



## La reconquête triasique, l'aube de la biosphère moderne

### The Triassic recovery, the dawn of the modern biota

#### Avant-propos

##### 1. Introduction

Les données taxonomiques réunies dans les inventaires paléontologiques ont constitué la première source d'information pour quantifier les changements faunistiques intervenus au cours du Phanérozoïque. Les paléobiologistes reconnurent ainsi que, parmi les nombreuses crises biologiques qui affectèrent l'histoire des eucaryotes, incluant en particulier les « cinq extinctions en masse majeures », la crise de la fin du Permien s'avérait comme la catastrophe biologique la plus dramatique des temps géologiques [2,27]. On estime que plus de 90 % des espèces disparaissent dans le milieu marin. Sur les terres émergées, animaux et végétaux sont massivement décimés [7,9,17]. De plus, les archives paléontologiques révèlent que la biodiversité demeure encore faible durant tout le Trias inférieur et, dans certains cas, se maintient à un niveau encore bas au cours du Trias moyen. Ce constat indique que le repeuplement de la biosphère s'est opéré à un rythme exceptionnellement lent [4,17].

En dépit de ce bilan sévère, qui obère gravement l'histoire des eucaryotes, le passage du Permien au Trias représente la plus importante période de renouvellement des faunes et des flores de l'histoire de la vie. Elle a infléchi durablement le cours de l'évolution biologique. Ainsi en est-il de la disparition de l'étrange végétation des forêts houillères et des faunes marines du Paléozoïque supérieur, dominées par les brachiopodes ou les coraux Rugueux et Tabulés, qui laisse la place à des écosystèmes nouveaux annonçant le monde vivant moderne.

L'intérêt croissant porté aux extinctions en masse de la fin du Permien s'est étendu à la nature des archi-

#### Foreword

##### 1. Introduction

Traditionally, taxonomic data from the body fossil record has served as the primary source of information on faunal trends through the Phanerozoic. From such data, paleobiologists have documented that among the several biodiversity crises suffered by eukaryotes, including the so-called 'big five' mass extinction events, the end-Permian crisis is the most dramatic biological catastrophe [2,27]. The species loss for marine faunas is estimated at over 90%, while plants and animals on land also suffered widespread extinctions [7,9,17]. In addition, data from the body fossil record show that for the entire Early Triassic, and in some cases continuing into the Middle Triassic, biodiversity continued to remain low, implying that repopulation of the biosphere proceeded exceptionally slowly [4,17].

Although these grim facts portray a low point in the history of eukaryotes on Earth, in fact the Permian–Triassic transition is the most important period for the renewal of faunas and floras in the Phanerozoic, changing the course of evolution. For example, the strange plants of the coal forests and the Late Palaeozoic marine faunas dominated by brachiopods or rugose and tabulate corals completely disappeared and were replaced by new ecosystems that announced the modern biotic world.

As attention has increasingly focused on the end-Permian mass extinction, strong interest has also developed on the nature of the Triassic fossil record that follows this great biotic crisis [4,5,8,10,14,20,21,25,28,30,33]. A primary goal has been to understand to what extent it represents a primary versus a secondary (taphonomic) signal [8]. As a primary signal, research has

ves paléontologiques du Trias, qui témoignent des lendemains de cette crise biologique [4,5,8,10,14,20,21,25,28,30,33]. Dans un premier temps, il fallait apprécier dans quelle mesure celles-ci reflétaient effectivement une réalité première, de préférence à l'expression de conditions taphonomiques défavorables [8]. La première alternative a suscité des recherches pour déterminer si la réduction de la biodiversité était imputable à la persistance d'un stress environnemental, ou bien à la lenteur des processus biologiques en cours lors de la reconquête. Les distorsions introduites par les conditions de collecte des fossiles furent également prises en considération. À partir du moment où les données paléontologiques du Trias inférieur et moyen mirent en évidence des processus biologiques spécifiques de la reconquête [4,28,30,33], des questions fondamentales émergèrent : comment ces processus ont-ils varié dans l'espace et le temps, quelle est leur signification ?

