

# POURQUOI LES LINGULES (Brachiopodes, Inarticulés) ONT SURVÉCU À LA TRANSGRESSION \*\* SECONDAIRE-TERTIAIRE

\*\* Erratum : lire TRANSITION

EMIG Christian C.

*Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille*

RCP 664 : « Étude des crises paléogènes : point de vue paléontologique »

Apparu au Précambrien, l'ordre des *Lingulida* (*Brachiopoda*, *Inarticulata*) a connu une rapide extension du Cambrien moyen au début de l'Ordovicien pour pratiquement disparaître au Permien (Fig. 1) : depuis et jusqu'à nos jours, il n'est plus représenté que par deux genres de la famille des *Lingulidae*, *Lingula* et *Glottidia*, connus respectivement depuis l'Ordovicien et le Permien. Ces deux genres, remarquables par leur faible diversité spécifique, possèdent une organisation générale proche de celle de l'ancêtre des Brachiopodes (Williams et Hurst, 1977), ce qui permet de les considérer comme des formes panchroniques parfaitement adaptées à la vie endobionte en terrier (Emig, 1983b), colonisant depuis leur origine des biotopes littoraux, préférentiellement de 0 à 50 m selon les espèces, parfois jusque dans l'étage bathyal (cf. Plaziat et al., 1978). Seuls survivants de l'ordre des *Lingulida* après la crise majeure de la fin du Paléozoïque, il n'est guère étonnant qu'ils aient survécu à la crise Crétacé-Eocène.

En prenant en considération la faune marine benthique dans son ensemble, on ne constate ni synchronisme, ni corrélation entre la crise biologique largement étalée dans le temps (sur quelques dizaines de millions d'années, du Crétacé supérieur à l'Eocène) et certains événements de la limite Secondaire-Tertiaire, souvent d'une bonne netteté stratigraphique et d'une durée de 10 000 ans à 1,5 Ma selon les auteurs (cf. Archibald, 1981 ; Haq, 1981 ; Voigt, 1981). Plutôt que d'envisager les phénomènes qui ont présidé aux modifications de la faune et aux origines de la faune tertiaire, la plupart des auteurs ont surtout cherché à expliquer les extinctions de certains grands groupes zoologiques souvent en invoquant un catastrophisme mondial. Or, ces phénomènes sont bien moins drastiques pour la faune marine benthique : les extinctions d'espèces ne sont que de l'ordre de 15 à 25% et elles ne sont pas synchrones à travers le monde. Il faut aussi être circonspect sur ces chiffres, car, pour bon nombre de groupes, l'espèce paléontologique n'est pas équivalente à l'espèce biologique, notamment chez les Brachiopodes, et, il faudrait pouvoir distinguer les espèces ayant une extinction réelle de celles donnant une nouvelle descendance.

