent des Vieux Grès rouges, d'autres dans l'autre sens). Les tétrapodes apparaissent au Dévonien supérieur ; ils sont encore aquatiques. Les premières forêts se mettent en place dans les régions équatoriales de Laurentia (Grand Nord canadien). Elles étaient parfois si abondantes qu'elles ont formé les premiers dépôts de charbons dans les zones de marais tropicaux (Arctique canadien, Groenland, Scandinavie).

Au Carbonifère, notamment au Mississippien (de — 359 à — 318 Ma), les aires paléocéaniques situées entre le continent des Vieux Grès rouges et le Gondwana continuèrent de se fermer en relation avec la formation des Appalaches et des chaînes hercyniennes (respectivement, orogénèse des Alleghany et orogénèse varisque), aboutissant à la formation du supercontinent nommé Pangée, centré sur l'équateur et séparant la Paléotéthys à l'est de la



Panthalassa à l'ouest. Une calotte glaciaire s'est mise en place sur le pôle Sud au Carbonifère supérieur-Permien inférieur (Amérique du Sud, Afrique du Sud, Antarctique) et au pôle Nord au Permien supérieur (touchant la Sibérie). La vaste ceinture montagneuse du centre de la Pangée, en position équatoriale, fut le siège de productions importantes de charbons au Pennsylvanien (de — 318 à — 299 Ma) à partir des dépôts des forêts pluviales. Les tétrapodes sont devenus vraiment terrestres dans les zones marécageuses de ces forêts. Au Permien moyen (vers — 270 à — 260 Ma), cette ceinture montagneuse a migré vers le nord sous des climats plus secs, et le centre de l'Amérique du Nord et de l'Europe se sont transformés en déserts, en relation avec le dépôt des Nouveaux Grès rouges. Les reptiles, totalement affranchis du milieu aquatique pour leur reproduction, grâce à l'œuf amniotique, se sont développés dans cet environnement.

Même si on appelle le supercontinent du Paléozoïque supérieur Pangée, terme signifiant toutes les terres, quelques blocs continentaux n'en faisaient pas encore partie. C'est le cas des blocs chinois (encore que des données issues de travaux sur les fougères à graines suggèrent que ces blocs chinois fussent reliés à la Pangée) et d'un ensemble de « terranes » appelé Cimberia (comprenant la Turquie, l'Iran, l'Afghanistan, le Tibet, l'Indochine, la Malaisie). Cimberia aurait commencé à se détacher des marges nord-gondwanés au Carbonifère supérieur-

Permien inférieur, pour migrer vers le nord, traversant alors la Paléotéthys, puis entrant au contact de la Sibérie au Trias (base du Mésozoïque). Ce n'est qu'à ce moment-là que la Pangée regroupait l'ensemble des continents.

3 Variations du niveau marin

L'eustatisme, ou changement d'ensemble du niveau des mers, est la résultante de plusieurs phénomènes : formation ou fusion des calottes glaciaires (glacio-eustatisme), changement des vitesses d'accrétion des dorsales océaniques, dilatation thermique des océans. Il se traduit par des cycles de transgression-régression (TR) à diverses échelles de temps et d'espace. Le Paléozoïque correspond à un « mégacycle » TR globalement transgressif au Cambrien-Ordovicien, puis régressif jusqu'au Permien (fig. 3). Le niveau marin le plus haut des temps phanérozoïques aurait été atteint au cours de l'Ordovicien supérieur (au Katien, vers — 450 Ma) et ferait suite à une série d'événements géologiques d'effet mondial : important volcanisme et « super-panache » mantellique au cours de l'Ordovicien moyen, au moment de la radiation (diversification) de la faune paléozoïque. Cette diversification a fait suite à une révolution dans les chaînes trophiques de l'océan mondial : radiation du phytoplancton, entraînant celle du zooplancton et des autres organismes marins.

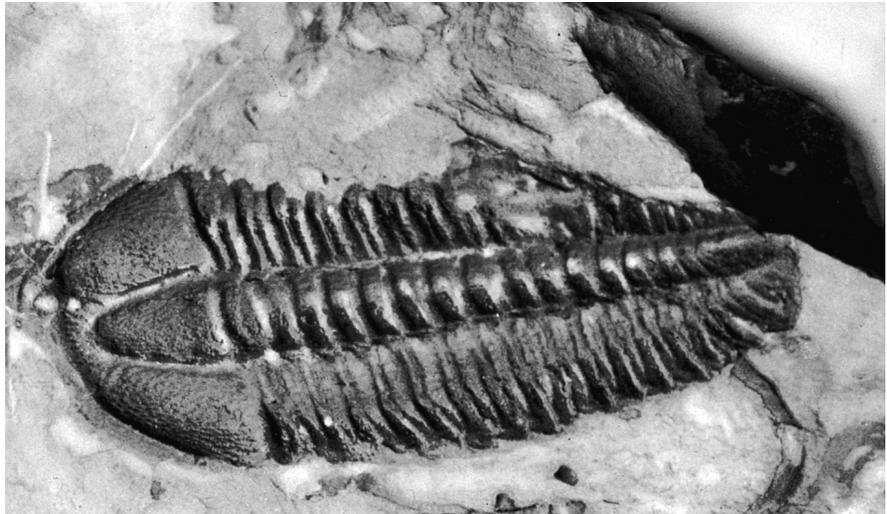
PALÉOZOÏQUE

4 Paléoclimats

Globalement, les climats du Paléozoïque correspondent à un long épisode chaud (du type effet de serre), s'étendant de l'Ordovicien au Dévonien, qui est encadré par deux épisodes froids (traduits par « glacière ») : l'un au Cambrien, faisant suite aux épisodes glaciaires de la fin du Protérozoïque ; l'autre, au Carbonifère-Permien (glaciation gondwanienne) [fig. 3]. Un autre épisode glaciaire de courte durée à l'échelle des temps géologiques a pris place à la fin de l'Ordovicien. Au Paléozoïque inférieur, dans un contexte de hauts niveaux marins – conséquence d'une activité volcanique et d'une expansion des fonds océaniques importantes ainsi que d'une activité tectonique accrue –, le taux de dioxyde de carbone (CO₂) atmosphérique était significativement élevé, aux environs de 10 fois le taux actuel. Le Paléozoïque inférieur était dominé par des climats de type maritime en zones tropicales, notamment pour les paléocontinents septentrionaux (Laurentia, Baltica, Siberia...). C'est ce contexte qui rend l'existence d'une glaciation fini-ordovicienne d'autant plus étonnante juste après les plus hauts niveaux marins ; et pourtant elle existe puisqu'elle a développé une calotte glaciaire importante sur le Gondwana à l'Hirnantien (dernier étage de l'Ordovicien, de — 445 à — 443 Ma). L'autre aspect inhabituel de cette glaciation est sa brièveté à l'échelle géologique (moins de 3 Ma), par comparaison à celle, dans le Cénozoïque, qui a débuté à l'Oligocène et s'est poursuivie jusqu'à l'actuel (elle dure depuis quelque 30 Ma). Cependant, des simulations numériques semblent avoir partiellement résolu le problème : un modèle où le pôle Sud est situé près des côtes (ce qui semble avoir été le cas) engendre des étés froids à cause d'un cycle saisonnier de température réduit lié à l'environnement côtier. L'influence de l'effet de serre liée au taux élevé de CO₂ se fait sentir au niveau des températures annuelles plutôt qu'à celui du cycle des saisons. En plus, les hauts niveaux marins de l'Ordovicien, tout en augmentant les surfaces ennoyées, atténueraient aussi les effets saisonniers, donc les températures estivales des régions polaires. Au Paléozoïque moyen, il ne semble pas y avoir eu de glaciation, sauf à la fin du Dévonien-début du Carbonifère (Famennien-Tournaisien). Un pôle Sud centré sur l'Afrique, au sein du Gondwana, augmenterait les effets saisonniers et les températures estivales, empêchant l'installation d'une calotte glaciaire. C'est au Dévonien que se sont développées les plantes terrestres et sont apparues les premières forêts, réduisant d'autant l'albedo de la Terre avec absorption des longueurs d'onde courtes et intensification du cycle hydrologique. Une troisième calotte glaciaire, encore plus développée que celle de l'Ordovicien, s'est installée au cours du Carbonifère puis du Permien. C'est l'élévation orographique, c'est-à-dire liée à des épisodes orogéniques, notamment en Amérique du Sud et en Australie (Gondwana), qui aurait enclenché le phénomène. L'inlandsis, à son maximum, a recouvert l'essentiel du Gondwana (Antarctique, Australie, Afrique, Inde et Amérique du Sud). De nouveau, il semble que cet épisode majeur d'englaciation soit à mettre en relation avec un pôle Sud situé près des côtes. Au même moment, les niveaux marins étaient bas, l'expansion des fonds océaniques faible, le taux de CO₂ également, en contexte de convergence de l'ensemble des continents.

