

Paléontologie et évolution des invertébrés

Guillaume Dera

Maître de conférences à l'université Toulouse III - Paul Sabatier

Élise Nardin

Chargée de Recherche au CNRS

Markus Aretz

Professeur à l'université Toulouse III - Paul Sabatier

Vincent Perrier

Maître de conférences à l'université Claude Bernard Lyon 1

DUNOD

© Dunod, 2025
11 rue Paul Bert, 92240 Malakoff
www.dunod.com
ISBN 978-2-10-088359-2

Avant-propos

Du fait de leur abondance dans le registre fossile et de la diversité des plans anatomiques qu'ils représentent, les animaux invertébrés (terme à prendre ici au sens vernaculaire et non phylogénétique) sont des groupes incontournables en paléontologie. Qu'il s'agisse de trilobites, ammonites, coraux, brachiopodes ou autres, ces derniers sont récoltés, décrits, classés, datés et inventoriés depuis plus de 200 ans. Les reconnaître et comprendre leur évolution est donc devenu une étape incontournable dans tout cursus universitaire de biologie ou géosciences, que ce soit pour enraciner l'arbre évolutif des espèces actuelles dans le temps, dater et reconstituer les environnements et écosystèmes du passé, ou tout simplement comprendre l'histoire de la vie, de la biodiversité et des mécanismes évolutifs associés.

Ce nouvel ouvrage s'inscrit dans la continuité du livre *Paléontologie des invertébrés* de Raymond Enay, publié en 1990 aux éditions Dunod. Il a pour ambition de dresser un état des connaissances actuelles sur l'évolution des principaux groupes d'invertébrés, en portant un regard croisé sur les données paléontologiques, stratigraphiques, biologiques et génétiques les plus récentes. Le lecteur bénéficiera ainsi d'un travail d'homogénéisation nécessaire du vocabulaire spécifique à chaque discipline et d'une synthèse des concepts clés. Après deux chapitres introductifs dédiés aux principes de la paléontologie et à la classification des métazoaires, chaque chapitre a été développé de façon à détailler l'anatomie, la classification, l'évolution et la paléoécologie des principaux embranchements du registre fossile, depuis les organismes les plus simples (porifères) jusqu'aux formes plus complexes. À ce titre, les groupes rares et peu fossilisés, à savoir les organismes à corps mous (ex. chaetognathes, rotifères, plathelminthes ou autres) n'ont pas été traités, mais les plus curieux trouveront tout de même des informations supplémentaires en ligne, ainsi qu'un chapitre complet sur les annélides. Enfin, le dernier chapitre est consacré aux nombreuses applications biologiques et géologiques liées à la détermination et la datation des invertébrés fossiles.

Notre objectif a été de fournir aux lecteurs (étudiants, enseignants, chercheurs ou amoureux de la nature) un ouvrage complet et accessible qui réponde à la fois aux exigences scientifiques et aux attentes pédagogiques. Conçu comme un complément aux enseignements théoriques et pratiques de paléontologie dans les cursus universitaires (licence ou master), ce travail intègre une riche iconographie, que ce soit à travers de nouvelles illustrations anatomiques, des arbres évolutifs détaillés ou de nombreuses planches en couleur des fossiles les plus emblématiques du Phanérozoïque. Nous espérons ainsi qu'il offrira une perspective complète et accessible sur l'évolution des invertébrés qui nous entourent, tout en incitant à une réflexion plus large sur l'évolution de la vie et la diversité biologique à travers le temps.