En raison de la qualité des recherches menées ces dernières années sur le Trias inférieur, le moment nous a semblé opportun de tenter une synthèse des différentes approches des modalités du passage Permien–Trias. À cet effet, nous avons rassemblé, dans ce volume thématique, les contributions d'auteurs qui ont étudié cette période géologique à partir de la documentation paléontologique, ainsi qu'un certain nombre de travaux abordant différents aspects de son contexte environnemental. Grâce à cette vue d'ensemble, notre souhait est de progresser vers une perception plus globale, à l'échelle de la planète, du renouvellement de la biosphère à l'orée de l'ère secondaire. Au total, quatorze articles, signés par vingt-trois auteurs, traitent successivement des foraminifères, des invertébrés, des vertébrés, des végétaux et de la paléoécologie du Trias inférieur et moyen, ainsi que des caractéristiques sédimentologiques et géochimiques des paléoenvironnements ayant prévalu au début du Trias. Beaucoup reste à faire, mais, comme le prouvent les présents travaux (rappelés ci-après), nous avons déjà beaucoup appris sur cette fascinante période de l'histoire de la Terre.

## 2. Les distorsions de l'enregistrement paléontologique

Les archives paléontologiques demeurent, par essence, incomplètes. Des distorsions affectent inévitablement les données lors de la collecte des échantillons, rendant hasardeuses les comparaisons entre

focus on whether this reflects continued environmental stress, or prolonged biotic recovery processes after the end-Permian mass extinction. Similarly, the effects of sampling differences can be shown to color our understanding of this time period. And, when recovery patterns can be discerned from the Early and Middle Triassic fossil record, important questions are being asked on how they vary in space and time, and what they mean [4,28,30,33].

With this heightened level of research activity on the Early Triassic, it seemed to us that now was the appropriate time to try and approach a more complete understanding of the Permian–Triassic transition, from a variety of perspectives. To this end we have organized a group of contributions from authors who have studied this time interval using data from the body fossil record, as well as a number of contributions that outline various aspects of paleoenvironmental conditions, in order to further move towards the goal of envisioning an overall view of the Triassic biological recovery on a global scale. Thus, fourteen papers from twenty-three authors deal with Early and Middle Triassic foraminifera, invertebrates, vertebrates, plants, and paleoecology, as well as with paleoenvironmental data from sedimentology and geochemistry. Much remains to be done, but as these contributions show (and we have outlined below), much has been learned about this fascinating period of Earth history.

## 2. Biases of the fossil record

The fossil record is incomplete. Biases are inevitably introduced by sampling, making the comparison between collections difficult. This is illustrated by the scarcity of terrestrial fossiliferous localities from Upper Palaeozoic and Lower Triassic rocks, which leads to a lack of fossil documentation. For example, a gap of about 15 Myr separates insect-bearing localities of the end-Permian from those of the Early Triassic [3]. In addition, preservation and sampling bias can overemphasize the abundance or scarcity of some taxa. Thus, in non-marine ecosystems, aquatic, semi-aquatic and burrowing vertebrates are more easily preserved than terrestrial ones [29].

Many authors have emphasized the difficulties of comparing pre-extinction and post-extinction biodiversities. Indeed, the relationships of extinct and modern groups, between ancestors and descendants, are not

différentes collections. Telle est la situation dans le Paléozoïque supérieur et le Trias inférieur, où la rareté des gisements fossilifères d'origine continentale introduit une lacune dans la documentation paléontologique. L'histoire des insectes fossiles, par exemple, souffre d'une absence de gisements durant un intervalle de temps de près de 15 Ma, entre le Permien supérieur et le début du Trias [3]. En outre, les caractères taphonomiques et les conditions dans lesquelles les collectes et les dénombrements furent réalisés peuvent exagérer, selon les cas, l'abondance ou la rareté de certains taxons. Dans les écosystèmes continentaux, les vertébrés aquatiques, amphibiens ou fouisseurs sont plus aisément transmis par la fossilisation que les formes terrestres [29].

Bon nombre d'auteurs ont souligné les difficultés rencontrées lors de la comparaison des biodiversités recensées respectivement avant et après la crise. En effet, les parentés entre formes fossiles et formes actuelles, entre ancêtres et descendants, ne sont pas toujours clairement établies. Chez de nombreux groupes d'invertébrés, l'identification de lignées monophylétiques demeure difficile. Il en est ainsi de beaucoup de clades d'insectes fossiles, dont la phylogénie est généralement inconnue [3]. De même, pour certains vertébrés, la mise en évidence de « lignées fantômes » impose une nécessaire correction de l'impact des extinctions sur la biodiversité [29]. Par ailleurs, l'existence de taxons « Lazare », une réalité particulièrement bien illustrée par les gastéropodes [23], a été interprétée comme le résultat probable de lacunes d'archivage introduites par les processus taphonomiques [8].