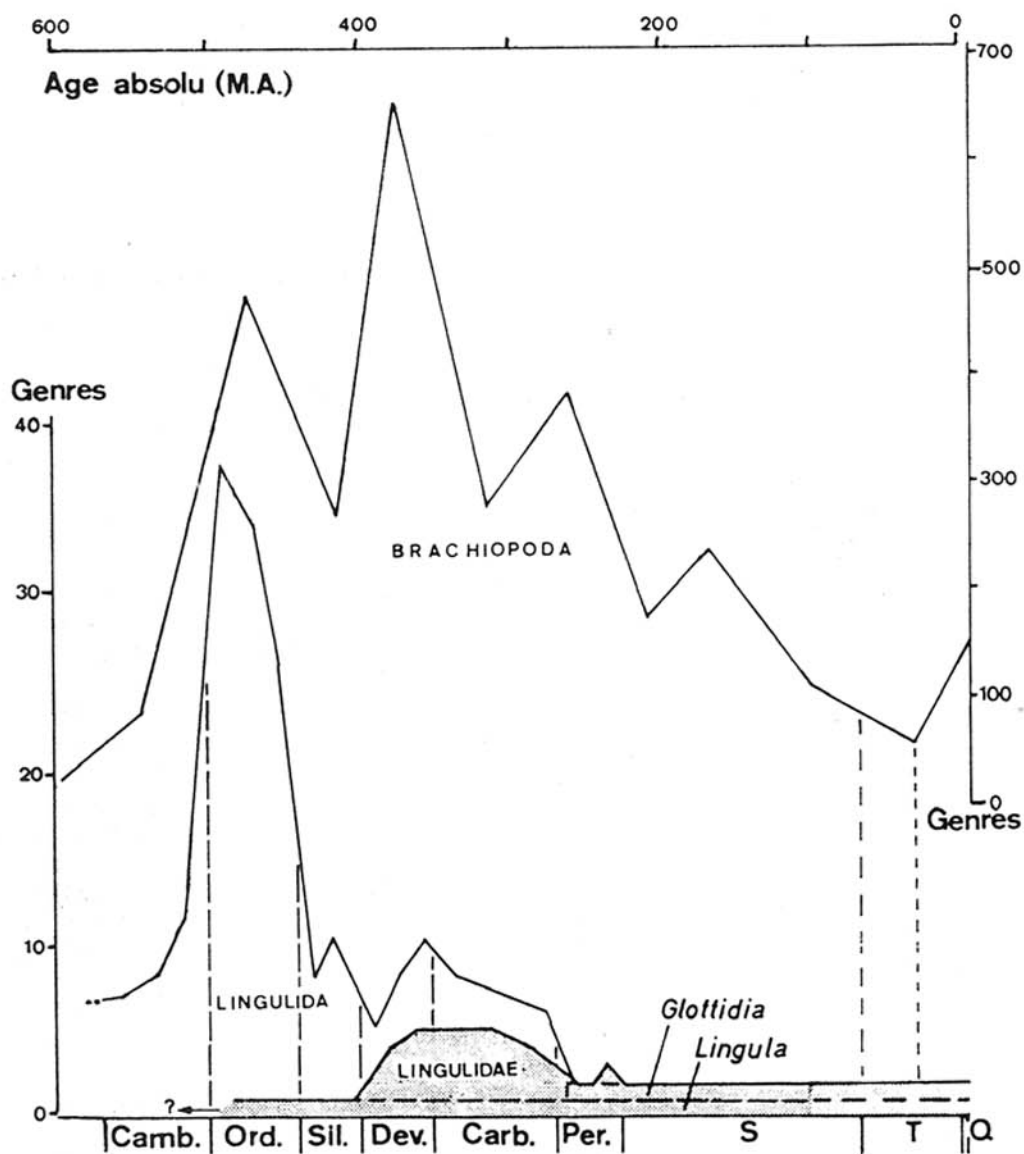


Fig. 1 - Variations du nombre total de genres dans l'ensemble des Brachio-podes, dans l'ordre des *Lingulida* et dans la famille des *Lingulidae*, durant le Phanérozoïque.

L'origine de la faune tertiaire est liée à des changements majeurs dans l'évolution des caractères taxonomiques, survenus à cause de deux phénomènes majeurs partiellement indépendants l'un de l'autre, que sont d'une part la dérive des continents, responsable d'une redistribution des biotopes, et d'autre part la grande transgression du Crétacé supérieur et les changements climatiques et tectoniques qui ont minimisé la forte régression du début du Cénozoïque. Ces phénomènes ne se réalisent qu'au travers de changements graduels lents du milieu, parfois avec des modifications rapides de certains facteurs édaphiques ; ils entraînent aussi une inévitable extinction d'espèces, mais plus sélective que si elle était provoquée par des événements catastrophiques.

### DERIVE DES CONTINENTS

L'importance de la tectonique des plaques tant dans la diversification de la faune que dans l'extinction d'espèces a été soulignée par divers auteurs, notamment par McAlester (1970), Thayer (1979), Archibold (1981), Mörner (1983). La dérive des continents dès le Crétacé a été à l'origine d'une intense diversification des habitats marins avec la création de biotopes nouveaux et corrélativement une multiplication des niches écologiques dont la taille s'est réduite. De tels changements vers la complexité et l'hétérogénéité de l'environnement induisent l'apparition de nouvelles adaptations fonctionnelles accompagnées de modifications morphologiques pour conquérir ces espaces nouveaux : ils entraînent donc un fort accroissement de la richesse spécifique surtout chez des taxons à faible diversité capables d'évolution, tandis qu'ils peuvent provoquer la disparition de taxons à forte diversité incapables de s'adapter aux nouveaux habitats. Ce phénomène a d'ailleurs été amplifié par la transgression marine du Crétacé supérieur, puis ultérieurement à l'Eocène par la formation des fonds océaniques profonds à eaux froides et par des conditions climatiques optimales.

L'ensemble de ces modifications ne se produisent que graduellement, étalées dans le temps, ce qui explique la diversité des opinions sur l'apparition de la faune tertiaire, depuis le Crétacé pour certains groupes jusqu'à l'Eocène pour d'autres ; il en est de même pour les extinctions (Hickey, 1981 ; Voigt, 1981 ; Mörner, 1982).