5 Évolution de la biodiversité

La biodiversité, c'est-à-dire le nombre d'espèces vivantes, a fluctué au cours des temps géologiques. Apparue vers — 3,8 mil-



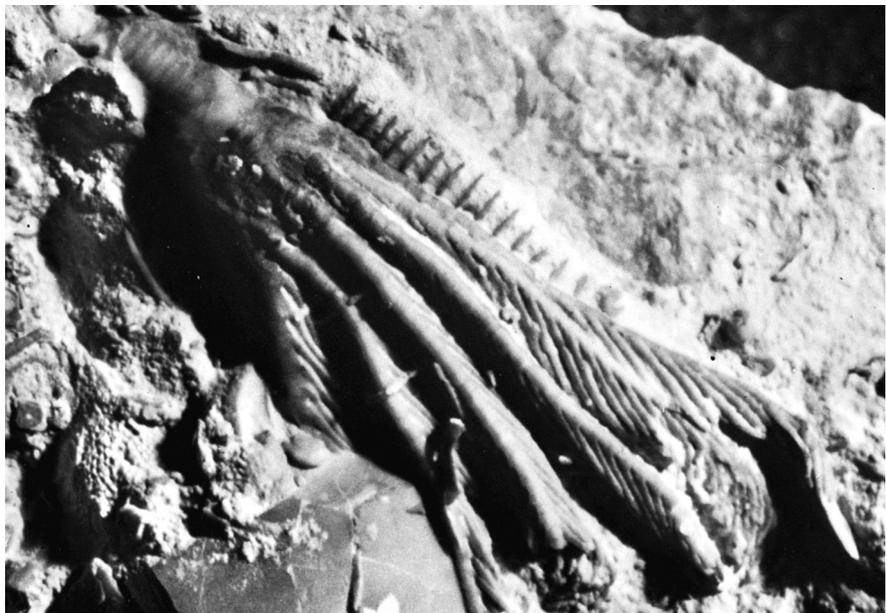
Conocoryphe, trilobite aveugle typique de la province atlantique, de la Méditerranée occidentale et de l'Europe moyenne (province individualisée au Cambrien moyen). Ce spécimen provient du Cambrien de la Montagne Noire. Collection Courtesolle (G. Termier).

liards d'années, la vie s'est lentement diversifiée au cours du Protérozoïque jusqu'à l'« explosion cambrienne ». Les bilans chiffrés de la diversité des faunes et flores fossiles ont mis en évidence des moments particuliers de cette évolution au cours du Phanérozoïque. C'est John Phillips qui, le premier, a défini les ères paléozoïque, mésozoïque et cénozoïque, et a publié, au milieu du XIX^e siècle, un schéma des fluctuations majeures de leur biodiversité marine. Chacune d'elles est caractérisée par un ensemble de faunes et flores distinctes et est séparée de la suivante par une chute importante de la biodiversité qui correspond à ce que nous appelons aujourd'hui « extinction en masse » (ou crise biologique, hécatombe, décimation). C'est le cas du Paléozoïque et de la crise P/T (Permien/Trias), la plus importante en nombre d'espèces éteintes ; c'est aussi le cas du Mésozoïque et de la crise C/T (Crétacé/Tertiaire), la plus médiatisée. Au cours du Paléozoïque, si l'Ordovicien se caractérise par le plus grand nombre d'apparitions de

nouveaux taxons, le Permien se caractérise par le plus grand nombre d'extinctions. On reconnaît aujourd'hui trois extinctions en masse durant le Paléozoïque : à la fin de l'Ordovicien (dite Ashgill ou Hirnantienne), au Dévonien supérieur (dite F/F pour Frasnien/Famennien) et à la fin du Permien (crise P/T). Des extinctions de plus faible envergure sont repérées à la fin du Cambrien, du Silurien et du Carbonifère.

Du côté des processus responsables des extinctions en masse, le consensus n'est pas de mise. Si près de soixante hypothèses différentes ont été invoquées pour la crise C/T (la majorité de ces hypothèses étant considérées comme farfelues par les paléontologues), un nombre plus faible mais étonnamment varié d'hypothèses a été avancé pour les extinctions du Paléozoïque. Les causes réelles et directes de ces épisodes d'extinction sont souvent peu ou mal connues. Ces crises biologiques sont vraisemblablement dues à des phénomènes multiples, soit d'origine extraterrestre

« *Anthracoeris primitivus* », crinoïde de la base de l'Ordovicien supérieur d'Amérique du Nord (Sandbien). On notera les longs bras porteurs de pinnules, pour un petit calice. Cette espèce vivait dans une « prairie » de bryozoaires (G. Termier).



(comme la chute d'astéroïdes ou météorites) soit d'origine terrestre (expansion des fonds océaniques, volcanisme de trapps, chute du niveau moyen des océans, refroidissement climatique, etc.). Dans ce dernier cas, ces phénomènes sont liés entre eux et traduisent l'activité tectonique de la Terre. On envisage même, dans certains cas, une combinaison de causes terrestres et extraterrestres qui seraient la cause ultime de l'extinction en masse. Ainsi en est-il de la crise P/T (formation de la Pangée, volcanisme continental des trapps de Sibérie, régression marine, baisse de la salinité et du taux d'oxygène de l'eau de mer, radiations cosmiques). À la fin du Permien, l'essentiel de la vie (85 à 96 p. 100 des espèces marines) périt au cours de ce qui est considéré comme l'extinction en masse la plus importante de tous les temps fossilifères et qui a été qualifié d'« hyper-extinction ». Dans tous les cas, nombreux sont les (paléo)biologistes qui considèrent aujourd'hui que l'évolution de la vie sur Terre est en grande partie gouvernée par ces « catastrophes » terrestres qui, bien entendu, interviennent sans plan prédéfini et ne sont rien d'autres que les manifestations de la tectonique des plaques. Dans ce cas, l'évolution est contingente (chaque événement ayant pu se produire ou non), soumise au hasard. Dans ce contexte, il faut noter l'importance cruciale des datations des différents événements invoqués (extinctions de taxons, impacts, volcanisme, etc.), parce que c'est la séquence temporelle de ces événements qui conduit à proposer des scénarios plus ou moins crédibles d'extinctions. L'illustration d'une telle séquence d'événements est fournie par la crise P/T avec la découverte en 2006, sous l'inlandsis en Antarctique (Terre de Wilkes), de la trace d'un cratère météoritique géant de 500 kilomètres de diamètre qui serait à mettre en relation avec l'initialisation de la fragmentation du Gondwana et l'extinction de la fin du Permien ; une telle hypothèse a déjà été avancée dans les années 1990.

C'est John Sepkoski (1948-1999), un paléobiologiste américain, qui, en se fondant sur une banque de données de plus de 5 000 familles d'organismes marins fossiles, a défini les « faunes évolutives cambrienne, paléozoïque et moderne » qui correspondent à des ensembles d'organismes ayant occupé des niches écologiques différentes. Sur ces courbes (fig. 3), on distingue les événements de biodiversification du Cambrien et de l'Ordovicien qui sont suivis d'une période où le nombre d'espèces est plus ou moins constant (courbe plate) à l'exception des trois phases d'extinction : à la fin de l'Ordovicien, du Dévonien et du Permien. La faune cambrienne est constituée d'un grand nombre d'invertébrés, parmi lesquels les trilobites, apparus au début du Cambrien. Elle fait son apparition au Néoprotérozoïque tardif (Édiacarien), et sa diversification massive est due à l'apparition des tests (coquilles) minéralisés : c'est l'« explosion cambrienne ». Sa diversité plafonne à environ 100 familles. Les chaînes alimentaires sont fondées sur les limivores. Les récifs étaient construits par les archéocyathes. Cependant, la découverte de sites fossilifères d'une conservation exceptionnelle, les *Fossil-Lagerstätten*, du Cambrien (Sirius Passet au Groenland ; Kaili et Chengjiang en Chine ; Burgess Pass au Canada ; Formation Wheeler aux États-Unis), a montré que la biosphère était en fait beaucoup plus complexe. Le plancton marin comprenait des acritarches apparus au Protérozoïque, des radiolaires et des graptolites. La faune cambrienne a commencé à décliner à l'Ordovicien, avec une forte réduction de ses espèces lors de la crise hirnantiennienne (fin de l'Ordovicien), pour finir

par disparaître à la fin du Permien. La faune paléozoïque comprend essentiellement des invertébrés (trilobites, crinoïdes, bivalves, vers, etc.) et les premiers vertébrés ossifiés (ostracodermes, placodermes, premiers poissons osseux). Elle s'est mise en place au cours du Cambrien et du début de l'Ordovicien, avec notamment des trilobites limivores. Elle incluait des organismes filtreurs et du macrozooplancton qui ont occupé des niches épibenthiques plus nombreuses que celles de la faune cambrienne. Sa diversité s'est beaucoup développée au cours de l'Ordovicien avec une pression accrue des formes prédatrices. Elle a survécu aux extinctions de la fin de l'Ordovicien et du Dévonien supérieur, mais a beaucoup diminué à la fin du Permien. C'est au sein de cette faune que s'est réalisée la terrestrialisation à différents moments du Paléozoïque : Ordovicien pour les plantes (connues par des tétrades de spores et des phytodébris), au moins Silurien voire plus ancien (Ordovicien ou même Cambrien) pour les invertébrés (oligochètes, arthropodes, gastropodes), Dévonien supérieur pour les vertébrés. La faune moderne est constituée d'invertébrés (gastropodes, bivalves, bryozoaires, vers, échinodermes, etc.) et de vertébrés (poissons osseux et cartilagineux). Apparue elle aussi au Cambrien, c'est celle qui s'est le plus diversifiée au cours du Phanérozoïque avec plus de 600 familles. Elle comprend une grande variété de consommateurs primaires, répartis tant au-dessus que dans le sédiment des fonds marins, avec une palette large de prédateurs. Elle a subi comme les deux autres faunes évolutives la crise fini-permienne, mais c'est elle qui a le mieux récupéré et a réalisé une véritable radiation adaptative jusqu'à l'actuel, en étant perturbée mais pas vraiment affectée par la crise fini-crétacée. D'autres études écologiques plus récentes, fondées sur une banque de données plus complète, à des rangs taxonomiques différents (ordres ou genres), ont confirmé ce schéma général pour les organismes marins. Les plantes terrestres montrent un patron de diversification ressemblant à celui des organismes marins, mais décalé dans le temps (vers le plus récent) : apparition à l'Ordovicien, faible diversité au Paléozoïque moyen, biodiversification suivie d'une période calme au Paléozoïque supérieur, crise fini-permienne (avec, après le Paléozoïque, une récupération triasique suivie d'une diversification tout au long du Méso-Cénozoïque). En revanche, les tétrapodes non marins montrent un schéma différent, de type exponentiel, avec une diversité faible du Dévonien au Crétacé, suivie d'un très fort développement jusqu'à plus de 300 familles au cours du Cénozoïque. Quant aux Insectes, apparus au Dévonien, ils montrent deux pics modestes de diversité au Carbonifère et au Permien suivis de la crise fini-permienne, puis une diversification exponentielle tout au long des ères suivantes.