Remerciements

Cet ouvrage est le fruit d'un travail collectif, aussi passionnant qu'instructif, qui n'aurait pu aboutir sans l'aide et le soutien de plusieurs personnes :

- Les auteurs tiennent à remercier tous les collègues ayant contribué à la relecture et l'amélioration des différents chapitres : Marc de Rafélis (Université Toulouse III) pour le chapitre 2 ; Julien Denayer (Université de Liège) pour le chapitre 4 ; Didier Merle (MNHN), Pascal Neige (Université de Bourgogne), Valentin Rineau (MNHN-Sorbonne Université) pour le chapitre 6 ; Marie-Béatrice Forel (MNHN-Sorbonne Université), Muriel Vidal (Université Bretagne Occidentale) et Lukáš Laibl (The Czech Academy of Sciences) pour le chapitre 7 ; Bertrand Lefebvre (CNRS, Université Lyon I), Loïc Villier (MNHN-Sorbonne Université) pour le chapitre 8 ; Jörg Maletz (Freie Universität Berlin) pour le chapitre 9.
- Ce travail n'aurait jamais vu le jour sans l'accord, le soutien et les précieux conseils de M^{me} Laetitia Jammet (Dunod). Nous la remercions infiniment pour la confiance qu'elle nous a accordée et son aide dans toutes les étapes du projet. Un grand merci également à M^{me} Vanessa Beunèche pour son travail éditorial méticuleux et ses remarques pertinentes.
- À travers ce livre, une de nos volontés était de fournir une illustration riche et attrayante de la biodiversité actuelle et passée. Nous voudrions donc exprimer notre reconnaissance aux nombreux collègues et naturalistes éclairés ayant accepté que leurs magnifiques photos/reconstitutions d'organismes actuels ou fossiles figurent dans ce livre. Une liste exhaustive de ces contributeurs et des droits d'auteur associés est indiquée à la fin de l'ouvrage. Un grand merci également à Audrey Meric pour les photographies des spécimens provenant des collections de l'Université Toulouse III.
- Nous souhaitons finalement remercier nos collègues pour leurs encouragements quotidiens, ainsi que nos proches pour leur patience et soutien face à un projet aussi chronophage (même pendant les vacances). Enfin, nous n'oublions pas non plus les nombreux étudiants qui nous ont manifesté leur intérêt pour la paléontologie à travers les années. C'est un peu grâce à eux que ce projet a vu le jour.

Table des matières

Avant-propos	III
Remerciements	IV
Chapitre 1 Principes de la paléontologie	1
1. Fossilisation	1
2. Concepts d'espèce, taxinomie et classifications	11
3. Paléobiologie et évolution	20
4. Paléoécologie	28
Chapitre 2 Origine et classification des métazoaires	40
1. L'évolution des eucaryotes revisitée	40
2. Classification des métazoaires	51
3. L'émergence des premiers métazoaires	59
Chapitre 3 Porifères	65
1. Généralités	65
2. Principales classes de Porifera	69
Chapitre 4 Cnidaire	75
1. Généralités	75
2. Medusozoa	79
3. Anthozoa (non coralliens)	82
4. Anthozoa (coraux <i>sensu stricto</i>)	84

Chapitre 5	Lophophoriens	96
1.	Généralités	96
2.	Brachiopoda	99
3.	Bryozoa	109
4.	Phoronida	115
Chapitre 6	Mollusques	117
1.	Généralités	117
2.	Aculifera	124
3.	Conchifera éteints et peu diversifiés	126
4.	Gastropoda	130
5.	Bivalvia	137
6.	Cephalopoda	148
Chapitre 7	Arthropodes	161
1.	Généralités	161
2.	Artiopoda (groupe des trilobites)	169
3.	Chelicerata	181
4.	Myriapoda	188
5.	Pancrustacea (hors Hexapoda)	193
6.	Hexapoda	200
Chapitre 8	Échinodermes	208
1.	Généralités	208
2.	Echinozoa	215
3.	Asterozoa	224
4.	Crinoidea	231
5.	Blastozoa	236
6.	Les groupes fossiles à faible diversité	241

Chapitre 9 Hémichordés	245
1. Généralités	245
2. Enteropneusta	248
3. Pterobranchia	249
 Chapitre 10 Applications	 253
1. Biostratigraphie	253
2. Paléobiogéographie	258
3. Reconstruction des paléoenvironnements	260
4. Évolution de la biodiversité	264
 Bibliographie	 273
 Index	 274
 Crédits iconographiques	 277
 Charte chronostratigraphique	 280