Les Lingules, inféodées à des milieux littoraux gravelo-sableux à sablo-vaseux (Emig, 1984), ne doivent leur survie qu'à des changements graduels et lents de l'environnement ; elles colonisèrent l'ensemble des continents. C'est vers la fin du Mésozoïque que les espèces à coquilles oblongues larges et arrondies, souvent bombées, peut-être plus aptes à vivre dans des fonds vaseux, ont commencé à disparaître, alors que l'on constate à la même période la dispersion d'espèces à coquilles oblongues allongées, généralement avec un bord antérieur rectiligne, plus adaptées à vivre dans des substrats sableux compacts. Ces dernières espèces de Lingules appartiennent déjà à la faune tertiaire et actuelle, dont il est difficile de déterminer s'il s'agit d'une évolution nouvelle dans la forme des valves ou une conquête des biotopes par des espèces plus anciennes, car certaines du Paléozoïque (dès le Silurien) présentaient déjà des coquilles similaires à celles d'espèces récentes. Et leur dispersion a probablement commencé avec la dérive des continents et s'est prolongée durant le Cénozoïque :

le genre *Lingula* à partir d'un foyer asiatique et le genre *Glottidia* probablement depuis le Nord de l'Europe vers l'Amérique du Nord, puis du Sud au cours du Cénozoïque. Il faut aussi remarquer que si de nombreuses espèces fossiles sont connues du Paléozoïque et du Mésozoïque, elles sont rares au Cénozoïque, mais peuvent souvent être rapprochées des espèces actuelles.

## TRANSGRESSION-REGRESSION

L'autre événement notable de cette crise affectant la faune benthique est la forte transgression du Crétacé supérieur (jusqu'à 350 m au-dessus du niveau actuel, Vail et al., 1977), suivi d'une régression au Paléocène, atteignant le niveau le plus bas à l'Oligocène (-250 m du niveau actuel). Cette succession transgression-régression, la plus importante depuis le Permien, est aussi responsable respectivement d'une diversité spécifique dans les milieux littoraux et la cause d'extinction d'espèces benthiques. Mais il semble ici que les effets de la régression aient été partiellement compensés non seulement par la nouvelle distribution des biotopes, mais aussi par l'extension au Paléocène-Eocène de la ceinture tropicale et subtropicale (jusque vers 45° N), créant des conditions optimales pour le développement de biotopes marins tempérés avec une forte production et une migration vers les hautes latitudes avec le réchauffement des eaux (Haq, 1981), surtout dans l'Océan Pacifique (Rona, 1973).

La faune littorale, dont les Lingules, ne peut survivre à une régression marine que s'il y a continuité des biotopes dans l'espace compatible avec leur colonisation dans le temps, ce qui encore une fois suppose un changement graduel. En fait, les Lingules vivent surtout dans des sédiments terrigènes, souvent près d'estuaires ou de deltas où ce sont les apports des fleuves qui leur fournissent alors cette continuité au fur et à mesure du retrait des eaux. D'autre part, s'il se produit une instabilité du biotope, qu'elle soit d'origine climatique ou tectonique, provoquant des changements dans la composition et la structure du peuplement jusqu'à entraîner son appauvrissement extrême, les Lingules sont parmi les derniers organismes à subsister ; elles peuvent être considérées comme des suspensivores résistantes opportunistes.

## VARIATIONS DE FACTEURS EDAPHIQUES

La transition Secondaire-Tertiaire est marquée par des variations de température et de salinité : - soit augmentation de la température (de 2 à 10° C), corrélée avec un accroissement du taux de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère, responsable de l'extinction des espèces du plancton et des invertébrés marins d'après McLean (1978) ; selon Haq (1981), l'extinction de la faune et de la flore marines, surtout le plancton, est due à une température létale des eaux ou à une chute brutale de la salinité des eaux de surface ; - soit une diminution de la température par suite d'arrivée d'eau douce ou saumâtre d'origine arctique, provoquant une baisse de la salinité avec réduction du taux d'oxygène dissous, phénomène responsable de l'extinction rapide de la faune (Gartner et Keany, 1978) ; la diminution de la température, d'environ 10° C, affecte les eaux de surface de tous les océans

sur une couche de 30 m et ce n'est qu'après 400 jours que ces eaux reprennent leur température originelle, moyenne d'environ 22° C (Gartner et McGuirk, 1979). Les variations de température et de salinité n'ont en général que des effets secondaires sur le benthos, surtout si elles sont limitées dans le temps ; par contre, elles affectent le plancton, la température agissant directement sur le métabolisme des organismes, mais ces modifications ne sont pas suffisantes pour expliquer les extinctions d'espèces pélagiques de l'ordre de 44 à 49% durant la transition Secondaire-Tertiaire. D'autre part, il ne faut pas omettre que de nombreux benthontes assurent leur reproduction et dispersion par des larves planctoniques, comme d'ailleurs les Lingules.

