

Les rudistes de la Mésogée.

1ère partie - Anatomie et biotope

S. Piérard, C. Piérard-Franchimont et G.E. Piérard

402, rue du Sart Tilman

4031 Angleur

Chronique des aléas d'une vie jusqu'à l'extinction

La vie est âgée de 3,8 milliards d'années pendant lesquelles de grands cataclysmes planétaires ont eu lieu. Ils ont été responsables de la disparition d'un grand nombre d'espèces animales et végétales. Ils ont également favorisé certains aspects de l'évolution en sélectionnant les organismes les plus aptes à s'adapter aux nouveaux biotopes. La biodiversité d'aujourd'hui en est en partie la résultante.

Les rudistes ont été des habitants des mers chaudes de l'ère secondaire au cours de laquelle deux épisodes graves de destruction les ont décimés. Ils ont chaque fois échappé à un destin fatal. C'est la troisième grande crise globale à la limite du Crétacé et du Tertiaire qui a définitivement scellé leur destin en aboutissant à leur extinction. La vie et la mort des rudistes ont en fait été gouvernées par des modifications géochimiques de l'océan et par des bouleversements climatiques. La disparition des rudistes coïncide avec celle des dinosaures et des ammonites.

Les rudistes

Les rudistes étaient des animaux marins constituant une superfamille de la classe des bivalves lamellibranches de l'embranchement des mollusques. Dérivant des *Mégalo-**odons* du Dévonien, ils sont apparus au Silurien, se sont développés au Jurassique supérieur et ont disparu à la fin du Crétacé, il y a 65 millions d'années. Au cours de cette période de près de 90 millions d'années, ils ont évolué constamment et ont atteint un extraordinaire succès. Ils se répartissaient en sept familles qui sont les Dicératidés, les Réquiénidés, les Monopleuridés, les Caprotinidés, les Caprinidés, les Hippuritidés et les Radiolitidés. Certains rudistes atteignaient une grande taille dépassant 50 cm de diamètre dans des couches du Maastrichtien.

La coquille des rudistes était très épaisse, globuleuse, tordue et peu ornée, plus ou moins inéquivalve (Fig. 1-3).

Fig.1 *Diceras arietinum* LAMARCK
Oxfordien (Jurassique supérieur) - Dompcevrin, France
Exemple d'individu possédant 2 valves bien développées

Fig.2 *Toucasia carinata* METHERON
Aptien (Crétacé inférieur) - Orgon, France
Les 2 valves de l'animal inégales sont bien vivibles sur cet individu, l'une à l'avant plan, l'autre à l'arrière plan.

La coquille des rudistes était composée d'une couche interne et d'une couche intermédiaire aragonitiques, et d'une couche externe calcitique faiblement magnésienne. L'aragonite et la calcite sont deux formes minérales du carbonate de calcium, la première étant instable à température ordinaire et recristallisant en calcite lors de la fossilisation. L'épaisseur de la couche aragonitique intermédiaire variait selon les familles de rudistes.

Fig.3 *Requienia ammonia* GOLDFUSS

Urgonien (Crétacé inférieur) - Robion, France.

Deux individus accolés; on ne voit, de l'individu de droite, qu'une seule grosse valve enroulée, par laquelle se fixait l'animal.

Au fil des époques, les rudistes à aragonite dominante prévalaient sur les rudistes à calcite, ou inversement. En fait, la température de l'eau déterminait probablement la précipitation respective d'aragonite et de calcite. L'apparition de structures calcitiques au cours de l'évolution des rudistes ou au sein d'une même espèce aurait été favorisée par une baisse de la température de l'eau de mer. Néanmoins, la composition géochimique de l'eau aurait également joué un rôle, en particulier la teneur en dioxyde de carbone dissout et la proportion relative de calcium et de magnésium ionisés. Cette proportion a

peut-être changé au cours du temps en fonction de l'activité volcanique des dorsales océaniques.

Les rudistes étaient ancrés par une des valves sur le sol marin ou sur une autre coquille. Par suite de sa fixation dans une eau peu profonde, la valve d'ancrage s'était épaissie et allongée en forme de cône, résistant ainsi aux mouvements des vagues et éloignant l'ouverture du fond. Cette valve fixée, souvent cylindro-cônique et parcourue par deux sillons longitudinaux, était plus développée que la valve libre. La valve fixée possédait plusieurs planchers qui correspondaient aux différentes loges d'habitation au cours de la croissance. Elle possédait également au moins deux piliers et une crête ligamentaire internes. Chez les formes évoluées, la valve libre, plus légère, jouait le rôle d'un couvercle. Dans les types spécialisés, la valve libre portait des oscules qui en réduisaient le poids. Les rudistes s'étaient cependant largement diversifiés sur le plan morphologique et, dans certains genres, les deux valves étaient bien développées (Fig. 1).

