



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com



Editorial/Éditorial

Stratigraphic range, identification of fragmentary fossils, and the Permo/Triassic crisis



Étendue stratigraphique, identification de fossiles fragmentaires et crise Permo/Triasique

1. English version

In this issue, you can read about the surprising discovery of vertebrae that appear to belong to a Permian taxon (Diadectomorpha, Pareiasauria, or Seymouriamorpha) in strata of the Sanga do Cabral Formation (Piñeiro et al., 2015) in Brazil, which has been considered to have been Early Triassic by many authors (Abdala et al., 2002; Dias-da-Silva et al., 2006). Documenting the survival of any of these taxa across the Permo/Triassic boundary, which coincides with the greatest biological crisis in the last 600 Ma (Smith and Botha-Brink, 2014; Ward et al., 2005) would be interesting enough (in addition to showing their presence in South America, where they were previously unknown). But in the first draft, the authors dared to suggest that these vertebrae probably belonged to Diadectomorpha, a taxon that was then considered to have become extinct towards the end of the Early Permian because it is unknown in more recent strata; the most recent known diadectomorph dated from more than 273 Ma (Kissel, 2010: fig. 37). Naturally, the referees expressed their skepticism and requested a more conservative (more open) identification of the vertebrae. After all, diadectomorphs are reasonably well-represented in Permo-Carboniferous strata, as shown by an unpublished compilation by M. Fau, P. Drapeau and me, which documents 18 occurrences (a taxon present in a stratum) of diadectomorphs in the Late Carboniferous and Early Permian. Knowing that the stratigraphic range of diadectomorphs extended over approximately 34 Ma (from about 306 Ma to about 272 Ma), and if we assume that their observed stratigraphic distribution within that time frame is random, it is possible to compute the upper end of the 95% confidence interval (CI) of the true stratigraphic range using formulae developed by Strauss and Sadler (1989). This yields a 19.3% range extension, which translates into 6.6 Ma, which means that the 95% CI would

2. Version française

Dans ce fascicule, vous pourrez lire la surprenante découverte de vertèbres qui semblent appartenir à un taxon permien (Diadectomorpha, Pareiasauria, ou Seymouriamorpha), mais qui proviennent de strates de la formation brésilienne Sanga do Cabral (Piñeiro et al., 2015), qui a été considérée comme datant du Trias inférieur par de nombreux auteurs (Abdala et al., 2002 ; Dias-da-Silva et al., 2006). Documenter la survie de n'importe lequel de ces taxons à travers la limite Permo/Triasique, qui coïncide avec la plus grande crise biologique des derniers 600 Ma (Smith et Botha-Brink, 2014 ; Ward et al., 2005) serait assez intéressant (en plus de documenter leur présence en Amérique du Sud, où ils étaient auparavant inconnus). Mais dans la première version du texte, les auteurs avaient eu l'audace de suggérer que ces vertèbres appartenaient probablement à un diadectomorphe, un taxon qui était alors considéré comme s'étant éteint vers la fin du Permien inférieur, car il était inconnu dans les strates plus récentes ; les derniers diadectomorphes étaient datés à plus de 272 Ma (Kissel, 2010 : fig. 37). Naturellement, les rapporteurs exprimèrent leur scepticisme et recommandèrent une identification plus circonspecte (plus ouverte) de ces vertèbres. Après tout, les diadectomorphes sont raisonnablement bien représentés dans les strates permo-carbonifères, comme le démontre une compilation inédite par M. Fau, P. Drapeau et moi-même. Cette compilation démontre 18 occurrences (présences d'un taxon dans une strate) de diadectomorphes dans le Carbonifère supérieur et le Permien inférieur. Sachant que l'étendue stratigraphique observée des diadectomorphes représente environ 34 Ma (de 306 Ma à 272 Ma environ), et si on postule que leur distribution stratigraphique dans cet intervalle est aléatoire, il est possible de calculer la limite supérieure de l'intervalle de confiance (IC) à 95 %

barely reach 265.7 Ma (the exact age of the youngest diadectomorph then known was more than 272.3 Ma, give or take 0.5 Ma), which translates into a Wordian, Middle Permian age (Shen et al., 2013). To sum up, this implies that the probability that diadectomorphs survived beyond the Wordian was less than 5%, given that we know their stratigraphic occurrences. In this light, the changes requested by the referees (and the reasoning that must have prompted these requests) did not seem unreasonable, especially given the few diagnostic characters that can be recognized in vertebrae, and the ever-present possibility of convergent evolution.