Toutes ces études élaborées à partir de banques de données de très grande taille (en termes de nombre de taxons traités) ont mis en évidence les grandes tendances de l'évolution de la biodiversité suivant un schéma qui paraît assez stable après un quart de siècle de travail. Ce qui en ressort, c'est que les causes de ces tendances évolutives et des événements de transition ne sont pas encore comprises ; que chaque unité biogéographique, avec son histoire géologique propre, présente des patrons de diversité différents de ceux de ses voisines ; que le rôle de l'environnement est fondamental dans cette histoire (comme l'avait parfaitement pressenti et expliqué Charles Darwin dans sa théorie de l'origine des espèces en 1859).

6 Foisonnement des organismes fossiles

À la suite des diverses études de phylogénie morphologique et moléculaire menées depuis les années 1970, il est devenu classique de diviser le monde vivant en trois groupes de rang supérieur (« domaines ») : les eubactéries (Eubacteria) ; les archées (Archaea) ; et les eucaryotes (Eucarya),

De haut en bas : « *Annularia* », *Sphénopside* montrant les verticilles de feuilles qui donnent à la tige une apparence articulée ; « *Sigillaria* », *Lycopside* dont le fragment d'écorce montre les cicatrices foliaires ; *Lepidodendron* (id.), où les cicatrices sont en forme de losange ; « *Sphenopteris* », *Fougère* herbacée dont l'aspect se rencontre dans plusieurs genres très différents ; « *Mariopteris* », *Ptéridospermée* dont les feuilles rappellent celles des *Fougères* (G. Termier).



PALÉOZOÏQUE



Les Fusulines sont des Foraminifères géants du Carbonifère Permien. Cet échantillon (X 50) provient de l'extrême sud de la Tunisie (djebel Tebaga). Il est sectionné dans un plan très proche de l'axe et permet de voir en coupe l'enroulement de la muraille et la texture des cloisons (G. Termier).

parmi lesquels on distingue quatre « règnes » : les protistes ou protoctistes (Protista ou Protoctista), les champignons (Fungi), les plantes (Plantae) et les animaux ou métazoaires (Animalia ou Metazoa). Nous n'aborderons ici que le groupe des eucaryotes. Pour les bactéries (Eubacteria et Archaea), dont les plus anciennes correspondraient à des structures stromatolitiques datées entre — 3 500 et — 3 200 Ma (ce qui fait encore l'objet de débats scientifiques animés, certains réfutant ces structures en tant que traces de vie avérées), leur diversité familiale n'a en général pas changé depuis

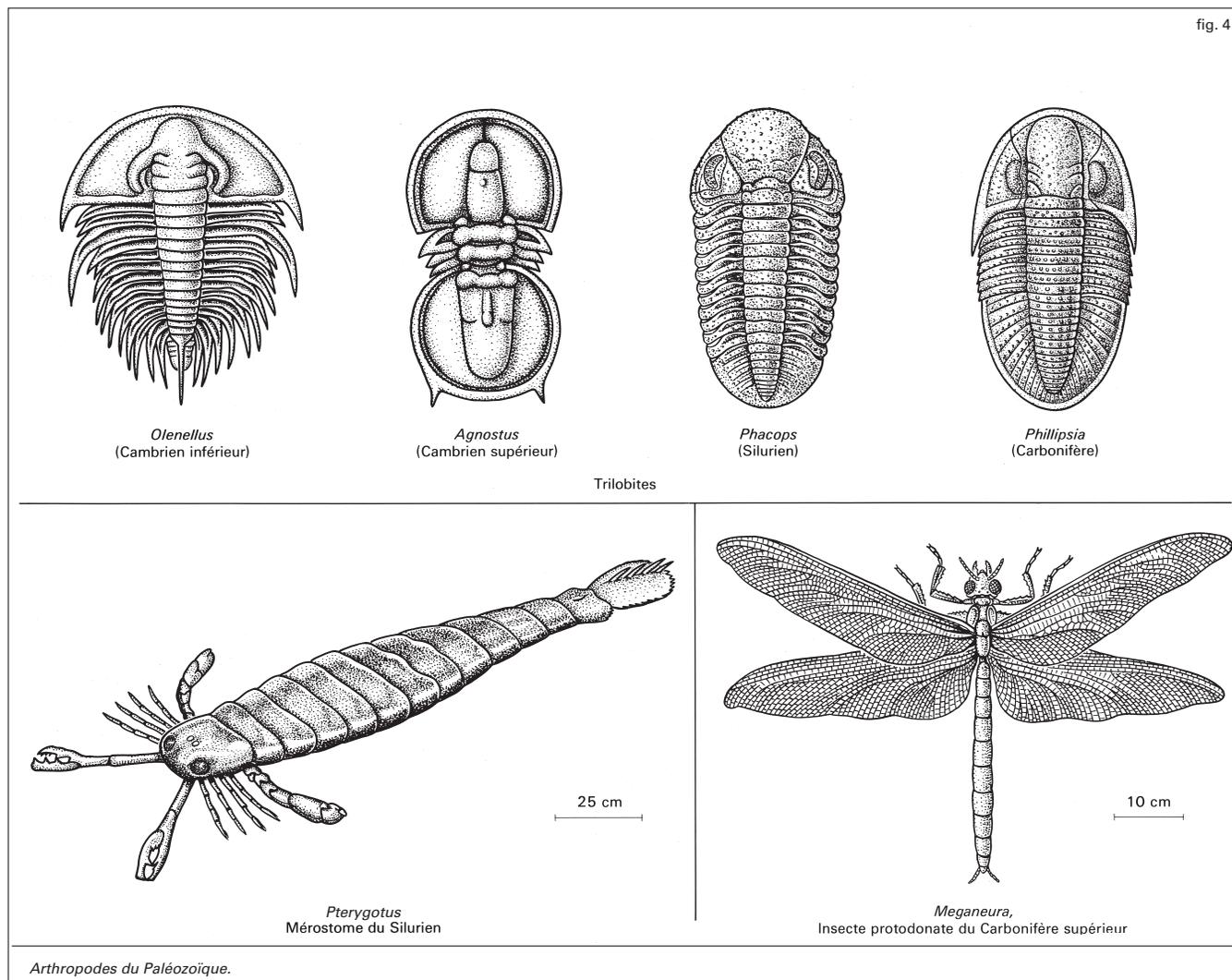
le Protérozoïque. Cela n'empêche pas que les bactéries (et les virus) constituent de nos jours l'essentiel de la biomasse à l'échelle globale.

• Les protistes ou protoctistes (eucaryotes basaux)

Ce groupe est typiquement paraphylétique, c'est-à-dire qu'il est défini par exclusion : ses représentants ne sont ni des animaux, ni des plantes, ni des champignons, ni des bactéries. Il s'agit d'eucaryotes basaux, c'est-à-dire des algues à cellules nucléées, des flagellés, des protozoaires, etc. Ce sont presque tous des organismes unicellulaires à noyau, mais certains d'entre eux présentent une organisation multicellulaire différente de celle des autres eucaryotes (par exemple certains ciliés, des euglènes, des chrysophytes et des diatomées), d'où le concept de protoctistes pour réunir les protistes unicellulaires et les protistes multicellulaires. Ils sont aquatiques (marins, dulcicoles ou parasites). Au Paléozoïque, le plancton marin comprend les acritarches, un groupe correspondant vraisemblablement à un amalgame d'organites et d'organismes d'affinités biologiques variées (animale, végétale ou protiste). Apparus vers — 2 200 Ma en Sibérie (si le site d'Ikabijsk est correctement daté), ils sont préservés à cause de leur paroi organique en sporopollénine (un polymère naturel lipidique constituant la paroi des pollens et des spores). Leur biodiversité au Paléozoïque est

très mal connue du fait d'une taxonomie non stabilisée, de datations trop imprécises et d'une disparité des données entre les diverses masses paléoc Continentales. Les acritarches seraient au moins en partie phylogénétiquement apparentés aux dinoflagellés et correspondraient au moins en partie à des kystes d'organismes (pas encore identifiés). Ils sont classiquement utilisés en biostratigraphie, en particulier au Paléozoïque inférieur. Les chitinozoaires sont un autre groupe d'affinités biologiques incertaines, souvent considérés aujourd'hui comme les œufs de métazoaires marins à corps mous. Ces microfossiles en forme de petites bouteilles à paroi organique apparaissent à l'Ordovicien et disparaissent à la fin du Dévonien. Ils sont très utiles en biostratigraphie des faciès schisteux (argilites, siltites).

Les deux autres groupes importants de protistes au Paléozoïque sont les radiolaires et les foraminifères. Les radiolaires sont des actinopodes marins à endosquelette siliceux faisant partie du plancton. Ils sont apparus au Cambrien et ont persisté jusqu'à aujourd'hui. Ils sont classiquement associés à des faciès marins profonds (radiolarites et roches équivalentes), mais ils existent dans tous les environnements jusqu'à ceux de la province néritique. Leur valeur en biostratigraphie est meilleure dans le Carbonifère-Permien où leur diversité familiale est la plus forte pour le Paléozoïque. Les accumulations de radiolaires dans certains échantillons de roches sont souvent le



résultat du dépôt de pelotes fécales (ayant permis leur préservation) où l'on trouve parfois d'autres micro-organismes, des tintinnoidiens et des chrysophytes. Les foraminifères, quant à eux, sont des organismes unicellulaires à test organique, calcaire ou agglutiné, dont l'importance en biostratigraphie a été reconnue dès le XIX^e siècle par Alcide d'Orbigny. Ils apparaissent au Cambrien. Tous les foraminifères paléozoïques sont benthiques. Ils montrent deux épisodes importants de biodiversification au Dévonien et au Carbonifère. C'est au Carbonifère-Permien qu'ils sont le plus utilisés en biostratigraphie (notamment les fusulines).