A l'exception du genre *Diceras*, la charnière unissant les deux valves comprenait deux dents et une fossette dans la valve libre. La valve fixée présentait en regard de ces structures une dent et deux fossettes. Ces dents étaient robustes, ce qui a valu aux rudistes le qualificatif de « Pachyodonte ». L'ouverture des valves était assurée par un ligament externe et la fermeture résultait de l'action de muscles internes. Les deux muscles adducteurs étaient insérés directement sur la coquille ou sur des apophyses myophores. Le ligament était très réduit et même absent chez plusieurs espèces. Chez les rudistes sans ligament, le mécanisme d'ouverture des valves ne pouvait être assuré que par la turgescence du manteau ou par le système musculaire. Certaines espèces qui ne pouvaient peut-être pas entrebailler leurs valves auraient assuré leurs échanges

avec l'eau de mer par un système de canaux présents sur la bordure des valves. Les bords du manteau tapissant l'intérieur des deux valves filtraient l'eau de mer pour collecter les particules en suspension dont les rudistes se nourrissaient. Chez certaines espèces, le manteau était muni de tentacules marginaux.

On distingue chez les rudistes trois stratégies de croissance. Ceux qui s'élevaient avaient une haute valve cônique et ressemblaient aux coraux solitaires. Ceux qui s'accrochaient, souvent à un substrat dur ou à une surface sédimentaire ferme, avaient une forme de chignon plat (Fig 2, 3). D'autres étaient étendus avec de larges valves s'étendant latéralement de façon extravagante sur le fond de la mer, comme de larges croissants calicifiés.

Biotope des rudistes

Au moment de l'apogée des rudistes, le niveau des mers était si élevé que plus des trois quarts de la surface terrestre était immergée. La Mésogée, encore appelée Thétis, était une vaste étendue marine riche en rudistes qui couvrait l'espace compris actuellement entre les Caraïbes et l'Himalaya.

Les trois facteurs qui semblent avoir joué un rôle important dans la répartition des organismes marins sont la profondeur, l'agitation de l'eau et sa teneur en matières en suspension. Les constructions coralliennes occupaient les zones plus profondes et plus externes des plates-formes marines, les plus exposées aux vagues et aux courants. Les rudistes se tenaient dans une position intermédiaire, moyennement profonde et agitée. Les peuplements de foraminifères se développaient dans les zones internes les moins profondes et les plus protégées. Ce schéma de zonation s'est souvent réalisé au cours

du Crétacé inférieur. Parfois cependant, les rudistes proliféraient dans les endroits peu profonds de la mer, parfois proches des rivages, voire même sur l'estran. Ces animaux étaient solitaires ou constituaient des colonies parfois denses. Par coalescence des coquilles, ils ont formé des récifs calcaires sans jamais avoir été de vrais constructeurs de récifs. A l'étage géologique du Maastrichtien qui clôt l'ère secondaire, les biotopes à rudistes couvraient de larges étendues correspondant aux régions actuellement occupées par l'Amérique centrale, les Caraïbes, le sud-ouest de la France, les Pyrénées, l'Espagne, l'Italie du sud, la péninsule balkanique, la Turquie, le nord de la péninsule Arabique, l'Iran, l'Inde, le Turkmenistan, le Tibet et certains guyots tels que les îles Marshall.

Les rudistes n'étaient pas les seuls organismes peuplant les eaux peu profondes et chaudes de la Mésogée. De nombreux autres groupes d'organismes marins vivaient en association avec eux. Certains, comme les algues rouges, les cyanobactéries, les stromatopores et les coraux, participaient à l'édification des bioconstructions. D'autres, comme les algues vertes, les foraminifères benthiques, les bryozoaires, les bivalves, les gastéropodes et les échinodermes se développaient au voisinage des peuplements de rudistes. Enfin, des organismes perforants, comme les éponges clones ou des annélidés, assuraient la destruction des coquilles mortes. Ainsi se constituait une communauté de vie en équilibre dynamique avec l'environnement au sein duquel chaque groupe occupait une niche écologique particulière.