Néanmoins, malgré les problèmes de distorsion liés à la collecte des échantillons et au contexte taphonomique des gisements fossilifères, diverses études démontrent que, dans beaucoup de cas, les archives paléontologiques correspondent bien à une réalité première. Par exemple, la faible représentation des macroinvertébrés benthiques dans le Trias inférieur a longtemps été interprétée comme la conséquence de conditions de fossilisation défavorables. Cependant, l'analyse de données provenant de sources multiples indique qu'il s'agit bien d'une réalité ayant une signification paléocéologique [11].

### 3. Le contexte environnemental du Trias inférieur

Des conditions environnementales hostiles ont manifestement prévalu durant une grande partie du Trias

always clearly established. For many fossil invertebrates, it is difficult to identify monophyletic groups. Concerning the insects, for example [3], phylogenies of many fossil clades are generally unknown. Similarly, in certain vertebrate taxa, 'ghost lineages' [29] require correction of the extinction impact. From another source, the gastropods are well known as exhibiting the phenomenon of 'Lazarus' taxa (23), which has been interpreted as possibly caused by taphonomic processes [8].

And, yet, through the distortion of sampling problems and taphonomic effects, a variety of studies demonstrate that, in many cases, a primary signal can be read. For example, the record of benthic macroinvertebrates in the Early Triassic has been postulated to indicate a preservation gap. However, analysis of a variety of data sources indicates that, at least for paleoecological interpretations, this part of the fossil record largely records a primary signal [11].

### 3. Early Triassic environmental context

It is apparent that deleterious environmental conditions prevailed throughout much of the Early Triassic, which contributed to a delayed recovery [5,17,35]. Many of these conditions can ultimately be traced back to the eruption of the Siberian Traps and the likely global warming that this period of intense continental volcanism created [5]. On the continents, there is significant evidence for climatic aridification [29,34], although warm, moist conditions were present in high latitudes [34].

Examples of deleterious environmental conditions include episodes of oceanic anoxia, hypercapnia and influx of hydrogen sulfide [6,21,34,35]. Various paleoecological and sedimentological features, such as the presence of disaster taxa and forms [16], including microbial buildups and stromatolites, as well as seafloor calcium carbonate precipitates [1,26], testify to the processes and effects of environmental degradation. The widespread presence of an unusual microgastropod biofacies [12], as well as the lack of reefs built by colonial metazoans in shallow-water Early Triassic environments [26], point to the likely existence of a biocalcification crisis in shallow surface waters during this time [10,12].

Other aspects of the stratigraphic record, as well as evidence from stable isotopes, help provide a greater

inférieur, retardant d'autant le moment de la reconquête [5,17,35]. À bien des égards, elles peuvent être reliées à l'intense activité volcanique continentale qui s'exprima dans les trapps de Sibérie et au réchauffement climatique global qui, selon toute vraisemblance, s'ensuivit [5]. Sur les continents, les preuves d'un climat aride sont évidentes [29,34], bien que le contexte climatique des hautes latitudes se soit révélé chaud et humide [34].

Un environnement hostile à la vie était entretenu, par exemple, par des phases d'anoxie océanique, des teneurs excessives en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère, des émissions d'hydrogène sulfuré [6,21,34,35]. Différentes particularités paléocéologiques et sédimentologiques, telle la présence de taxons et de formations « désastres » [16], incluant les bioconstructions microbiennes et les stromatolites, ainsi que les précipitations de carbonates de calcium sur les fonds marins [1,26], témoignent des modalités et des répercussions d'une dégradation sévère de l'environnement. La large distribution spatiale d'un biofaciès insolite, celui des microgastéropodes [12], ainsi que l'absence des récifs édifiés par des métazoaires coloniaux dans les milieux d'eau peu profonde du début du Trias [26], attestent l'existence probable, durant cet intervalle de temps, d'une crise de la biocalcification qui a affecté les environnements d'eaux peu profondes [10,12].

La compréhension du contexte environnemental du début du Mésozoïque est complétée par des observations tirées des successions stratigraphiques, ainsi que par les enseignements des isotopes stables. Les ichnofossiles, qui témoignent d'une activité biologique autochtone, indiquent que la bioturbation était significativement réduite durant toute la durée du Trias inférieur [11,25], confirmant la persistance de conditions de stress biologique durant tout cet intervalle de temps. Des fluctuations anormales de plusieurs ensembles d'isotopes stables renforcent l'idée que le Trias inférieur correspondait à une période de perturbations environnementales exceptionnellement rudes [6,21,24].