Principes de la paléontologie

Introduction

À l'interface des sciences de la Terre et du vivant, la paléontologie s'intéresse à l'étude des organismes passés préservés dans les roches sédimentaires sous forme de fossiles. Selon l'objet d'étude (invertébrés, vertébrés, plantes, microfossiles, humains), elle se décline en différentes sous-branches, mais les méthodes et les objectifs sont similaires. Il ne s'agit pas uniquement de découvrir, décrire, classer et dater de nouvelles espèces, mais de répondre à des questions plus fondamentales sur l'histoire et la dynamique de la vie sur Terre : comment les différents groupes d'organismes apparaissent, évoluent et interagissent à travers le temps et l'espace ? Quels processus biologiques ou abiotiques (climat, géographie, etc.) ont contribué à cette évolution ? Comment la biodiversité et les écosystèmes se sont-ils développés ou effondrés, notamment lors des extinctions de masse ? Pour aborder ces questions, les paléontologues disposent d'un inventaire de plus en plus précis de la vie passée, en collectant des informations propres à chaque espèce du registre fossile : forme, composition, distribution temporelle et spatiale, et nature des roches sédimentaires associées. Néanmoins, cet inventaire n'a de sens que si l'on en comprend les biais inhérents, surtout ceux liés à la fossilisation, à la détermination et la classification des espèces fossiles, à la paléoécologie et aux mécanismes évolutifs. Ce premier chapitre offre donc un aperçu des principales notions de la paléontologie nécessaires pour aborder les chapitres suivants et comprendre la signification du registre fossile des invertébrés.

1 Fossilisation

Quelle est la valeur d'un fossile pour interpréter l'organisme ancien dont il est issu ? Est-il préservé dans son milieu de vie ou bien a-t-il été transporté ? À quel point sa morphologie et/ou sa chimie ont-elles été modifiées par les processus de fossilisation ? La diversité d'un gisement paléontologique reflète-t-elle vraiment la diversité d'un écosystème passé ? La réponse à ces questions nécessite de comprendre les processus de transformation des tissus d'un organisme, de sa mort à sa collecte. C'est le rôle de la **taphonomie**, la branche de la paléontologie qui décrit les processus biologiques, chimiques et géologiques conduisant à la conservation d'un objet dans les sédiments.

DÉFINITION

Une **biocénose** désigne un ensemble d'organismes coexistant et interagissant dans un même lieu (biotope) régi par des paramètres physiques et chimiques donnés. Compte tenu des problèmes de fossilisation, les assemblages fossiles ne représenteront toujours qu'une partie fragmentaire des biocénoses passées. Ces assemblages peuvent être de deux types : soit des **taphocénoses** (associations d'organismes fossiles ayant vécu dans un même biotope, transportés ou non après leur mort dans un même lieu de dépôt), soit des **symmigies** (ensembles d'organismes fossiles accumulés au sein d'une roche sédimentaire mais provenant de biotopes divers).

1.1 Processus taphonomiques

Les processus taphonomiques peuvent être divisés en trois grandes étapes : la biostratinomie (tout ce qui se passe avant l'enfouissement), l'enfouissement, et la diagenèse (tout ce qui se passe après l'enfouissement).

a) La biostratinomie

La **biostratinomie** rassemble les processus qui affectent l'organisme entre sa mort et son enfouissement dans des sédiments. Elle inclut toutes les altérations (biologiques, mécaniques, chimiques) des différentes parties de l'organisme après sa mort.