Certains rudistes possédaient une valve supérieure qui ne recouvrait pas entièrement la valve fixée. Les bords du manteau ainsi exposés à la lumière étaient

donc peut-être en contact symbiotique avec des algues zooxanthelles qui sont des dinoflagellés de couleur brune. Selon cette hypothèse, les zooxanthelles auraient trouvé dans les tissus de l'hôte un microenvironnement protégé couvrant leurs besoins en lumière, nutriments, dioxyde de carbone et éléments traces. Les bivalves auraient tiré profit de l'activité photosynthétique des algues pour assurer leur croissance et une calcification plus rapide. En effet, l'extraction du dioxyde de carbone au cours de la photosynthèse algale aurait facilité chez les rudistes la transformation des bicarbonates dissouts en carbonates précipités. Cette activité photosymbiotique ne se serait manifestée avec ampleur que dans des eaux peu profondes où la lumière était suffisante. Si les rudistes vivaient en association avec les zooxanthelles, ils étaient, comme elles, sensibles aux variations de température et d'éclairement, ce qui pourrait être un des facteurs expliquant certaines crises chez les rudistes, voire leur disparition à la fin du Crétacé.

Au Crétacé inférieur, la compétition entre rudistes et coraux ne paraissait se manifester qu'aux frontières de leurs niches écologiques respectives. Dans les environnements côtiers où se déversaient des boues et des sables continentaux et où les eaux étaient moins claires, les peuplements de rudistes et d'éponges calcaires ont proliféré, souvent au détriment d'autres groupes tels que les coraux. Cette adaptation des rudistes aux eaux un peu troubles est vraisemblablement due à leur faculté à filtrer l'eau de mer.

A la fin du Crétacé, les rudistes ont souvent dominé les coraux au sein des mêmes récifs. Le rôle effacé des coraux par rapport aux rudistes résultait moins d'une

compétition biologique que de la composition des mers du Crétacé dont la teneur en dioxyde de carbone dissout était élevée. Cette situation était favorable au développement des organismes à coquille calcitique tels que les rudistes alors qu'elle était défavorable aux organismes à squelette aragonitique tels que les coraux.

Références

Philip J. Biostratigraphie et paléobiogéographie des rudistes : évolution des concepts et progrès récents, Bull Soc Géol France, 169, 689-708, 1998.

Philip J. Une extinction dans les mers tropicales de l'ère secondaire. Pour la Science, Dossier : la valse des espèces, 86-93, 2000.

Ross D.J. et Skelton P.W. Rudist formations of the Cretaceous: a palaeoecological, sedimentological and stratigraphical review. Sedim Rev 1, 73-91, 1993.

Seilacher A. Rudists as bivalvian dinosaurs. In: Bivalves. an eon of evolution. Ed: PA Johnston & JA Haggard, University of Calgary Press pp 423-436, 1998.

Les rudistes de la Mésogée.

2 ème partie - Géoclimatologie et destin tragique d'une vie

S. Piérard, C. Piérard-Franchimont et G.E. Piérard

402, rue du Sart Tilman

4031 Angleur

L'évolution des rudistes a souffert à la période médio-aptienne, il y a 117 millions d'années, et à la limite des périodes cénomanienne et turonienne, il y a 94 millions d'années. La troisième crise à la fin du Crétacé leur a été fatale.

Sur 32 espèces de rudistes présentes avant la crise médio-aptienne, cinq seulement ont persisté au cataclysme. Sur 16 genres, 5 ont disparu, 8 ont persisté. Dans un processus évolutif dénomé « Lazare », 3 des genres se sont effacés pour réapparaître en force quelques millions d'années plus tard. Trois genres nouveaux sont apparus après la crise. Celle-ci a aussi touché les algues vertes et les foraminifères benthiques. Tout l'écosystème de mer chaude a ainsi été bouleversé pendant près d'un million d'années.

L'une des causes de ces extinctions biologiques serait une désorganisation anoxique des couches océaniques. Des eaux à la fois pauvres en oxygène libre et riches en nutriments et en sulfures seraient remontées en surface où elles auraient altéré la biodiversité.

Il est également possible que des changements géochimiques de la mer se soient répercutés sur la biominéralisation des coquilles. Ainsi, la sécrétion de l'aragonite aurait été perturbée et les rudistes munis de coquilles composées en majorité d'aragonite auraient disparu au profit d'autres rudistes à coquilles calcitiques. L'origine de ces modifications géochimiques pourrait être une recrudescence de l'activité des dorsales océaniques. Le volcanisme sous-marin aurait en fait produit un excédent de dioxyde de carbone et une diminution du rapport magnésium / calcium, favorisant ainsi la bioprécipitation de calcite.

A la limite du Cénomanién et du Turonien, en moins d'un million d'années, plus de la moitié des genres de rudistes ont disparu, et certains semblent s'être effacés pour réapparaître deux millions d'années plus tard. La famille, des *Hippuritidae* est apparue soudainement, sans forme ancestrale reconnue. L'extinction a frappé massivement les rudistes à aragonite dominante (*Caprotinidae* et *Caprinidae*). Inversement, les rudistes à calcite dominante tels que les *Radiolitidae* n'ont apparemment pas été affectés. Les foraminifères benthiques ont subi aussi une crise, puisque 18 espèces se sont éteintes et seulement trois ont survécu au passage entre le Cénomanién et le Turonien.