Le changement le plus significatif de cette transition a été la diminution de l'oxygène dissous (Flessa et Imbrie, 1973) : ce sont les taxons à faible consommation d'oxygène qui ont un faible taux d'extinction. Mc Alester (1970) a établi une corrélation positive entre l'extinction de familles et leur besoin en oxygène, les plus affectées étant celles à haut métabolisme. Selon Bambach (1977), la modification du taux d'oxygène n'est pas corrélatif avec un changement dans la richesse spécifique, bien que ce taux ait une influence majeure dans l'évolution des organismes.

Les Lingules vivent dans des zones soumises à de fortes variations (estuaires, zone intertidale) où le nombre d'espèces a toujours été faible au cours de tout le Phanérozoïque, mais aussi dans des zones plus stables (deltas, étage infralittoral) où, selon Bambach (1977), le nombre d'espèces a doublé au cours du Paléozoïque, suivi d'une période stable d'environ 350 Ma puis il a à nouveau doublé pendant la présente transition. Or, les Lingules sont caractérisées par une excellente stratégie adaptative physiologique pour tolérer de larges variations, même brutales des conditions de milieu, notamment des changements de température et de salinité, comme celles évoquées ci-dessus. Selon les localités, les extrêmes de température dans des biotopes actuels à Lingules sont de quelques degrés et plus de 35° C, de même pour la salinité 20 et 60‰ (Clarke et Keij, 1975 ; Emig, 1981a, 1981b, 1983a). Les Lingules ont aussi un taux de consommation d'oxygène très bas et un faible métabolisme, tous deux liés à leur vie endobionte (Shumway, 1982). En y ajoutant leur tolérance relative à d'autres facteurs, tels que le substrat, la turbidité, la nourriture (Emig, 1983b, 1984), il faut souligner que l'ensemble de ces facteurs agit à des degrés différents selon les espèces ou selon la localisation géographique et leur interaction et d'autres facteurs, comme la prédation, la nature et la densité de la faune environnante, tendent à réguler la distribution des Lingules.

## CONCLUSIONS

Le passage des genres *Lingula* et *Glottidia* au travers de la "crise" lors de la transition Secondaire-Tertiaire corrobore l'opinion de nombreux auteurs que celle-ci ne s'est faite que par des changements successifs lents, étalés sur plusieurs dizaines de millions d'années, sans catastrophisme mondial au moins en ce qui concerne la faune marine benthique.

Remarquables par leur long conservatisme et par leur survie depuis le Paléozoïque jusqu'à nos jours, les Lingules, considérées à juste titre comme

des fossiles vivants, peuvent être un exemple pour appréhender les limites des changements survenus à travers les temps géologiques à partir des connaissances actuelles de leur biologie et écologie.

Bien adaptées à vivre préférentiellement dans les zones littorales où elles trouvent les conditions les plus favorables, les Lingules ont acquis leur mode actuel au plus tard à la fin du Mésozoïque.

La relative permanence des biotopes colonisés par les Lingules depuis le Paléozoïque et leurs adaptations pour y habiter pourraient expliquer l'absence d'évolution et de diversité spécifique, ainsi que l'aptitude de vivre dans des zones à conditions difficiles avec pourtant la possibilité d'élargir l'éventail des biotopes sur l'ensemble du domaine néritique jusque dans l'étage bathyal sans nécessité d'adaptation particulière. En d'autres termes, les Lingules ont acquis très tôt à dominer leur environnement, une caractéristique que seule une catastrophe mondiale pourrait annihiler, ce qui ne s'est pas produit à ce jour.