• les algues

Les analyses phylogénétiques modernes ont montré qu'il s'agit là aussi d'un groupe paraphylétique qui rassemble des organismes unicellulaires et pluricellulaires. Les algues se trouvent ainsi réparties entre divers clades basaux des eucaryotes (parmi elles, les algues rouges dont les algues calcaires) et divers clades basaux des chlorobiontes (les algues vertes). Les algues seraient apparues avant le Paléozoïque, au Protérozoïque (Riphéen, soit entre — 1 400 et — 800 Ma). Toutefois, des travaux publiés en 2006 font remonter leur origine vers — 2 000 Ma, au Paléoprotérozoïque. Elles se diversifient principalement au Dévonien. Souvent associées aux foraminifères, elles sont utilisées en paléoécologie des faciès carbonatés.

• Les plantes (Plantae)

Le reste le plus ancien qui ait été attribué à une plante est *Aldanophyton* du Cambrien de Sibérie, mais il est douteux. De ce fait, les restes les plus anciens qui sont reconnus aujourd'hui comme appartenant aux plantes sont des microfossiles dispersés (des cryptospores, une catégorie particulière de spores, et des phytodébris) interprétés comme provenant d'embryophytes (bryophytes ou trachéophytes). Ils sont datés de l'Ordovicien moyen (entre — 470 et — 460 Ma). Quelques microfossiles ressemblant à des cryptospores ont été signalés dans le Cambrien, mais ne sont pas confirmés à ce jour. Les plus anciens macrofossiles de plantes datent du Silurien. C'est au Silurien-Dévonien que s'est développée la végétation terrestre avec son corollaire, le développement des sols. Si le taux de CO₂ atmosphérique était considérablement plus élevé au Paléozoïque inférieur qu'aujourd'hui (jusqu'à 20 fois pour certains), il a chuté au Paléozoïque moyen, l'augmentation d'acidité des sols étant responsable de cette chute. Ce développement des sols a entraîné celui de nouveaux environnements pour les animaux. Un autre processus d'importance capitale est intervenu au cours du Dévonien, le passage de l'homosporie (où les sporanges renferment des spores de taille identique) à l'hétérosporie (avec des spores de taille différente) qui a abouti au développement de la graine. Ce processus est considéré comme l'événement le plus efficace dans la mise en place d'un système de reproduction sexuée et, donc, le plus important pour l'évolution des plantes à graines (spermatophytes). Les graines les plus anciennes sont datées du Dévonien supérieur (Famennien), et *Runcaria*, un mégasporange du Dévonien moyen (Givétien) de Belgique, est présenté comme un précurseur de la graine. La suite de l'évolution des flores terrestres concerne notamment l'apparition des premières forêts au Dévonien supérieur dans les régions équatoriales de Laurentia avec la formation des premiers dépôts de charbons dans les zones de marais tropicaux (Arctique cana-

dien, Groenland, Scandinavie), suivie du développement important des forêts pluviales au Carbonifère avec la formation des énormes dépôts de charbons pennsylvaniens le long de la ceinture équatoriale de la Pangée (« flore euraméricaine » des États-Unis, d'Europe occidentale et centrale et de Russie). Au même moment, se met en place la « flore à *Glossopteris* » sur le Gondwana soumis à une glaciation. Au Permien, un climat beaucoup plus sec s'installe d'ouest en est sur la partie nord de la Pangée, ce qui a entraîné l'évolution des flores terrestres. Cet assèchement n'a atteint la Chine qu'à la fin du Permien de sorte que celle-ci a connu des conditions climatiques chaudes et humides durant le Carbonifère supérieur et le Permien, ainsi que le développement d'une « flore à *Gigantopteris* ». Toutes ces plantes ont produit des quantités gigantesques de spores dispersées qui, en raison de la nature chimique résistante de leur paroi en sporopollénine, ont été préservées dans les sédiments paléozoïques terrestres et marins. Cette vaste dispersion en fait d'excellents fossiles stratigraphiques, notamment pour les corrélations entre faciès marins et non marins, qui ont été et sont encore beaucoup utilisés par l'industrie pétrolière dans la prospection de nouveaux gisements.

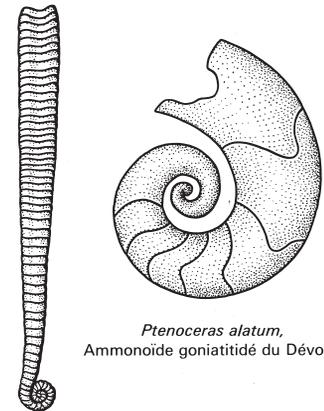
• Les champignons (Fungi)

Certaines analyses de phylogénie moléculaire font remonter la divergence entre les deux groupes de champignons qui sont les basidiomycètes et les ascomycètes aux environs de — 1 200 Ma, ce qui repousse l'origine des champignons vers — 1 500 Ma. Jusqu'à récemment, les plus anciens restes attribuables à des champignons remontaient à — 750 Ma (Néoprotérozoïque), mais ils ne convainquaient pas tous les spécialistes. De ce fait, les plus vieux champignons reconnus étaient des saprolégniales (oomycètes, parfois classés au sein des eucaryotes basaux) datés du Silurien. Cependant, des travaux publiés en 2005 rapportent l'existence d'acritarches du genre *Tappania*, interprété comme un champignon probable, dans le Néoprotérozoïque ancien du Canada et le Mésoprotérozoïque d'Australie (entre — 1 400 et — 800 Ma environ). La diversité familiale des champignons reste faible tout au long du Paléozoïque mais cela est probablement dû à la difficulté d'identifier leurs restes fossiles. Les premières traces de divers modes d'interactions entre champignons et autres organismes (saprophytisme, parasitisme, mutualisme, mycorrhizes, etc.) apparaissent progressivement au cours du Dévonien et du Carbonifère, mais ces traces sont toujours difficiles à interpréter. Ainsi un lichen possible a été décrit dans le Fossil-Lagerstätte de Rhynie (Écosse), daté de l'Emsien soit vers — 400 Ma.

• Les animaux (Animalia)

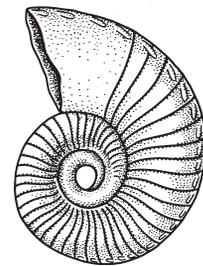
La plupart des taxons d'animaux sont connus dès la fin du Protérozoïque : dans l'Édiacarien, au sein des faunes dites d'Édiacara ou faunes vendiennes, datées vers — 575 à — 545 Ma, et dans des sites chinois plus anciens comme celui de Doushantuo daté à — 628 Ma. Ils sont représentés par des restes macroscopiques, des traces d'activité, voire même des embryons. La plupart des analyses de phylogénie, tant morphologique que moléculaire, ont confirmé que les animaux constituent un groupe monophylétique. C'est la combinaison de ce résultat avec la datation minimale du début de chacun des taxons d'animaux qui conduit à l'hypothèse

fig. 5

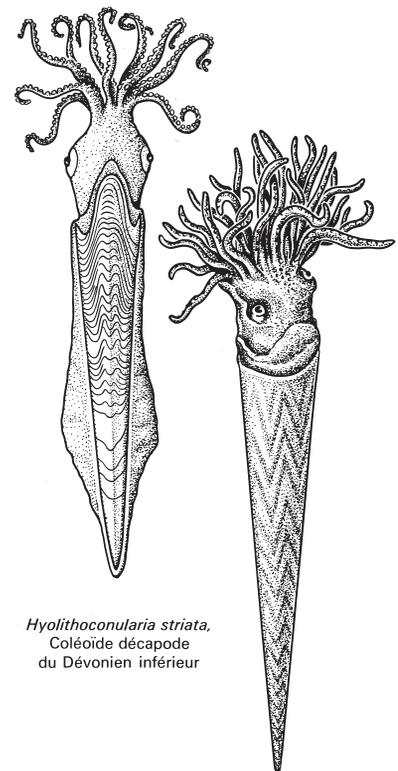


Ptenoceras alatum,
Ammonoïde goniatitid du Dévonien

Lituites lituus,
Nautiloïde de l'Ordovicien



Titanoceras ponderosum,
Ammonoïde goniatitid du Carbonifère



Hyolithoconularia striata,
Coléoïde décapode
du Dévonien inférieur

Orthoceras pellucidum,
Nautiloïde du Silurien

Céphalopodes du Paléozoïque.

PALÉOZOÏQUE

que presque tous sont apparus avant le début du Paléozoïque. Donc, si « explosion cambrienne » il y a eu, elle date d'avant le Cambrien !

Les taxons basaux d'animaux (porifères ou éponges, cnidaires ou coraux, cténares) existent depuis l'Édiacarien. Ils se développent tout au long du Paléozoïque en participant notamment à la construction de récifs, de préférence aux périodes les plus chaudes du Silurien et du Dévonien. C'est à ce moment que s'épanouissent, parmi les cnidaires, les tabulés et les rugueux qui subissent un renouvellement très important à la suite des deux extinctions du Dévonien supérieur (la crise F/F et l'extinction fini-dévonienne, aux environs de la limite Dévonien-Carbonifère). Les récifs coralliens du Carbonifère et du Permien sont composés de tabulés et rugueux différents de ceux du Dévonien. Ils disparaissent à la crise fini-permienne. Parmi les cnidaires, citons aussi les archéocyathes, des constructeurs de récifs particulièrement diversifiés au Cambrien inférieur et disparus à la fin du Cambrien. Quant aux stromatopores (à ne pas confondre avec les stromatolites), des constructeurs de récifs apparus à l'Ordovicien et disparus à la fin du Dévonien, leur parenté phylogénétique n'est pas encore définitivement établie même si certains auteurs les classent parmi les porifères. On rencontre couramment des stromatopores, associés aux coraux dans les récifs du Silurien et du Dévonien (Boulonnais, Ardenne, Arctique canadien et russe, Australie...).

La majorité des autres animaux est regroupée dans un grand taxon monophylétique appelé bilatéraux avec deux groupes frères : les protostomiens et les deutérostomiens. La découverte, sur les sites chinois de Doushantuo de deux types d'embryons de bilatéraux, l'un proche de la larve trochophore (typique des annélides, des

mollusques et des rotifères, groupes appartenant aux protostomiens) et l'autre de la larve tornaria (typique des entéropeustes ou hémichordés, qui sont des deutérostomiens), prouve l'existence à la fois des protostomiens et des deutérostomiens au moins dès l'Édiacarien.