Yet, shortly after I sent the decision letter on the draft, I was invited to review a paper that demonstrated, based on more complete remains (including a partial skull) that diadectomorphs survived well into the Late Permian, at least in China (Liu and Bever, 2015), which is doubly surprising because diadectomorphs were previously unknown from the continental plates that subsequently became Asia. This fossil, from the Shangshihezi (Upper Shihhotse) Formation, Henan Province, dates from about 255 Ma (Wuchiapingian) thus extends the stratigraphic range of diadectomorphs by at least 16 Ma (given the uncertainties about the age of both relevant fossils). This sheds new light on the possible identity of the enigmatic vertebrae from the Sanga do Cabral Formation. Are Piñeiro et al. (2015) correct in suggesting that the Sanga do Cabral Formation may be older (Later Permian) than most authors suggest, in which case these vertebrae may be approximately contemporary with the Late Permian diadectomorph from China? On the other hand, if the Sanga do Cabral Formation indeed dates from the Triassic as many authors argue, these vertebrae suggest that diadectomorphs, seymouriamorphs or pareiasaurs survived the end-Permian event. This would be extremely interesting because all three are currently thought to have become extinct either before or during this crisis (Bulanov, 2003: fig. 55; Ruta et al., 2011). Clearly, more work is warranted on the Sanga do Cabral Formation to better date it and better document its fauna.

Why would the statistics, if we had computed them as outlined above (and the less formalized reasoning that the referees must have made), have misled us in rejecting a diadectomorph identification for vertebrae that come from Permo/Triassic strata (about 255–245 Ma)? The reason is simple; the formula by Strauss and Sadler (1989) assumes a random distribution of the fossils in time (at least some time beyond the latest observed fossil). In this case, the assumption is clearly not met; the rich Permo-Carboniferous strata from North America and Europe are succeeded in the Middle and (to a lesser extent) Late Permian by few, poorly fossiliferous exposures on these continents, though they do document the survival of a few typical Permo-Carboniferous clades into the Middle Permian (Reisz and Laurin, 2004). Some authors proposed the term “Olson’s gap” for this, but fairly rich fossiliferous strata exist in the Middle and Late Permian; they are simply located elsewhere, in Russia (Reisz and Laurin, 2002) and in South Africa, where Middle Permian survivors of typically Permo-Carboniferous clades are already known (Modesto

de la véritable étendue stratigraphique, en utilisant les formules développées par Strauss et Sadler (1989). Ceci donne une extension supplémentaire de 19,3 %, ce qui représente 6,6 Ma et indique donc que l’IC à 95 % atteindrait à peine 265,7 Ma (l’âge minimal du diadectomorphe le plus récent alors connu était de 272,3 Ma, plus ou moins 0,5 Ma), ce qui le place dans le Wordien, au Permien moyen (Shen et al., 2013). Pour résumer, ceci implique que la probabilité que les diadectomorphes aient survécu après le Wordien était inférieure à 5 %, selon ces données. À la lumière de ces faits, les changements requis par les rapporteurs (et les raisonnements qui ont dû les justifier) ne semblaient pas déraisonnables, spécialement en raison du faible nombre de caractères diagnostiques qui peuvent être reconnus sur des vertèbres, et la possibilité toujours présente d’une évolution convergente.

Peu après avoir envoyé ma lettre de décision, je fus invité à évaluer un article qui démontrait, à l’aide d’un spécimen plus complet (un crâne partiel) que les diadectomorphes avaient survécu jusqu’au Permien supérieur, au moins en Chine (Liu et Bever, 2015), ce qui est doublement surprenant, car les diadectomorphes étaient précédemment inconnus sur les plaques continentales qui formèrent plus tard l’Asie. Ce fossile, de la formation Shangshihezi (Shihhotse supérieure), de la province de Henan, date d’environ 255 Ma (Wuchiapingien), ce qui augmente l’étendue stratigraphique des diadectomorphes d’au moins 16 Ma (vu les incertitudes des âges des deux fossiles concernés). Ceci fournit un éclairage nouveau sur l’identité possible des vertèbres énigmatiques de la formation Sanga do Cabral. Piñeiro et al. (2015) ont-ils raison de suggérer que la formation Sanga do Cabral est plus ancienne (Permien supérieur) que communément admis, auquel cas ces vertèbres pourraient être approximativement contemporaines du diadectomorphe chinois du Permien supérieur ? Si la formation Sanga do Cabral est réellement triasique, comme le suggèrent de nombreux auteurs, ces vertèbres laissent à penser que les diadectomorphes, seymouriamorphes ou paréiasaures ont survécu à la crise Permo/Triasique. Ceci serait très intéressant, car on pense généralement que ces trois taxons se sont éteints avant, ou pendant cette crise (Bulanov, 2003 : fig. 55 ; Ruta et al., 2011). D’où l’intérêt de prospecter plus avant la formation Sanga do Cabral pour mieux la dater et connaître davantage sa faune.