Dans un cadre plus général, les Brachiopodes n'ont pas connu de diversification durant la transition Secondaire-Tertiaire, non plus de taux d'extinction marquant (Fig. 1), puisque trois familles seulement disparaissent à la fin du Mésozoïque et que six familles apparaissent durant cette transition. Une faible diversité ne se produira qu'à l'Oligocène, concernant surtout l'ordre des *Terebratulida*, qui, avec celui des *Rhynchonellida*, fut dominant parmi les Brachiopodes durant le Mésozoïque.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARCHIBALD J.D. (1981) - The earliest known palaeocene mammal fauna and its implications for the Cretaceous Tertiary transition. *Nature*, 291, p. 650-652.
- BAMBACH R.K. (1977) - Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology*, 3, (2), p. 152-167.
- CLARKE M.W.H. et KEIJ A.J. (1973) - Organisms as producers of carbonate sediment and indicators of environment in the Southern Persian Gulf, p. 33-56. *In* : The Persian Gulf, Ed. B.H. Purser, Springer-Verlag, Heidelberg, 471 p.

- EMIG C.C. (1981a) - Observations sur l'écologie de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda, Inarticulata). J. exp. mar. Biol. Ecol., 52, (1), p. 47-61.
- EMIG C.C. (1981b) - Implications de données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paléoécologiques. Lethaia, 14, (2), p. 151-156.
- EMIG C.C. (1983a) - Comportement expérimental de *Lingula anatina* (Brachiopode, Inarticulé) dans divers substrats meubles (Baie de Mutsu, Japon). Mar. Biol., 75, (2/3), p. 207-213.
- EMIG C.C. (1983b) - Sur les relations du panchronisme avec les conditions écologiques : le cas des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). Bull. Soc. zool. Fr., 108, (4), p. 558-561.
- EMIG C.C. (1984) - Importance du sédiment dans la distribution des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). Lethaia, 17, p. 115-123.
- FLESSA K.W. et IMBRIE J. (1973) - Evolutionary pulsations : evidence from Phanerozoic diversity patterns. Vol. 1, p. 247-295. In : Implications of continental drift to the Earth Sciences, Ed. D.H. Tarling et S.K. Runcorn, Acad. Press, London et New-York.
- GARTNER S. et KEANY J. (1978) - The terminal Cretaceous event : a geologic problem with an oceanographic solution. Geology, 6, p. 708-712.
- GARTNER S. et McGUIRK J.P. (1979) - Terminal Cretaceous extinction, scenario for a catastrophe. Science, 206, p. 1272-1276.
- HAQ B.U. (1981) - Paleogene paleoceanography : early Cenozoic oceans revisited. Oceanol. Acta, SP, p. 71-82.
- HICKEY L.J. (1981) - Land pland evidence compatible with gradual, not catastrophic, change at the end of the Cretaceous. Nature, 292, p. 529-531.
- McALESTER A.L. (1970) - Animal extinctions, oxygen consumption, and atmospheric history. J. Paleontol., 44, (3), p. 405-409.
- McLEAN C.M. (1978) - A terminal Mesozoic "Greenhouse" : Lessons from the Past. Science, vol. 201, n° 4354, p. 401-406.
- MÖRNER N.A. (1982) - The Cretaceous-Tertiary boundary : chronostratigraphic position and sequence of events. J. Geol., 90, p. 564-573.
- MÖRNER N.A. (1983) - The Cretaceous/Tertiary boundary in Stevns Klint : paleomagnetism, sedimentology, biostratigraphy and age of the boundary. Symp. Cretaceous stage boundary, Copenhagen, Oct. 1983, p. 132-135.

- PLAZIAT J.C., PAJAUD D., EMIG C.C. et GALL J.C. (1978) - Environnements et distribution des Lingules. Conséquences dans les interprétations paléogéographiques. Bull. Soc. géol. Fr., 20 (3), p. 309-314.
- RONA P.A. (1973) - Worldwide unconformities in marine sediments related to eustatic changes of sea level. Nature Phys. Sci., 244, p. 25-26.
- SHUMWAY S.E. (1982) - Oxygen consumption in brachiopods and the possible role of punctae. J. exp. mar. Biol. Ecol., 58, p. 207-220.
- THAYER C.W. (1979) - Biological bulldozers and the evolution of marine benthic communities. Science, 203, p. 459-461.
- VAIL P.R., MITCHUM R.M. Jr et THOMSON III S. (1977) - Stratigraphy and global changes of sea level, Part. 4 : Global cycles of relative changes of sea level. Am. Assoc. Petroleum Geologists Mem., 26, p. 83-85.
- VOIGT E. (1981) - Critical remarks on the discussion concerning the Cretaceous-Tertiary boundary. Newsl. Stratigr., 10, (2), p. 92-114.
- WILLIAMS A. et HURST J.M. (1977) - Brachiopod evolution. In : Pattern of evolution as illustrated by the fossil record. Ed. A. Hallam. Develop. Palaeontol. Stratigr., 5, p. 79-121.