· Les protostomiens

Dans les classifications modernes, les protostomiens se répartissent entre deux groupes frères : les ecdysozoaires et les lophotrochozoaires.

Les ecdysozoaires comprennent un certain nombre de vers (parmi lesquels les nématodes ou « vers ronds », et les priapulins ou « vers pénis ») et les arthropodes. Le registre fossile des vers ecdysozoaires est très pauvre avec, en ce qui concerne le Paléozoïque, seulement quelques représentants dans des Fossil-Lagerstätten du Cambrien et du Carbonifère.

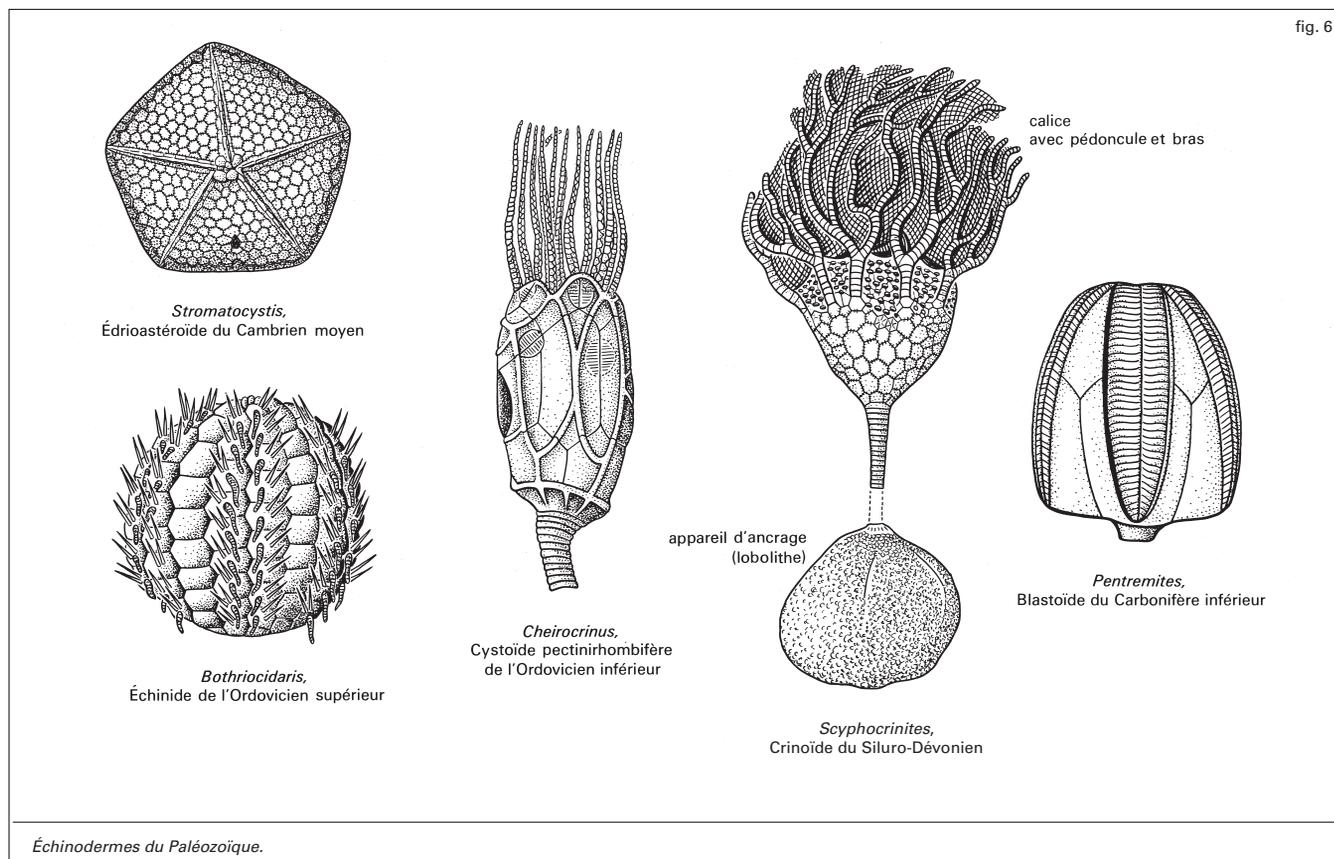
Les arthropodes, les plus diversifiés des animaux actuels, l'étaient déjà au Paléozoïque. Ils sont, à cette époque, essentiellement représentés par les trilobites qui peuvent être considérés comme l'« emblème » du Paléozoïque (fig. 4). Connus depuis le Cambrien inférieur, avec peut-être des précurseurs au Néoprotérozoïque, en particulier au sein des faunes d'Ediacara, leur diversité est maximale au Cambrien supérieur-Ordovicien inférieur. Ils s'éteignent à la fin du Permien après un très lent déclin entamé dès le Silurien. Ils sont caractérisés par un exosquelette divisé, tant longitudinalement que transversalement, en trois parties d'où leur nom signifiant trois lobes. L'extraordinaire variété des formes correspondant à autant d'adaptations différentes, depuis des individus minuscules (y compris des stades larvaires) jusqu'à des

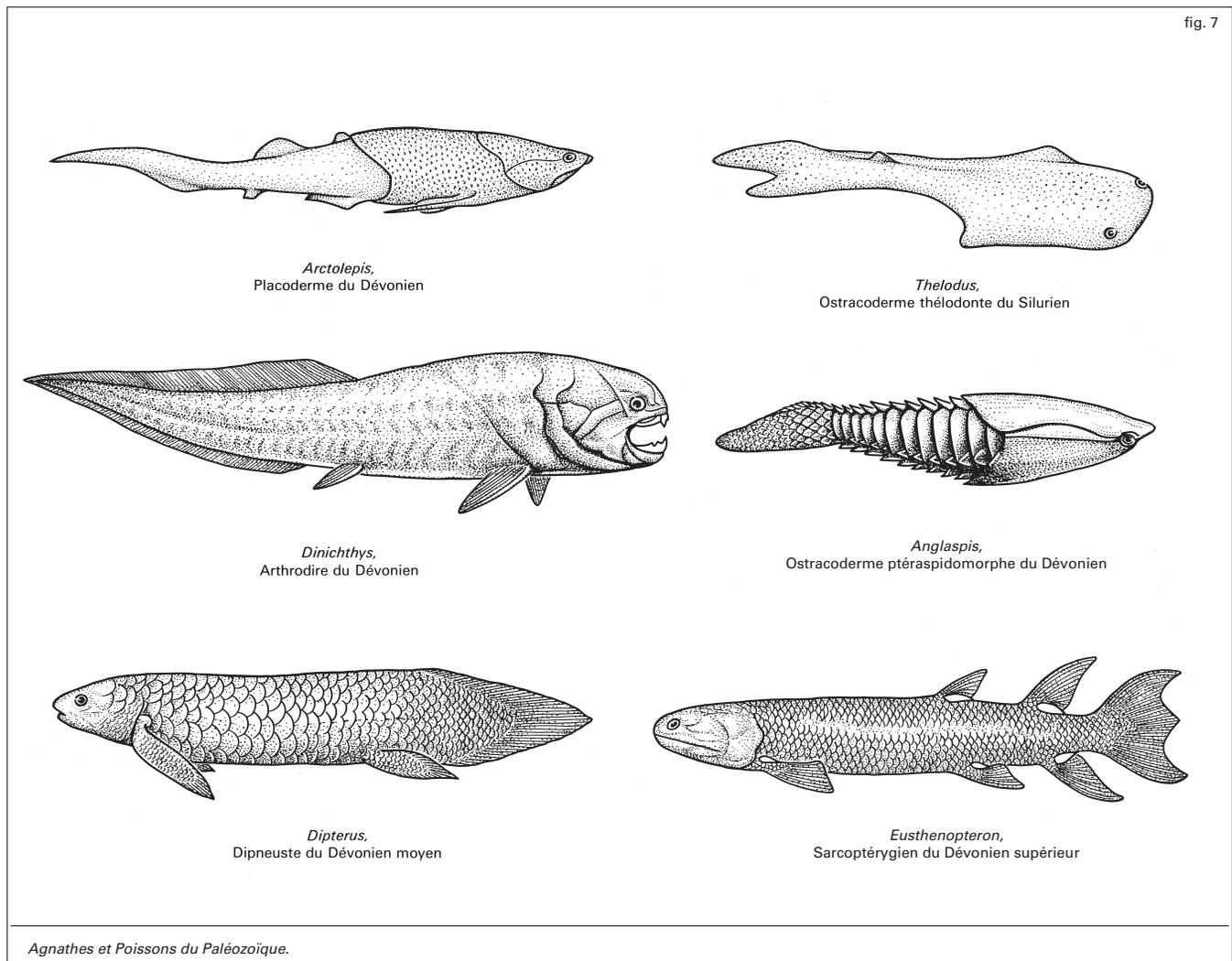


Spirifer, Brachiopode du Dévonien moyen des monts de Sainte-Croix, en Pologne (G. Termier).

formes géantes, a eu et a encore un autre effet, négatif : le pillage des sites fossilifères à trilobites dans un but souvent mercantile.