#### 4. La reconquête dans l'espace et le temps

Une longue période de réorganisation du réservoir marin de carbone, qui a perduré jusqu'à l'Anisien inférieur, se déduit des variations notables qui affectent les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  [6,24]. La reconquête semble s'être produite plus précocement dans le milieu marin : à

l'understanding of environmental conditions during the beginning of the Mesozoic. Trace fossils represent *in situ* paleobiologic data, and studies show that bioturbation was reduced in a variety of ways throughout the Early Triassic [11,25], indicating that environmental conditions that would cause significant biotic stress existed during this time. Startling fluctuations in the records of several stable isotope systems through this interval also highlight the Early Triassic as a time of unusual environmental change [6,21,24].

#### 4. Variability of the recovery in space and time

Highly variable  $\delta^{13}\text{C}$  values indicate a long period of reorganization of the global carbon reservoir, until the Early Anisian [6,24]. The recovery seems more rapid in the marine realm: Olenekian for the gastropod recovery [23], Spathian or Anisian for the ammonoids [22], and Middle Triassic (7–8 Ma) for the reefs [26]. In contrast, for terrestrial environments, it is about 10–14 Myr for the flora (Anisian or end of the Middle Triassic) [15].

Spatial analysis of the recovery indicates that it first began in high latitudes [25,33], but the pattern of occurrence of the common microgastropod biofacies demonstrates that aspects of the recovery started sooner than the Middle Triassic in low paleolatitudes [12]. All of this evidence points to a complex interval of environmental stress that varied in time and space through the Early Triassic and into the Middle Triassic. An exception to this concerns the ammonoids where the recovery appears to have proceeded at a similar fashion on a global scale [22].

#### 5. Patterns of recovery

##### 5.1. Faunal turnover

After a mass extinction event, the renewal of the biosphere might proceed from a diversification of survivor taxa or through the emergence of entirely new lineages [19]. For the Triassic, an important post-crisis diversification is recorded among the echinoderms [31], the entomofauna [3] and the land plants [15]. In many situations, it appears that the taxa that permitted the expansion of life after the end-Permian crisis were already present in Palaeozoic ecosystems, but as a minor component. Sometimes these precursors are not recorded, but inferred from cladistic analysis, because of the lack

l'Olenekien pour les gastéropodes [23], au Spathien ou à l'Anisien pour les ammonoïdes [22], au Trias moyen (entre 7 et 8 Ma) pour les récifs [26]. En revanche, sur les terres émergées, la restauration de la flore a nécessité entre 10 et 14 Ma (Anisien ou fin du Trias moyen) [15].

L'analyse spatiale de la reconquête triasique indique que celle-ci a démarré d'abord sous les hautes latitudes [25,33]. Cependant, à l'instar du cas particulier du biofaciès à microgastéropodes, certaines modalités de la reconquête ont pu se dérouler avant le Trias moyen sous les basses latitudes [12]. Toutes ces données soulignent le caractère complexe du stress environnemental qui a perduré durant le Trias inférieur, un contexte dont les effets différaient à la fois dans le temps et dans l'espace. Une exception à ce constat est illustrée par les ammonoïdes, mollusques pélagiques dont la reconquête a progressé d'une manière similaire sur l'ensemble du globe [22].

## 5. Les modalités de la reconquête

### 5.1. Le renouvellement des faunes

La restauration de la biosphère consécutive à une extinction en masse peut s'effectuer, soit par la diversification de taxons ayant survécu à la crise, soit par l'émergence de lignées nouvelles [19]. Au Trias, d'importantes radiations se sont produites après la crise permienne parmi les échinodermes [31] ou l'entomofaune [3], ainsi que chez les végétaux terrestres [15]. Dans bien des cas, il apparaît que les taxons qui se trouvent à l'origine de la renaissance de la biosphère étaient déjà présents dans les écosystèmes paléozoïques, quoique en faibles proportions. En raison des lacunes de la documentation paléontologique du Permien, ces précurseurs n'ont pas toujours été retrouvés, mais leur existence se déduit bien souvent des analyses cladistiques. Ainsi, fréquemment, la renaissance et la reconquête triasiques étaient anticipées au sein de la biosphère paléozoïque.

Au début du Trias, de nombreux changements écologiques ont affecté les paléocommunautés benthiques des mers peu profondes, en particulier une réduction de la diversité alpha, la prédominance écologique des lamellibranches, des gastéropodes et des lingules, ainsi qu'une limitation de l'extension et de l'étagement de la bioturbation [11]. Simultanément, s'est produite une prolifération des bioconstructions de type microbia-

of fossil documentation in Permian deposits. In many ways, the Triassic recovery is anticipated in the Paleozoic biosphere.