Des **dégradations biologiques** ont lieu à plusieurs niveaux après la mort d'un organisme. À l'échelle macroscopique, divers prédateurs et charognards (micro- ou macro-) peuvent rapidement éliminer les parties molles (ex. muscles, organes) et les parties dures (ex. os, coquilles). Ces organismes sont aussi des agents majeurs de désarticulation des fossiles de vertébrés (**Fig. 1.1**). À l'échelle microscopique, la décomposition des parties molles et minéralisées est renforcée par l'action des bactéries nécrophages. Celles-ci peuvent être endogènes (présentes dans l'organisme avant sa mort comme celles du système digestif) ou exogènes (provenant de l'environnement et actives pendant ou après la mort). La **bioérosion** est un processus naturel d'érosion des parties minéralisées d'un organisme par des acteurs biologiques (micro- et macroforeurs ou brouteurs). Il en existe deux types : la bioérosion « externe » liée au broutage de surface (par des oursins, poissons, mollusques ou autres) et la bioérosion « interne » résultant de la perforation des parties dures (**Fig. 1.1**) par des micro-organismes (ex. algues, champignons) ou macro-organismes (ex. éponges, mollusques, vers polychètes). La bioturbation et les encroûtements peuvent aussi altérer l'organisme avant son enfouissement.

Du point de vue des **dégradations mécaniques**, il y a de très fortes différences entre les milieux continentaux, dominés par l'érosion et l'altération, et les environnements marins, dominés par la sédimentation. De ce fait, les fossiles d'organismes terrestres sont moins abondants et ont une distribution plus parcellaire. Ces dégradations mécaniques sont d'autant plus importantes que l'environnement de mort de l'organisme est de haute énergie (ex. vent, courant, vagues). Un organisme a donc de plus grandes chances d'être préservé si sa mort et son enfouissement se font dans un environnement

calme comme le fond d'un lac ou d'un océan. Si le milieu est agité (ex. torrent ou littoral soumis à l'action des vagues), le cadavre subira davantage de dégradations mécaniques comme la désarticulation, la fragmentation ou bien l'abrasion. La **désarticulation** est la séparation des différentes parties composant une structure squelettique au niveau des zones charnières (Fig. 1.1). Ce processus est fréquent chez les fossiles de vertébrés dont les os sont rarement en connexion anatomique, mais il peut aussi affecter les invertébrés (ex. séparation des deux valves d'un bivalve). Dans un milieu de haute énergie, les restes d'organismes peuvent aussi subir une **fragmentation** (séparation des structures squelettiques sans lien avec leurs zones d'articulation originelles) ou une **abrasion** (usure progressive du squelette par frottement ou déplacement, Fig. 1.1).

La **dégradation chimique** joue aussi un rôle majeur dans la destruction des parties molles et des structures squelettiques. Elle est liée à la composition des sédiments (ex. taux de matière organique, présence de métaux, de silice ou d'argiles) et de l'eau (ex. quantité de nutriments, oxygénation, pH). En particulier, l'oxygénation du milieu influence fortement la préservation : les conditions aérobies favorisent la présence de décomposeurs ainsi que l'**hydrolyse** (décomposition chimique d'une substance par l'action de l'eau), tandis que des conditions dysoxiques ou anoxiques, peu propices aux charognards et à la bioturbation, augmentent les chances de fossilisation. L'acidité du milieu et sa saturation en éléments dissous peuvent également conduire à la dissolution de certaines structures squelettiques, comme la perte d'ornementation (Fig. 1.1).