En dehors des trilobites, les arthropodes sont représentés au Paléozoïque par une grande quantité d'organismes. Les chélicéroriformes (parmi lesquels les arachnides) sont connus dès le Cambrien. Parmi eux, les plus anciennes formes terrestres sont des arachnides d'âge silurien (scorpions et pulmonés). Les mandibulés ou antennates (myriapodes, crustacés, hexapodes, euthycarinoïdes, etc.) remontent au Cambrien. Parmi eux, les plus anciennes formes terrestres étaient considérées comme étant d'âge silurien terminal (myriapodes ; les crustacés étant alors presque tous aquatiques). Cependant, un article paru en 2002 a décrit des pistes fossiles dans des grès d'origine éolienne, déposés en milieu continental et datés du Cambrien terminal ou du début de l'Ordovicien, qui auraient été laissées par des arthropodes amphibiens de grande taille, probablement des euthycarinoïdes. Ces traces correspondraient ainsi à la plus ancienne preuve d'activité animale





subaérienne. Une mention particulière doit être faite des ostracodes qui sont des petits crustacés dont le corps est enfermé dans une coquille bivalve chitineuse ou calcaire qui se fossilise bien. Les plus anciens d'entre eux sont connus dès le Cambrien par des taxons basaux qui ne survivent pas à l'extinction fini-cambrienne. Ils réalisent une radiation adaptative à l'Ordovicien et subissent les crises fini-ordovicienne, fini-dévonienne et fini-permienne, mais sans s'éteindre (puisqu'ils existent encore aujourd'hui). Leurs fossiles, généralement de petite taille (en moyenne de 0,5 à 3 mm de long, mais certaines espèces atteignent 3 cm), sont nombreux tout au long de l'échelle stratigraphique. Ils sont très utilisés tant en biostratigraphie qu'en analyse paléoenvironnementale.

Les hexapodes – représentés par des taxons basaux (dont les collemboles) et les insectes – sont connus à l'état fossile à partir du Dévonien inférieur, notamment dans le Fossil-Lagerstätte de Rhynie, en Écosse, qui renferme *Rhyniella*, le plus vieux collembole, et *Rhyniognatha*, l'insecte le plus vieux. D'autres formes primitives, des archéognathes probables, sont connus dans le Fossil-Lagerstätte du Dévonien moyen de Gilboa (États-Unis). Les insectes peuvent être considérés comme un véritable succès de l'évolution avec une diversité actuelle évaluée entre 3 et 30 millions d'espèces. On reconnaît trois périodes clés dans l'évolution des insectes, dont deux ont eu lieu au Paléozoïque : l'« invention » de l'aile et du

vol au Carbonifère inférieur (ce qui leur a permis d'échapper aux prédateurs terrestres et de coloniser des milieux nouveaux nombreux) ; l'apparition du stade nymphal au Permo-Trias (dont la chrysalide pour les espèces à métamorphose complète, ce qui, entre autres, leur a permis de traverser les périodes peu favorables, sèches, du Permo-Trias) ; la troisième période étant la pollinisation au cours de l'ère mésozoïque (Crétacé) avec l'arrivée des insectes sociaux. Les premières entomofaunes riches et diverses apparaissent au Carbonifère supérieur dans les forêts pluviales équatoriales. C'est à cette époque qu'elles ont commencé à dominer les faunes d'arthropodes et cette domination s'est affirmée jusqu'à aujourd'hui. La plupart de ces insectes sont de dimensions comparables à celles des espèces d'aujourd'hui (entre 5 et 10 mm de longueur), mais quelques formes géantes existaient telles que *Meganeura* avec ses 70 cm d'envergure. Ce gigantisme de formes aériennes a été mis en relation avec le haut niveau d'oxygène atmosphérique du Paléozoïque supérieur, couplé à un bas niveau de CO₂. Après deux pics de diversité au Carbonifère et au Permien, les insectes subissent la crise fini-permienne, puis une diversification exponentielle tout au long du Mésozoïque et du Cénozoïque.

Comme les ecdysozoaires, les lophotrochozoaires comportent un certain nombre de groupes de vers (parmi lesquels les plathelminthes ou « vers plats » et les annélides). Le registre fossile de ces vers au

Paléozoïque, à l'exception de celui des annélides, est très pauvre. Les annélides, par contre, sont beaucoup mieux connus. Ils sont souvent représentés par des microfossiles chitineux, les scolécodontes, qui sont interprétés comme les mâchoires de polychètes errants. Ces polychètes apparaissent au Cambrien, réalisent une première biodiversification à l'Ordovicien et une autre au Carbonifère. Ils ne semblent pas avoir été sensibles à la crise fini-permienne, du moins au niveau familial. Les autres annélides ont un registre fossile beaucoup plus éparpillé du Cambrien au Permien. Les lophotrochozoaires renferment aussi les lophophoriens (parmi lesquels les bryozoaires et les brachiopodes) et les mollusques. Les bryozoaires, coloniaux et essentiellement marins, participent fréquemment aux constructions récifales. Ils apparaissent à l'Ordovicien inférieur et la plupart s'éteignent au cours du Permien supérieur. Les brachiopodes par contre sont des acteurs très fréquents des communautés marines benthiques du Paléozoïque. Connus dès le Cambrien inférieur, leur diversité semble maximale à l'Ordovicien et ils furent presque tous décimés par l'extinction fini-permienne (mais quelques-uns ont subsisté jusqu'à l'actuel). Facilement récoltés sur le terrain, ce sont d'excellents indicateurs d'âge et d'environnement. Les mollusques sont également présents dès le Cambrien inférieur avec des monoplacophores, des rostroconches et des bivalves (lamellibranches). Très nombreux dans les

PALÉOZOÏQUE

environnements aquatiques (marins et dulcicoles) et terrestres actuels (notamment par la très grande diversité des gastropodes), ils sont beaucoup moins diversifiés au Paléozoïque. Les gastropodes apparaissent au Cambrien supérieur et subissent une forte baisse de diversité au cours du Permo-Trias. Les céphalopodes nautiloïdes (fig. 5), apparus aussi au Cambrien supérieur, sont très diversifiés à l'Ordovicien mais subissent une forte crise à la fin du Dévonien puis du Permien ; les ammonoïdes, très utiles en biostratigraphie, n'apparaissent qu'au Dévonien et effectuent trois radiations adaptatives au cours du Paléozoïque supérieur, toutes suivies d'une crise d'extinction majeure ; les coléoïdes (parmi lesquels les bélemnites) sont peu représentés au Paléozoïque. Les bivalves sont bien diversifiés tout au long du Paléozoïque mais ils sont concurrencés écologiquement par les brachiopodes. Signalons enfin deux groupes strictement paléozoïques d'organismes à coquille externe en forme de cône, considérés comme proches des mollusques : les tentaculites connus de l'Ordovicien à la base du Trias et les hyolithes connus de l'Édiacarien à la fin du Permien avec un maximum de diversité au Cambrien inférieur.

• Les deutérostomiens

Au sein des bilatéraux, les deutérostomiens comprennent les échinodermes, les hémichordés et les chordés.

Les Échinodermes sont connus dès le Cambrien inférieur (fig. 6). Ils présentent de nombreux taxons paléozoïques éteints. Ils effectuent une radiation adaptative importante à l'Ordovicien (avec en particulier les blastoïdes, cystoïdes, crinoïdes, astéroïdes,



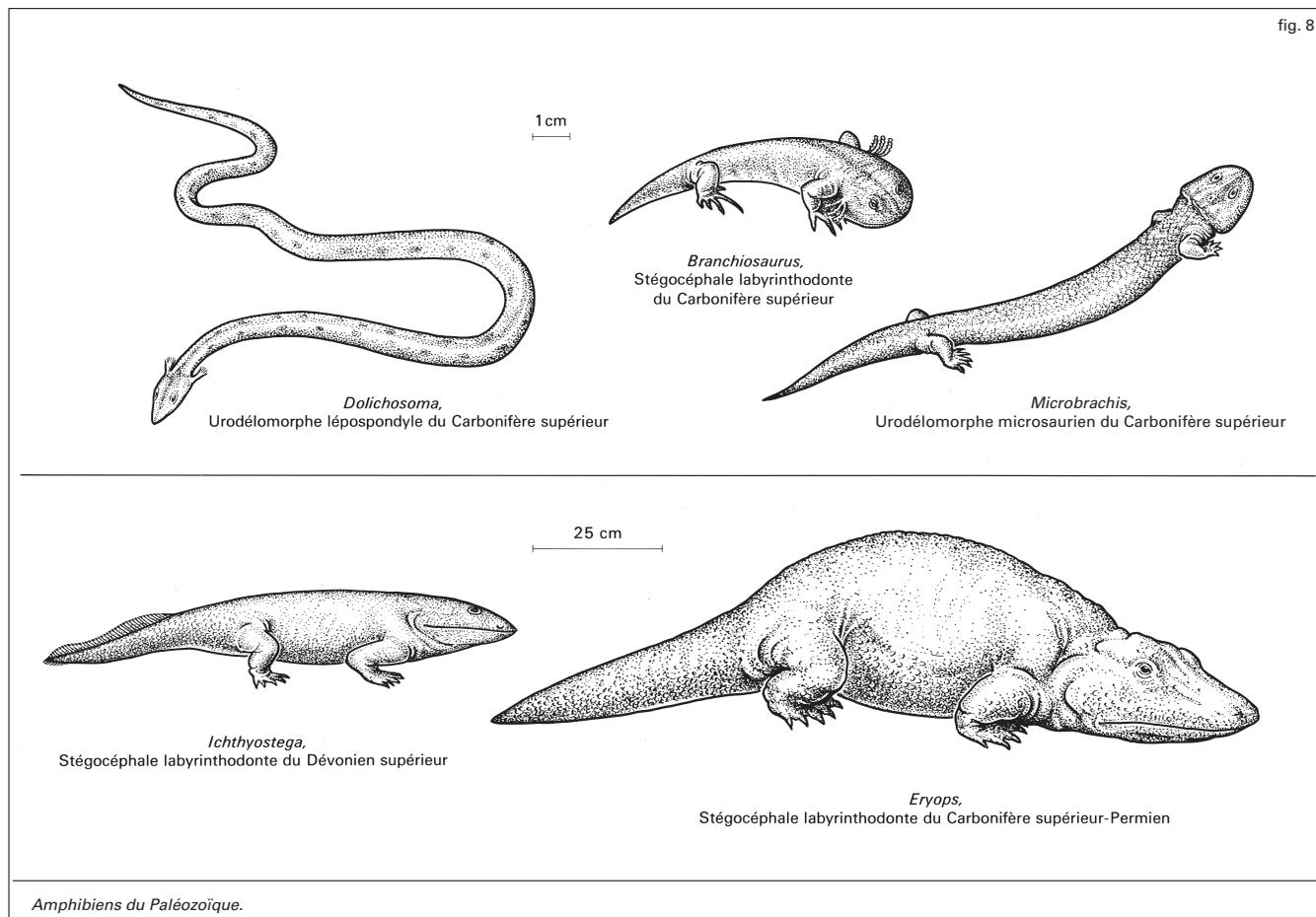
« Tiktaalik », daté du Dévonien supérieur (environ - 380 Ma), se présente comme une sorte de poisson-alligator doté de nageoires charnues et d'un corps mesurant environ 1 mètre de longueur. Aux yeux des paléontologues, il apparaît comme le poisson le plus proche des premiers tétrapodes (T. Daeschler/ Nature/ AFP).

holothuries, échinoïdes, ophiures), mais la plupart de leurs représentants s'éteignent avec le Permien, à l'exception des crinoïdes articulés, des astéroïdes, des holothuries, des échinoïdes et des ophiures qui subsistent jusqu'à l'actuel.