Numerous ecological changes are evident from study of shallow marine level-bottom paleocommunities, including a reduction in alpha diversity, change in ecological dominants to bivalves, gastropods, and *Lingula*, as well as reduction in tiering and extent of bioturbation [11]. In Early Triassic reef ecosystems, microbialites proliferate [1] before the re-establishment of metazoan reefs in the Middle Triassic [26].

### 5.2. Recovery stages

For some groups, distinct phases of recovery can be identified: a survival interval with the occurrence of survivors from the end-Permian mass extinction, and a repopulation interval with evolutionary innovations. An example of this includes the foraminifera [16], where the recovery was preceded by a more or less long survival period, and the proliferation of 'disaster' forms. On the continents, the lycopsid *Pleuromeia* flora preceded a Middle Triassic flora dominated by conifers [15].

### 5.3. Morphological innovations

An interesting pattern of the recovery is furnished by the ammonoids, where their evolutionary participation in the recovery is better indicated by morphological innovations rather than changes in taxonomic diversity [22]. This implies that a 'new deal' was necessary to adapt these organisms to Triassic post-mass extinction environments.

### 5.4. Opportunistic behavior

Although bivalves are the most abundant macroinvertebrates in Early Triassic benthic environments, other taxa at times proliferated to become ecological dominants. The best example of this is the microgastropods, which are found as ecological dominants in numerous shell beds indicating opportunistic behavior as a response to harsh environmental conditions [12,23]. In these settings, microgastropods accumulated to rock-building densities, creating a unique biofacies of the Early Triassic [12].

### 5.5. The « Lilliput » effect

Widespread organism size reduction, in what has been termed the 'Lilliput' effect [32], is found in the

lites [1], avant que réapparaissent, au cours du Trias moyen, des récifs à mézozoaires [26].

### 5.2. *Les étapes de la reconquête*

Chez plusieurs groupes, deux phases successives de reconquête ont pu être distinguées : une phase de survie définie par la présence de rescapés des extinctions en masse de la fin du Permien, et une phase de repopulation caractérisée par l'essor d'innovations évolutives. Cette modalité est illustrée, en particulier, chez les foraminifères, pour lesquels la reconquête fut précédée d'une période de survie plus ou moins longue [16], et par la prolifération de taxons « désastres ». Sur les continents, la flore à *Pleuromeia*, une lycopside, précède les végétations du Trias moyen, dominées par les conifères [15].

### 5.3. *Les innovations morphologiques*

Un aspect intéressant de la reconquête triasique est illustré par les ammonoïdes. Leur contribution au renouvellement de la biosphère se traduit, en effet, davantage par des innovations morphologiques qu'à travers des changements de la diversité taxonomique [22]. Une sorte de « nouvelle donne » s'avérait nécessaire pour adapter les organismes vivants aux nouvelles conditions environnementales mises en place après la crise du Permien.

### 5.4. *Les comportements opportunistes*

Bien que les lamellibranches représentent les macroinvertébrés les plus nombreux dans les milieux benthiques du début du Trias, d'autres taxons ont proliféré durant cet intervalle de temps, donnant naissance à des groupes écologiquement dominants. Le meilleur exemple est celui des microgastéropodes, qui constituent les taxons dominants dans de nombreux bancs coquilliers. Il s'agit du comportement d'organismes opportunistes qui tirent profit d'un contexte environnemental hostile aux autres êtres vivants [12,23]. Par leur accumulation, les microgastéropodes peuvent générer de véritables roches, un biofaciès original dans le Trias inférieur [12].

### 5.5. *L'effet « Lilliput »*

Une réduction de la taille, qualifiée d'effet « Lilliput » [32], est largement répandue chez les taxons du Trias inférieur. Tel est le cas du conifère *Aethophyllum* de l'Anisien de la France, dont la nature herbacée a

Early Triassic. For example, size reduction is documented in the herbaceous conifer *Aethophyllum* from the Anisian of France, a pattern which favored great numerical abundance and rapid reconquest of disturbed habitats [15]. Early Triassic terrestrial vertebrates are also represented by small amphibians and small reptiles [29]. Concerning the marine realm, all known Early Triassic echinoderms were small-sized animals [31]. Another well-known example is Early Triassic gastropods, where large gastropods are almost non-existent, and the gastropod faunas, as noted above, are almost solely microgastropods [12].

### 5.6. *Lazarus and disaster taxa*

Lazarus taxa vanish from the stratigraphic record during a mass extinction, are not present during part or most of the recovery, and then reappear in the record [18]. As previously noted, this phenomenon may be due to the operation of differential taphonomic processes, but could also be due to reductions in population size during a recovery [23] or the presence of refugia [13].