Pourquoi les statistiques, si nous les avons calculées comme expliqué ci-dessus (et les raisonnements moins formalisés qu’ont dû faire les rapporteurs) nous auraient-elles induits en erreur et conduits à rejeter une possible attribution de ces vertèbres provenant de strates permo/triasiques (environ 255–245 Ma) au taxon Diadectomorpha ? La raison est simple ; la formule de Strauss et Sadler (1989) s’applique si la distribution des fossiles dans le temps est aléatoire (au moins pendant un certain temps au-delà de l’étendue stratigraphique observée). Dans ce cas, cette hypothèse n’est pas plausible ; les riches strates permo-carbonifères d’Amérique du Nord et d’Europe sont suivies, au Permien moyen et, dans une moindre mesure, au Permien

et al., 2011). The report by Piñeiro et al. (2015) raises the possibility that other relictual taxa might be encountered there in the future. Obviously, more paleontological field work outside the well-prospected North American and European strata will be required to better understand the extinction dynamics of tetrapods around the greatest mass extinction of the Phanerozoic.

supérieur, par quelques strates peu fossilifères, sur ces continents, même si elles documentent la survie de quelques clades typiquement permo-carbonifères jusque dans le Permien moyen (Reisz et Laurin, 2004). Certains auteurs ont proposé l'expression « lacune d'Olson » pour ceci, mais des strates fortement fossilifères existent au Permien moyen et supérieur ; néanmoins, elles se trouvent ailleurs, en Russie (Reisz et Laurin, 2002) et en Afrique du Sud, où des survivants de clades typiquement permo-carbonifères se retrouvent dans le Permien moyen (Modesto et al., 2011). Le rapport de Piñeiro et al. (2015) soulève la possibilité que d'autres taxons relictuels y soient découverts dans le futur. Il est clair qu'une prospection paléontologique plus approfondie, hors des strates bien connues d'Amérique du Nord et d'Europe, est requise, pour mieux comprendre la dynamique de l'extinction des tétrapodes dans le cadre de la plus grande extinction de masse du Phanérozoïque.

References

- Abdala, F., Dias-da-Silva, S., Cisneros, J.C., 2002. First record of non-mammalian cynodonts (Therapsida) in the Sanga do Cabral Formation (Early Triassic) of southern Brazil. *Palaeont. Afr.* 38, 92–97.
- Bulanov, V.V., 2003. Evolution and systematics of seymouriamorph parareptiles. *Paleontol. J.* 37, 1–105.
- Dias-da-Silva, S., Modesto, S.P., Schultz, C.L., 2006. New material of *Procolophon* (Parareptilia: Procolophonoidea) from the Lower Triassic of Brazil, with remarks on the ages of the Sanga do Cabral and Buena Vista formations of South America. *Can. J. Earth Sci.* 43, 1685–1693.
- Kissel, R., (PhD Thesis) 2010. Morphology, Phylogeny, and Evolution of Diadectidae (Cotylosauria: Diadectomorpha). Ecology & Evolutionary Biology. University of Toronto, Toronto.
- Liu, J., Bever, G., 2015. The last diadectomorph sheds light on Late Palaeozoic tetrapod biogeography. *Biol. Lett.* 11, 20150100.
- Modesto, S.P., Smith, R.M.H., Campione, N., Reisz, s.E.R.R., 2011. The last “pelycosaur”: a varanopid synapsid from the *Pristerognathus* Assemblage Zone, Middle Permian of South Africa. *Naturwissenschaften* 98, 1027–1034.
- Piñeiro, G., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., Velozo, P., 2015. Reassessing the affinities of vertebral remains from Permo-Triassic beds of Gondwana. *C. R. Palevol* 14, 387–402.
- Reisz, R.R., Laurin, M., 2002. The reptile *Macroleter*, the first vertebrate evidence for correlation of Upper Permian continental strata of North America and Russia. *Reply GSA Bull.* 114, 1176–1177.
- Reisz, R.R., Laurin, M., 2004. A reevaluation of the enigmatic Permian synapsid *Watongia* and of its stratigraphic significance. *Can. J. Earth Sci.* 41, 377–386.
- Ruta, M., Cisneros, J.C., Liebrecht, T., Tsuji, L.A., Müller, J., 2011. Amniotes through major biological crises: faunal turnover among Parareptiles and the end-Permian mass extinction. *Palaeontology* 54, 1117–1137.
- Shen, S.-Z., Schneider, J.W., Angiolini, L., Henderson, C.M., 2013. The International Permian Timescale: March 2013 update. *New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.* 60, 411–416.
- Smith, R.M.H., Botha-Brink, J., 2014. Anatomy of a mass extinction: sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permo-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 396, 99–118.
- Strauss, D., Sadler, P.M., 1989. Classical confidence intervals and Bayesian probability estimates for ends of local taxon ranges. *Math. Geol.* 21, 411–427.
- Ward, P.D., Botha, J., Buick, R., De Kock, M.O., Erwin, D.H., Garrisson, G.H., Kirschvink, J.L., Smith, R., 2005. Abrupt and gradual extinction among Late Permian land vertebrates in the Karoo Basin, South Africa. *Science* 307, 709–714.

Michel Laurin
UMR 7207, CR2P, (Centre de recherches sur
la paléobiodiversité et les
paléoenvironnements), Sorbonne Universités,
CNRS/MNHN/UPMC, Muséum national
d'histoire naturelle, département
« Histoire de la Terre », bâtiment de géologie,
case postale 48, 57, rue Cuvier,
75231 Paris cedex 05, France
E-mail address: laurin@mnhn.fr