Les hémichordés correspondent à un petit groupe d'organismes vermiformes marins fouisseurs (entéropeustes et ptérobanches), d'une part, et aux graptolites uniquement fossiles, d'autre part. Si les entéropeustes n'ont pas de représentant connu au Paléozoïque, par contre les ptérobanches sont connus dès le Cambrien. Les graptolites, des organismes marins coloniaux typiques des

faciès schisteux foncés, sont connus du Cambrien supérieur au Carbonifère inférieur avec un maximum de diversité à l'Ordovicien. Ils sont particulièrement utiles en biostratigraphie de l'Ordovicien et du Silurien.

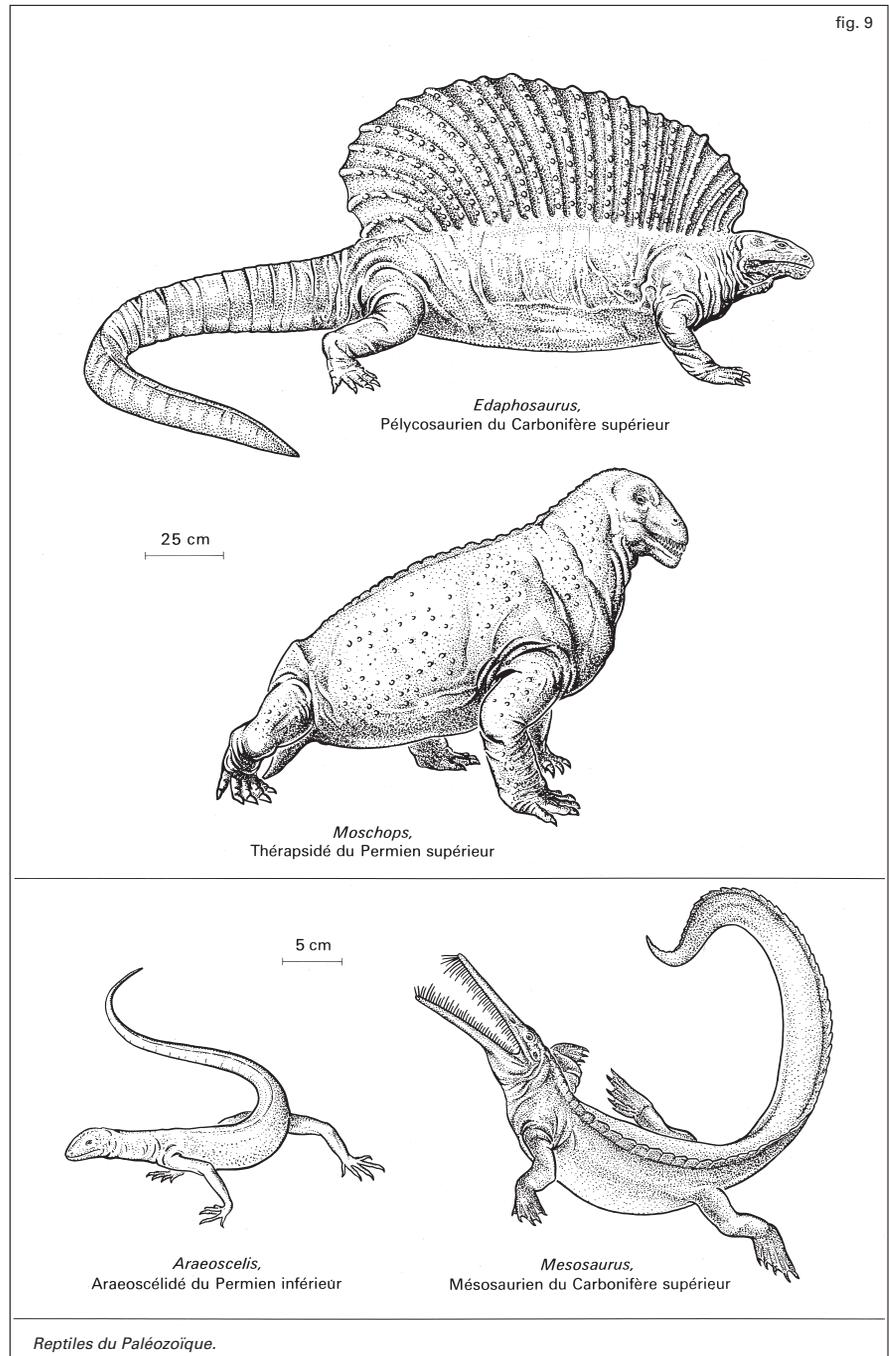
Une mention particulière doit être faite des conodontes qui, pour certains auteurs, sont des chordés basaux, mais des vertébrés pour d'autres. Ils sont présents soit sous la forme de pièces phosphatées microscopiques en forme de dents, de peignes ou de râpes, soit sous celle d'assemblages de ces pièces (apparatus). Ils fondent l'essentiel de l'échelle stratigraphique standard du Dévo-



nien et d'une partie du Carbonifère. Les plus anciens conodontes datent du Cambrien moyen. Ils disparaissent au Trias supérieur. Les conodontes étant constitués de fluorophosphate de calcium (apatite), ils sont sensibles à la température et changent de couleur en fonction de l'enfouissement subi par la roche sédimentaire qui les renferme. Ils sont donc utilisés comme indicateurs d'altération thermique, ce qui en fait un outil apprécié en exploration pétrolière.

L'enregistrement fossile des chordés basaux, tuniciers (ascidies) et céphalochordés (acraïens), est rare. Les tuniciers sont connus dès le Cambrien inférieur jusqu'à l'actuel. On peut donc s'attendre à en trouver dès le Précambrien supérieur, une hypothèse confortée par quelques études de phylogénie moléculaire. Les fossiles de céphalochordés sont encore plus rares. Le plus ancien supposé serait *Pikaia*, du Fossil-Lagerstätte de Burgess (Canada), qui néanmoins n'a pas encore été décrit en détail et pourrait même ne pas être un chordé du tout ; *Cathaymyrus*, un organisme ressemblant à *Pikaia*, a été décrit dans le Fossil-Lagerstätte de Chengjiang (Chine). La seule autre attribution à un céphalochordé paléozoïque semble être *Palaeobranchiostoma* du Permien inférieur d'Afrique du Sud.

Aujourd'hui, le vertébré le plus ancien serait *Haikouichthys* (synonyme de *Myllokunmingia*) du Fossil-Lagerstätte de Chengjiang (Cambrien inférieur). Par contre *Yunnanozoon*, de même origine, également attribué à un vertébré basal par certains auteurs, mais à un hémichordé par d'autres, serait en fait un animal porteur de sclérites non apparenté aux vertébrés ; et *Haikouella*, également originaire de Chengjiang et interprété comme un vertébré basal, est morphologiquement proche de *Yunnanozoon*. Les vertébrés ossifiés les plus anciens (ostracodermes) datent peut-être du Cambrien terminal et certainement de l'Ordovicien inférieur avec en particulier les ptéraspidomorphes arandaspides qui ont colonisé les eaux côtières chaudes du Gondwana à l'Ordovicien (Australie, Bolivie, Argentine, Oman). Toutes ces premières formes de vertébrés sont dépourvues de mâchoires (agnathes) et elles sont aquatiques (fig. 7), les formes à mâchoires (gnathostomes) apparaissant à l'Ordovicien supérieur sur le continent Laurentia (chondrichthyens, acanthodiens ?, etc.). L'évolution de la biodiversité des vertébrés peut très schématiquement être résumée en trois étapes : au Paléozoïque inférieur, première radiation adaptative suivie peut-être d'une crise fini-ordovicienne ; au Paléozoïque moyen, diversification dans les environnements marins à continentaux, suivie de la crise F/F ; au Paléozoïque supérieur, diversification des chondrichthyens (poissons cartilagineux) et des ostéichthyens (poissons osseux : actinoptérygiens à nageoires rayonnées et sarcoptérygiens à nageoires charnues, y compris les tétrapodes qui sont dérivés des sarcoptérygiens) jusqu'à la crise P/T. Un pic de biodiversité est atteint au Frasnien (Dévonien supérieur) quand dominent les placodermes (poissons cuirassés) ; c'est à cette période qu'une homogénéisation des faunes est observée à l'échelle mondiale, probablement à cause du Grand Échange dévonien. C'est au Dévonien supérieur que sont apparus les tétrapodes (vertébrés à quatre pattes et à doigts). Le passage du Dévonien au Carbonifère fut un tournant majeur dans l'histoire des vertébrés aquatiques, avec notamment l'extinction des derniers placodermes et la radiation adaptative des chondrichthyens. Chondrichthyens, actinoptérygiens et sarcoptérygiens (notamment les coelacanthes) se diversifient tout au long du Carbonifère, ce



que montre le Fossil-Lagerstätte d'âge namurien de Bear Gulch, au Montana (États-Unis). C'est également pendant le Carbonifère que les tétrapodes deviennent véritablement terrestres et au cours du Carbonifère puis du Permien qu'ils réalisent leurs premières radiations adaptatives (fig. 8 et 9).