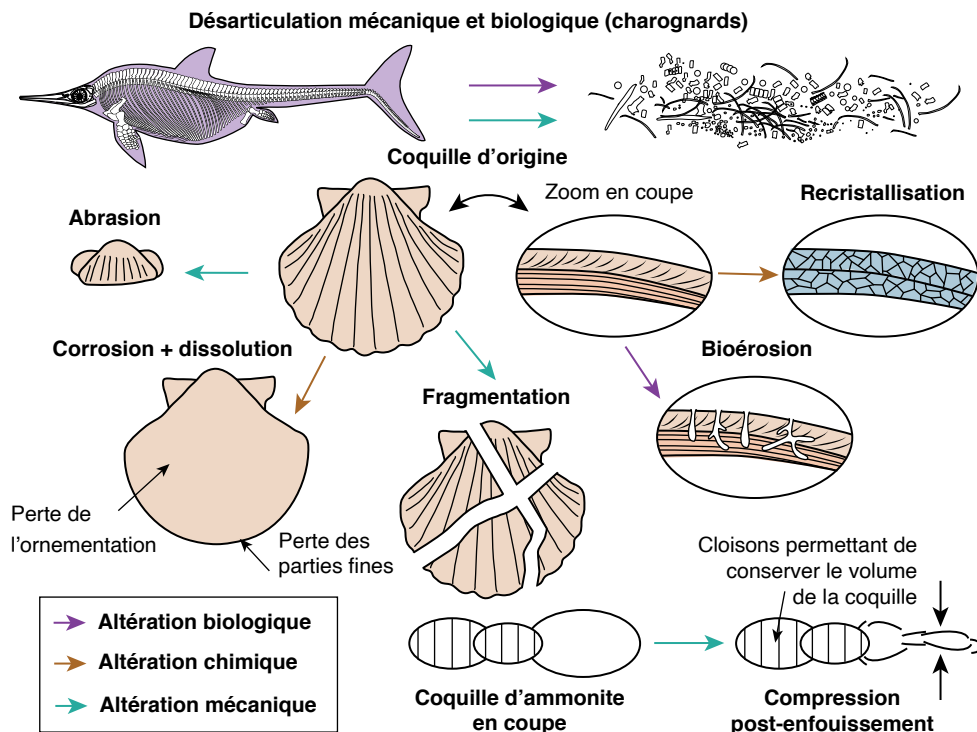


Figure 1.1 – Processus biostratigraphiques.

Encart 1

Une science bien nauséabonde...

Les processus taphonomiques affectent notre connaissance de tout organisme fossile, que ce soit au niveau de l'individu ou de sa communauté. En effet, des restes incomplets, dépourvus de la plupart ou de la totalité des tissus mous, entravent la reconstruction de l'anatomie, de la physiologie et de l'écologie d'un animal fossilisé. De même, en tentant de reconstituer une paléocommunauté, nous espérons trouver pour chaque espèce un nombre de fossiles proportionnel à leur abondance initiale, ce qui est rarement le cas : les organismes à corps mou sont souvent totalement absents et les petits organismes, plus fragiles, généralement moins préservés que les grands. Par exemple, dans des conditions normales de préservation, seuls 5 à 10 % des espèces cambriennes du site de Burgess (505 Ma) auraient été préservées (surtout des trilobites et brachiopodes). Toutes les espèces à corps mou, faisant la renommée de ce gisement, auraient entièrement disparu. La **taphonomie expérimentale**, une branche récente de la paléontologie, s'intéresse à ces questions de préservation et de transformation des parties molles. Elle vise à contraindre les modalités de décomposition (biologique et/ou physico-chimique) et de diagenèse précoce dans un cadre expérimental contrôlé (ex. température, pH, salinité, oxygénation, présence de bactéries).

b) L'enfouissement

L'**enfouissement** est le processus de recouvrement d'un objet par des sédiments, rendant possible ou non sa préservation dans le temps. À cet égard, sa vitesse (ou taux) est l'un des paramètres clés. En exposant le cadavre de l'organisme en surface sur une longue période, un enfouissement lent permet aux processus biostratinomiques (altérations biologique, mécanique et chimique) d'opérer et de le dégrader. À l'inverse, un enfouissement rapide (qualifié d'**obrution**) l'en préserve et augmente ses chances de fossilisation (**Fig. 1.2**). Outre la vitesse, la taille des grains et la composition des sédiments sont aussi déterminantes. Par exemple, en moulant le moindre relief corporel, les sédiments fins comme l'argile ou les silts favorisent davantage la fossilisation que les sédiments grossiers plus perméables comme les graviers ou le sable. De plus, un sédiment anoxique ou avec une chimie particulière (ex. cendres volcaniques) peut également augmenter les chances de fossilisation.

c) La diagenèse

La **diagenèse** est l'ensemble des processus physico-chimiques de transformation de la matière pendant et après l'enfouissement. Le changement physique le plus courant est l'aplatissement (**Fig. 1.1**) dû au poids des sédiments déposés au-dessus du spécimen enterré ; cela peut se produire peu de temps après l'enfouissement.