Certain organisms proliferated during this Early Triassic time of 'relaxed' ecology, and these are termed disaster taxa or forms [11,16]. Due to reduction in depth and amount of bioturbation coupled with unusual seawater geochemical conditions, thriving microbial communities were able to construct stromatolites and other microbial build-ups, and their unusual abundance in many Early Triassic environments has also led to them being termed disaster forms [1,26].

### 5.7. *Refugia*

In order to explain the recolonisation of devastated environments by living organisms, many workers evoke the existence of refugia, i.e. habitats where suitable conditions persisted during the crisis interval. They act like an oasis in an inhospitable world. During the recovery stage, the recolonisation started from there. The existence of refugia has commonly been hypothesized, but never demonstrated. For example, environments transitional from nearshore to terrestrial, where physicochemical factors remained compatible with the development of life during the crisis interval, are proposed to have acted as refugia. The 'Grès à Voltzia' Formation of eastern France, Anisian in age, corresponds possibly to such an environmental refugium [13]. As a result of the dramatic environmental disturbance occurring during the end-Permian mass extinctions, habitat

favorisé une grande densité de peuplement et une rapide reconquête des milieux décimés [15]. Il en est de même des vertébrés terrestres du Trias inférieur, qui sont représentés par des amphibiens et des reptiles de petite taille [29]. Dans le domaine marin, tous les échinodermes du Trias inférieur correspondent à des animaux de petite dimension [31]. Les gastéropodes constituent un autre bon exemple de l'effet « Lilliput ». En effet, la faune des gastéropodes du Trias inférieur est presque uniquement représentée par des microgastéropodes, les taxons de grande taille étant pratiquement inexistant [12].

#### 5.6. Les taxons « Lazare » et les taxons « désastres »

Par taxons « Lazare », on désigne des organismes vivants qui disparaissent de la documentation paléontologique durant les périodes de crise biologique, demeurent absents durant une partie de la durée de la reconquête pour réapparaître ensuite [18]. Comme on l'a rappelé précédemment, cette manifestation peut résulter de différents processus taphonomiques, mais peut également traduire une réduction de la taille des populations au moment de la reconquête [23] ou l'existence de refuges [13].

Certains organismes vivants peuvent proliférer abondamment dans le contexte écologiquement dégradé du début du Trias. Ils sont qualifiés de taxons ou de formes « désastres » [11,16]. Des communautés microbiennes prospèrent, édifiant des stromatolites et d'autres bioconstructions microbiennes à la faveur d'une diminution à la fois de l'importance de la bioturbation et de la profondeur de son impact dans les substrats, conjuguée avec des caractéristiques géochimiques anormales des eaux océaniques. Elles furent également rapportées à des formes « désastres » en raison de leur abondance exceptionnelle dans de nombreux environnements du Trias inférieur [1,26].

#### 5.7. Les refuges

Pour expliquer la recolonisation par les organismes vivants des environnements dévastés lors des extinctions en masse, de nombreux auteurs ont invoqué l'existence de refuges, c'est-à-dire de milieux où des conditions compatibles avec le maintien de la vie ont persisté durant toute la durée de la crise. Les refuges sont comparables à des oasis subsistant au milieu d'un monde hostile. C'est à partir d'eux qu'aurait démarré la recolonisation au moment de la reconquête. L'existence de

shrinkage favored survival of taxa inherited from the Paleozoic living fossils, and representatives of 'modern' faunas, as well as pioneering species able to later recolonize decimated habitats.

#### 6. Lessons for the present

Effectively, a variety of data demonstrates that continued environmental stress for eukaryotes after the end-Permian mass extinction was the main contributor to the development of the Early Mesozoic fossil record. The detailed analysis of biotic recovery from ancient mass extinctions, like that documented by the contributions within this issue, provides fascinating insights on how the Earth's biota responds to severe stress. The sixth mass extinction and probably the worst is in progress. Biodiversity has declined dramatically and the climatic context continues to deteriorate. From the human perspective, such biological crises and their recoveries operate over very long time scales. Restoration of faunal and floral diversity proceeds extremely slowly. Perhaps we can imagine that in the distant future the National Parks will act as refugia? In this regard, our goal in understanding the biotic response to these past crises should be to develop a general understanding of the biotic properties of these crisis intervals, with the ultimate aim of providing strategies to help manage the current biodiversity crisis.

#### Acknowledgements

We thank all our colleagues who agreed to participate in this special issue of *Comptes rendus Palevol* as well as the French Academy of Sciences for the opportunity to publish this synthesis.