7 Importance économique des roches paléozoïques

Parmi les six systèmes constituant le Paléozoïque, le Carbonifère doit son nom aux très importants dépôts de charbons d'Europe occidentale et centrale, datés essentiellement du Carbonifère supérieur (« Houiller » ou Silésien, correspondant à peu près au Pennsylvanien) [fig. 1]. Ces charbons ont été ou sont encore l'objet d'exploitations. En France, elles étaient

situées dans les massifs géologiques anciens (Nord-Pas-de-Calais, Lorraine, Massif central, Briançonnais...). En Europe, on connaît les bassins de Grande-Bretagne, de Belgique, d'Allemagne, de Pologne (dont la Silésie qui a donné son nom au Silésien), de Russie, d'Espagne (une grande partie des exploitations de ces bassins est terminée). Hors d'Europe, citons par exemple les bassins de l'est des États-Unis, dont la Pennsylvanie qui a donné son nom au Pennsylvanien. C'est cette exploitation charbonnière, débutée dès la fin du XVIII^e siècle en France, associée à d'autres facteurs de développement industriel, qui a donné à ces pays leur puissance économique dès le XIX^e siècle. Elle a profondément marqué le paysage urbain et social (corons, chevalets, structures d'entraide, syndicalisme, etc.). La gestion de l'« après-charbon » dans les anciennes régions d'exploitations désormais fermées (Pays-de-Galles, Angleterre,

PALESTINE

France, Belgique, Allemagne...) est un véritable défi tant économique que social et environnemental auquel il a fallu trouver des solutions dès la fin du XX^e siècle.

D'autres hydrocarbures, liquides (pétrole) ou gazeux (gaz naturel), sont connus dans les roches paléozoïques. Citons, par exemple, le bassin de l'ouest du Canada (notamment en Alberta) qui contient de grandes réserves de pétrole et de gaz dont une grande part est attribuable à l'occurrence de roches mères du Dévonien. Dans l'est du Canada, les ressources en hydrocarbures du Nouveau-Brunswick comprennent du charbon, du pétrole, et du gaz naturel, des schistes bitumineux et un bitume solide qui se nomme l'albertite ; elles se trouvent dans le Bassin des Maritimes (Dévonien et Carbonifère tardif). Au Moyen-Orient, on connaît surtout les très importantes réserves de pétrole et de gaz des séries post-paléozoïques, mais le Paléozoïque de cette région a commencé à être prospecté pendant les années 1970, à la suite de la découverte de pétrole en Oman et de gaz dans la Formation du Khuff (Permien supérieur de part et d'autre du golfe Arabo-Persique). Des réserves importantes de pétrole et de gaz ont ainsi été découvertes en Oman, au Qatar et en Arabie Saoudite dans les séries allant de l'Ordovicien au Dévonien. Des séries siliciclastiques à hydrocarbures, d'âge paléozoïque, sont connues depuis le Moyen-Orient à l'est jusqu'au Maroc à l'ouest, en passant par les champs de Tunisie, Lybie et Algérie.

En matière de ressources minières (gîtes métallifères), les chaînes calédoniennes et varisques se comportent différemment, les premières en étant peu pourvues au contraire des secondes, ce qui est lié à la mise en place de massifs granitiques beaucoup plus importants dans les chaînes varisques : Massif central, Massif armoricain, Bohême, massifs varisques des chaînes alpines (Andes, Alpes...).

Du côté des matériaux, les roches paléozoïques ont fourni et fournissent encore de très grandes quantités de grès, marbres, granulats pour la construction et l'industrie. Citons par exemple le massif marbrier du Boulonnais (Pas-de-Calais) avec ses marbres calcaires du Dévonien et du Carbonifère et le massif de l'Ardenne franco-belge depuis ses anciennes ardoisières du Paléozoïque inférieur jusqu'à ses grès, quartzites, schistes, phyllades, calcaires et dolomies du Dévon-Carbonifère. Notons aussi que le « Calcaire carbonifère » (Dinantien-Mississippien), amené à l'émergence, a été karstifié dans de nombreuses régions (France, Belgique, République tchèque...) et est devenu de ce fait une très importante réserve d'eaux souterraines. Il peut également être le lieu d'attractions touristiques (grottes, sites préhistoriques, lacs souterrains, etc.). Citons pour terminer la formation karstique du Parc national de Phong Nha-Ke Bang, au Vietnam, installée dans des roches du Dévonien et classée au Patrimoine mondial de l'U.N.E.S.C.O. ; elle s'étend jusqu'à la frontière du Laos et offre des phénomènes spectaculaires dont de nombreuses grottes et rivières souterraines s'étendant sur plus de 65 kilomètres.

ALAIN BLIECK

Bibliographie

C. BABIN, *Autour du catastrophisme. Des mythes et légendes aux sciences de la vie et de la terre*, Vuibert-Adapt, Paris, 2005 / C. BARRETTE, *Le Miroir du monde. Évolution par sélection naturelle et mystère de la nature humaine*, Multimondes, Sainte-Foy (Québec), 2000 / M. J. BENTON dir., *The Fossil Record 2*, Chapman & Hall, Londres, 1993 / A. FOUCAULT & J.-F. RAOULT, *Dictionnaire de Géologie*, 6^e éd., Dunod, Paris, 2005 / S. J. GOULD, *La vie est belle. Les surprises de l'évolution*, Seuil, Paris, 1991

/ F. M. GRADSTEIN, J. G. OGG & A. G. SMITH dir., *A Geologic Time Scale 2004*, Cambridge University Press, 2004 / G. LECOINTRE & H. Le GUYADER, *Classification phylogénétique du vivant*, Belin, Paris, 2001 / F. LETHIERS, *Évolution de la biosphère et événements géologiques*, Gordon & Breach Science, Amsterdam, 1998 / A. NÉL, « Les Insectes : un succès de l'évolution », in *Pour la Science*, n° 293, 2002 / C. POMEROL & C. BABIN, *Stratigraphie et paléogéographie : Précambrien, ère Paléozoïque*, Doin, Paris, 1977 / B. TEYSSEDE, *La Vie invisible : les trois premiers milliards d'années de l'histoire de la vie sur Terre*, L'Harmattan, Paris, 2002.

Corrélat

ANIMAL • CHARBON (géologie) • DÉRIVE DES CONTINENTS • EXTINCTIONS BIOLOGIQUES • FOSSILES • MÉSOZOÏQUE • MONTAGNES • PALÉONTOLOGIE • PROTÉROZOÏQUE • VÉGÉTAL.

PALESTINE

1 La préhistoire

- Paléolithique
- Épipaléolithique : le Natoufien
- Néolithique
- Chalcolithique

2 L'histoire

- Période cananéenne (du début du III^e millénaire à la fin du XIII^e siècle av. J.-C.)
- Période israélite (du début du XII^e siècle à 587 av. J.-C.) : l'âge du Fer
- L'exil et la période perse (587-333 av. J.-C.)
- Période hellénistique (333-63 av. J.-C.)
- Période romaine (63 av. J.-C.-324 apr. J.-C.)
- Période byzantine (324-640)
- La conquête musulmane et les croisades
- La Palestine ottomane
- Le mandat britannique

L'histoire de la Palestine sera donc déterminée, en grande partie, par cette situation géographique. Les plus anciens vestiges d'une présence humaine en cette contrée, trouvés en position stratigraphique, remontent au Paléolithique inférieur et pourraient être situés approximativement vers la fin du Pléistocène inférieur. Par la suite, la Palestine va subir une succession d'infiltrations de populations ou d'invasions avec leurs mouvements de flux et de reflux accompagnés de phénomènes, plus ou moins importants suivant les époques, de fixation d'une partie de ces masses migrantes ; couloir stratégique constamment emprunté ou convoité par les grands empires d'Égypte et du Proche-Orient asiatique, elle verra sa vie politique soumise au rythme de l'alternance de l'hégémonie ou de la prépondérance de chacun de ceux-ci, se trouvant condamnée à une vassalité qui ne pourra être provisoirement écartée que lorsque l'empire du Nord-Est et celui du Sud-Ouest éprouveront, simultanément, de graves difficultés.

Mais si l'ensemble du territoire palestinien est tributaire des mêmes impératifs politiques, par contre, les mouvements et échanges de toutes sortes (de populations, d'idées, de produits) concernent de plus en plus principalement la fertile plaine côtière, tandis que d'est en ouest, à partir de la steppe syrienne et du plateau transjordanien, ne se produiront que quelques infiltrations de tribus semi-nomades ; l'ensemble de collines situé entre cette plaine et la dépression occupée par la vallée du Jourdain et la mer Morte, et, surtout, les collines judéennes adossées au véritable obstacle naturel qu'est la mer Morte, ont donc constitué une sorte de zone-refuge restée relativement à l'écart de ces multiples contacts et contaminations. C'est pourquoi, pour peu qu'en ce coin de pays un groupe humain suffisamment important ait atteint à une certaine cohésion, en particulier sous l'influence de quelque chef déterminé, il ne sera pas surprenant que ce groupe aspire à la sauvegarde d'un minimum de stabilité, de personnalité, notamment sur le plan socio-religieux – ce qui devait l'amener fatalement à promulguer des lois de protection d'aspect ségréatif.

On peut constater, effectivement, qu'en dehors des périodes où la situation de ses grands voisins ou des grands empires du moment permet à ce groupe de s'étendre sur les plaines et, du même coup, d'entrer davantage en contact avec la civilisation alors dominante, se forgèrent, au cœur de cette contrée, une idéologie socio-religieuse singulièrement peu ouverte, peu syncrétiste (monolâtrie ou hénothéisme évoluant vers le monothéisme, interprétation de la circoncision comme rite d'agrégation au groupe, endogamie ou interdiction des mariages mixtes, tabous alimentaires et autres interdits, définition stricte de la pureté et des impuretés rituelles, etc.), un peuple enclos dans ses observances et essentiellement tourné vers l'espérance d'une protection divine toute particulière qui, seule, pourrait modifier en sa