

Sous la direction
de Thierry Tortosa

Principes de paléontologie

DUNOD

Illustration de couverture :
Trilobites © redav – Fotolia.com

© Dunod, Paris, 2013
2019 pour la nouvelle présentation
EAN 9782100807949

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

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

LES AUTEURS

Sylvain Adnet

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

Romain Amiot

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

Julien Claude

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

Sébastien Clausen

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

Anne-Laure Decombeix

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

Vincent Fernandez

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

Grégoire Métais

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

Brigitte Meyer-Berthaud

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

Serge D. Muller

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

Brigitte Senut

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

Thierry Tortosa

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

TABLE DES MATIÈRES

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

Principes de paléontologie

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

AVANT-PROPOS

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

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

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

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

REMERCIEMENTS

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

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

INTRODUCTION À LA PALÉONTOLOGIE

1

PLAN	1.1 Qu'est-ce que la paléontologie ? 1.2 Les différentes sous-disciplines de la paléontologie
OBJECTIFS	➤ Présenter les grandes étapes de l'histoire de la paléontologie ➤ Présenter le champ pluridisciplinaire de la paléontologie

1.1 QU'EST-CE QUE LA PALÉONTOLOGIE ?

Définition

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

1.2 LES DIFFÉRENTES SOUS-DISCIPLINES DE LA PALÉONTOLOGIE

1.2.1 Paléontologie des vertébrés

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

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

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

1.2.2 Paléontologie des invertébrés

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

1.2.3 Micropaléontologie

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

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

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

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

Méthodologie de l'analyse palynologique

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

1.2.4 Paléobotanique

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

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

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

1.2.5 Paléoichnologie

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

1.2.6 Disciplines liées à la paléontologie

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

a) La biostratigraphie

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

b) La paléoclimatologie

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

c) La paléogéographie

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

Chapitre 1 • Introduction à la paléontologie

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

d) La paléoécologie

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

e) La reconstitution paléoenvironnementale

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

f) La taphonomie

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