David J. Bottjer \*  
 Department of Earth Sciences,  
 University of Southern California,  
 Los Angeles, CA 90089-0740, États-Unis

Jean-Claude Gall  
 Laboratoire de paléontologie,  
 université Louis-Pasteur & UMR 5143 du CNRS,  
 1, rue Blessig, 67084 Strasbourg cedex, France

Available online 12 September 2005

refuges fut souvent admise, mais jamais démontrée. On a estimé, par exemple, que les milieux de transition entre le domaine littoral et les terres émergées, où les paramètres physico-chimiques demeuraient compatibles avec l'installation d'êtres vivants durant les périodes de crise, étaient censés abriter de tels refuges. Le Grès à Voltzia de l'Est de la France, d'âge Anisien, pourrait correspondre à un tel environnement refuge [13]. À la suite des perturbations considérables de l'environnement, intervenues lors de la crise de la fin du Permien, la fragmentation des habitats a favorisé localement la survie de taxons hérités du Paléozoïque et de fossiles vivants, ainsi que de taxons annonçant les faunes modernes et d'espèces pionnières pouvant assurer plus tard la recolonisation des espaces dévastés

## 6. Des enseignements pour les temps présents ?

À l'évidence, tout un ensemble de données convergentes atteste que le renouvellement biologique du début du Mésozoïque est à rapporter, en premier lieu, à la persistance d'un stress environnemental auquel furent soumis les eucaryotes après la crise de la fin du Permien. L'analyse fine des processus à l'œuvre lors des reconquêtes qui succèdent aux crises biologiques, à l'instar de ceux décrits dans le présent volume, apporte un éclairage fascinant sur les réponses des biocénoses à des conditions de stress sévère de l'environnement planétaire. Nous vivons aujourd'hui la sixième et peut-être la plus dramatique des crises biologiques. La biodiversité s'est réduite considérablement et le contexte climatique continue à se détériorer. Crise biologique et temps de la reconquête font appel à des durées sans commune mesure avec la brièveté d'une existence humaine. Faunes et flores se restaurent à des rythmes extrêmement lents. Peut-être, dans un avenir très lointain, les Parcs naturels nationaux joueront-ils le rôle des refuges ? L'objectif que nous poursuivons, grâce à une meilleure connaissance des réponses des êtres vivants confrontés aux crises du passé géologique, est de mieux comprendre les caractéristiques biologiques des périodes de crise, avec, comme ultime ambition, de proposer des stratégies pour aider à gérer la crise actuelle de la biodiversité.

## Remerciements

Il nous est agréable de remercier tous nos collègues qui ont apporté leur contribution à ce numéro théma-

tique des *Comptes rendus Palevol*, ainsi que l'Académie des sciences, qui a suscité cette synthèse.

David J. Bottjer \*  
*Department of Earth Sciences,  
 University of Southern California,  
 Los Angeles, CA 90089-0740, États-Unis*

Jean-Claude Gall  
*Laboratoire de paléontologie,  
 université Louis-Pasteur & UMR 5143 du CNRS,  
 1, rue Blessig, 67084 Strasbourg cedex, France*

Disponible sur internet le 12 septembre 2005

## References

- [1] A. Baud, S. Richo, J. Marcoux, Calcimicrobial cap rocks from the basal Triassic units of the Taurus (SW Turkey), an anachronistic facies before the biotic recovery, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [2] M.J. Benton, Diversification and extinction in the history of life, *Science* 268 (1995) 52–58.
- [3] O. Béthoux, F. Papier, A. Nel, The Triassic radiation of the entomofauna, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [4] D.J. Bottjer, Biotic recovery from mass extinctions, in: D.E.G. Briggs, P.R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell Science, 2001, pp. 202–206.
- [5] D.J. Bottjer, The beginning of the Mesozoic: 70 million years of environmental stress and extinction, in: P.D. Taylor (Ed.), *Extinctions in the History of Life*, Cambridge University Press, 2004, pp. 99–118.
- [6] F.A. Corsetti, A. Baud, P.J. Marenco, S. Richo, Summary of Early Triassic carbon isotope records, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [7] D.H. Erwin, The Permo-Triassic extinction, *Nature* 367 (1994) 231–236.
- [8] D.H. Erwin, Understanding biotic recoveries: extinction, survival, and preservation during the End-Permian mass extinction, in: D. Jablonski, D.H. Erwin, J.H. Lipps (Eds.), *Evolutionary Paleobiology*, University of Chicago Press, USA, 1996, pp. 398–418.
- [9] D.H. Erwin, *Extinction: How life on Earth nearly ended 250 million years ago*, Princeton University Press, 2006 (in press).
- [10] M.L. Fraiser, D.J. Bottjer, Acid seas and mid-Phanerozoic biocalcification crises, *PaleoBios* 25 (2 suppl.) (2005) 45–46.
- [11] M.L. Fraiser, D.J. Bottjer, Restructuring in benthic level-bottom shallow marine communities due to prolonged environmental stress following the end-Permian mass extinction, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [12] M.L. Fraiser, R.J. Twitchett, D.J. Bottjer, Unique microgastropod biofacies in the Early Triassic: indicator of long-term biotic stress and the pattern of biotic recovery after the end-Permian mass extinction, *C. R. Palevol* 4 (2005).