Fossilisation des parties dures

Les fossiles les plus courants correspondent à des **parties dures** (ex. coquilles ou os) d'animaux. Pourtant, les organismes à corps mous, tels que les vers ou

les méduses, peuvent représenter jusqu'à 60 % des taxons dans certains milieux marins actuels. Dans des conditions normales de fossilisation, ils seraient donc tous perdus, conduisant à un état biaisé du registre fossile en faveur des organismes à parties dures. Ces squelettes peuvent néanmoins fournir des informations utiles sur l'apparence d'un animal disparu, en montrant le contour général du corps ou en détaillant l'emplacement des organes (ex. empreintes musculaires dans les coquilles de mollusques).

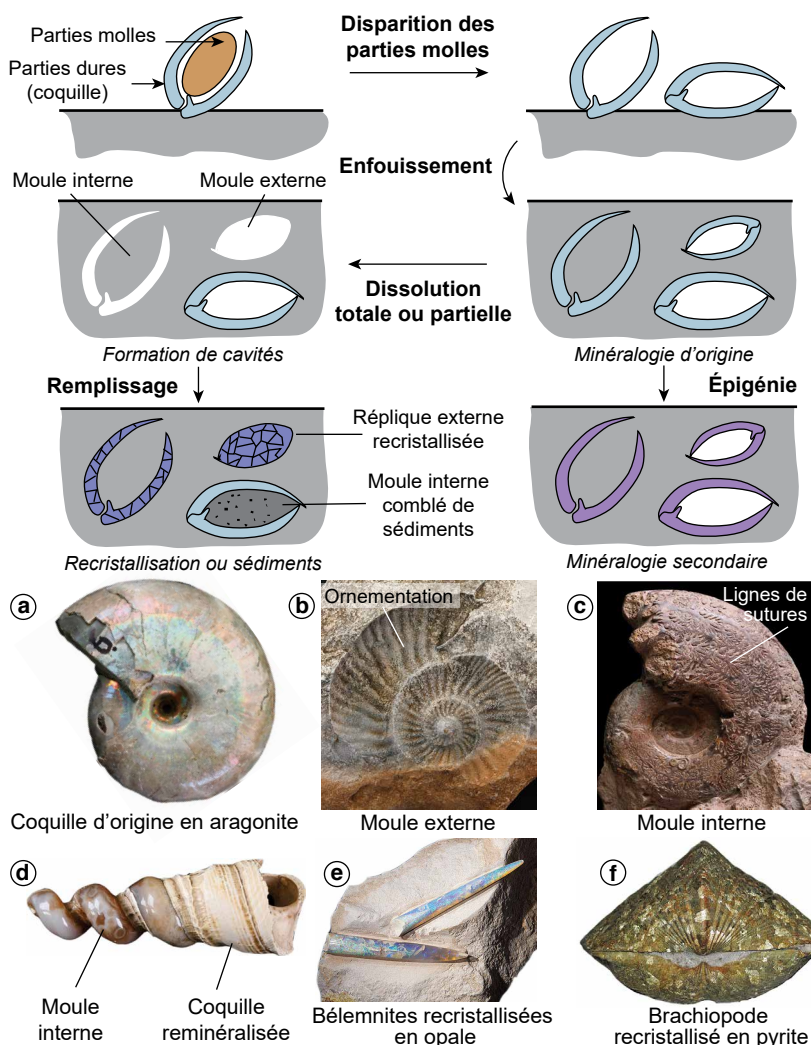


Figure 1.2 – Mécanismes et exemples de préservation des parties dures.

a. Ammonite en aragonite. b. Moule externe d'ammonite. c. Moule interne d'ammonite. d. Moule interne (agate) et coquille reminéralisée de gastéropode. e. Rostres de bélemnites en opale. f. Brachiopode pyritisé.

Les structures squelettiques des animaux sont majoritairement composées de divers matériaux minéralisés comme les carbonates et phosphates de calcium, la silice et plus rarement des oxydes de fer. Présents sous forme d'aragonite ou de calcite plus ou moins magnésienne, les carbonates de calcium (CaCO_3) constituent la coquille des coraux, des bryozoaires, des brachiopodes, des mollusques, des échinodermes, de nombreux arthropodes et de certaines éponges. La silice (SiO_2) forme le squelette de la plupart des éponges, tandis que les phosphates, généralement sous forme d'apatite ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3$), sont typiques des os des vertébrés, des conodontes mais aussi de certains brachiopodes (lingules) et annélides. Des tissus organiques résistants, tels que la chitine, le collagène et la kératine, peuvent aussi exister seuls ou en association avec les tissus minéralisés.

Dans certains cas, la minéralogie originelle des squelettes est préservée (ex. coquilles d'ammonites ou de bivalves en aragonite), mais le plus souvent, elle est transformée par **épigénie** en une minéralogie secondaire plus stable. En parallèle, la circulation de fluides peut également dissoudre ces coquilles, laissant ainsi des cavités parfois remplies par des sédiments ou des recristallisations. Ces différentes phases produisent des **moules internes** ou **externes** des structures (Fig. 1.2). Dans certains cas, on coule d'ailleurs du latex ou du silicone dans les moules externes pour obtenir une empreinte positive du fossile plus facile à étudier.

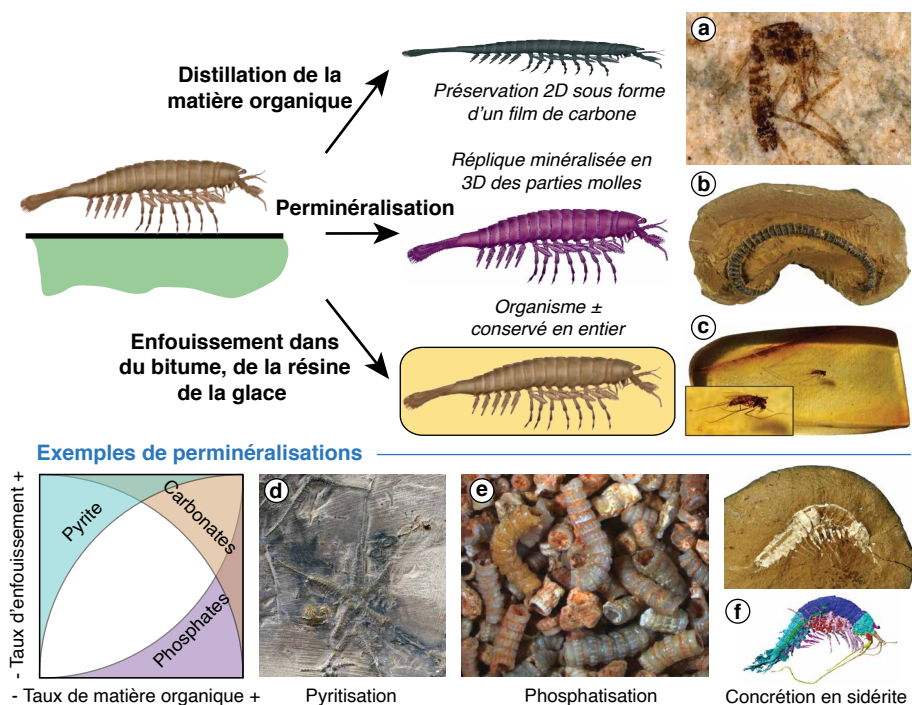


Figure 1.3 – Mécanismes et grands types de préservation exceptionnelle.

a. Moustique fossilisé sous forme de film de carbone. **b.** Myriapode perminéralisé en phosphate de calcium. **c.** Insecte préservé dans l'ambre. **d.** Ophiures et bivalve pyritisés. **e.** Myriapodes phosphatisés. **f.** Crustacé préservé dans une concrétion de carbonates de fer (sidérite) et sa reconstitution en 3D.