- [13] J.C. Gall, L. Grauvogel-Stamm, The early Middle Triassic 'Grès à Voltzia' Formation of eastern France: a model of environmental refugium, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [14] J.C. Gall, L. Grauvogel-Stamm, A. Nel, F. Papier, La crise biologique du Permien et la renaissance triasique, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIa* 326 (1998) 1–12.
- [15] L. Grauvogel-Stamm, S.R. Ash, Recovery of the Triassic land flora from the end-Permian life crisis, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [16] J.R. Groves, D. Altiner, Survival and recovery of calcareous foraminifera pursuant to the end-Permian mass extinction, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [17] A. Hallam, P.B. Wignall, *Mass extinctions and their aftermath*, Oxford University Press, New York, 1997.
- [18] D. Jablonski, Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach, in: D.K. Elliott (Ed.), *Dynamics of extinction*, John Wiley and Sons, New York, 1986, pp. 183–230.
- [19] E.G. Kauffman, D.H. Erwin, Surviving mass extinctions, *Geotimes* 14 (3) (1995) 14–17.
- [20] C.V. Looy, W.A. Brugman, D.L. Dilcher, H. Visscher, The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian-Triassic ecologic crisis, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96 (1999) 13857–13862.
- [21] P.J. Marenco, F.A. Corsetti, D.J. Bottjer, A. Baud, A.J. Kaufman, Sulfur isotope anomalies and the end-Permian mass extinction, *PaleoBios* 25 (2 suppl.) (2005) 80.
- [22] A.J. McGowan, Ammonoid recovery from the Late Permian mass extinction event, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [23] A. Nützel, Recovery of gastropods in the Early Triassic, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [24] J.L. Payne, D.J. Lehmann, J. Wei, M.J. Orchard, D.P. Schrag, A.H. Knoll, Large perturbations of the carbon cycle during recovery from the end-Permian extinction, *Science* (2004) 506–509.
- [25] S.B. Pruss, D.J. Bottjer, Early Triassic trace fossils of the western United States and their implications for prolonged environmental stress from the end-Permian mass extinction, *Palaaios* (2004) 551–564.
- [26] S.B. Pruss, D.J. Bottjer, The reorganization of reef communities following the end-Permian mass extinction, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [27] D.M. Raup, J.J. Sepkoski Jr., Mass extinctions in the fossil record, *Science* 215 (1982) 1501–1503.
- [28] J.K. Schubert, D.J. Bottjer, Aftermath of the Permian-Triassic mass extinction event: Paleocology of Lower Triassic carbonates in the western USA, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 116 (1995) 1–39.
- [29] R. Smith, J. Botha, The recovery of terrestrial vertebrate diversity in the South African Karoo Basin after the end-Permian extinction, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [30] R.J. Twitchett, Palaeoenvironments and faunal recovery after the end-Permian mass extinction, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 154 (1999) 27–37.
- [31] R.J. Twitchett, T. Oji, Early Triassic recovery of echinoderms, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [32] A. Urbanek, Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model, *Hist. Biol.* 7 (1993) 29–50.
- [33] P.B. Wignall, R. Morante, R. Newton, The Permo-Triassic transition in Spitsbergen:  $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$  chemostratigraphy, Fe and S geochemistry, facies, fauna and trace fossils, *Geol. Mag.* 135 (1998) 47–62.
- [34] A.D. Woods, Palaeoceanographic and climatic context of Early Triassic time, *C. R. Palevol* 4 (2005).
- [35] A.D. Woods, D.J. Bottjer, M. Mutti, J. Morrison, Lower Triassic large seafloor carbonate cements: their origin and a mechanism for the prolonged biotic recovery from the end-Permian mass extinction, *Geology* 27 (1999) 645–648.