Les modalités de cette crise rappellent celles de la destruction médio-aptienne. La disparition des récifs à rudistes des guyots du Pacifique à cette époque serait attribuée à des remontées d'eau appauvrie en oxygène libre. Néanmoins, plusieurs indices militent en faveur d'un refroidissement des eaux du nord de la Méditerranée car des blocs de galets glaciaires sont présents en Grande Bretagne dans les dépôts de craie de la fin du Cénomanién. Dans les milieux marins de faible profondeur, la production

carbonatée a été fortement perturbée. De plus, sur les plates-formes continentales, des surfaces d'érosion sans dépôt présentent les traces d'une régression marine.

A la limite du Cénomanién et du Turonien, de fortes anomalies ont existé dans les rapports isotopiques de l'oxygène ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$), du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et du manganèse. Un refroidissement atmosphérique s'est produit à ce moment, en relation avec une diminution de la concentration en CO_2 et de l'effet de serre. Ceci était dû à la séquestration d'une grande quantité de matière organique dans les métaux marins et continentaux. Les couches déposées dans ces endroits étaient en effet nettement enrichies en matière organique vraisemblablement à cause d'une stagnation des eaux profondes.

Ainsi donc, les deux premières crises dans l'évolution des rudistes accompagnaient des bouleversements globaux de l'environnement. Des changements climatiques soudains seraient les principaux responsables sans exclure d'autres facteurs aux origines encore méconnues.

Après ces crises, les rudistes se sont développés à nouveau dans la Mésogée bénéficiant de conditions climatiques plus stables et favorables. Ce développement, accompagné d'une diversification importante, a continué sans perturbation notable pendant environ 22 millions d'années. L'extinction définitive des rudistes n'est survenue que dans les trois derniers millions d'années de l'ère Secondaire, soit entre 68 et 65 millions d'années avant notre ère. Cette extermination contemporaine de celle des dinosaures et des ammonites ne s'est pas faite brutalement, mais plutôt par paliers

successifs. De plus, les disparitions des rudistes n'ont pas été synchronisées dans tous leurs biotopes du monde.

Des bouleversements paléogéographiques ont affecté les plates-formes continentales de la Mésogée pendant près de dix millions d'années, entre la fin de l'époque maastrichtienne et le début du Tertiaire. Dans certaines régions, ces événements se sont traduits par des ébauches de plissements géologiques, alors que dans d'autres un important retrait de la mer est survenu. Dans les deux cas, les couches riches en rudistes de la période maastrichtienne ont été érodées avant le dépôt des premières couches du Tertiaire.

Certaines régions cependant ont échappé à ces bouleversements. Une première vague de disparitions des rudistes s'est produite il y a environ 69 millions d'années dans le sud de la péninsule arabique et dans les Caraïbes. Une deuxième vague de disparitions est intervenue il y a environ 66 millions d'années, particulièrement à l'étage maastrichtien du Limbourg hollandais. Les derniers rudistes, comprenant cinq espèces, ont constitué un niveau situé cinq mètres sous la limite entre le Crétacé et le Tertiaire. Dans les Pyrénées, c'est à la même époque que se placerait la disparition des deux derniers genres monospécifiques de rudistes.

La dernière vague de disparitions jouxte ou recouvre la limite entre le Crétacé et le Tertiaire, il y a 65 millions d'années. Au Danemark et au Texas, un seul genre de rudistes subsistait à cette période. En Slovénie, neuf espèces appartenant à quatre genres de rudistes étaient encore présentes. Par rapport aux couches sous-jacentes du Maastrichtien supérieur, la diversité d'espèces s'est sensiblement réduite. Ainsi, la

région adriatique a constitué un îlot refuge privilégié et unique où les communautés de rudistes survivaient. Partout ailleurs, l'écosystème à rudistes avait déjà disparu.

La composition géochimique de l'océan ne semble pas s'être modifiée considérablement à la fin du Crétacé. Seule une érosion continentale accrue avait libéré du strontium en plus grandes quantités. Pour autant, cette modification n'aurait pas eu d'effet sur la sécrétion du carbonate de calcium par les rudistes à coquille calcitique du Maastrichtien.

Un changement climatique avec refroidissement de la Mésogée par paliers serait survenu aux hautes et moyennes latitudes au milieu du Maastrichtien correspondant aux quatre derniers millions d'années du Crétacé. Une réorganisation majeure de la circulation océanique se serait produite sous l'effet d'une intense activité tectonique de la planète. Ce refroidissement s'était accompagné d'une chute importante du niveau marin.

L'effondrement de l'écosystème des rudistes par le refroidissement marin a peut-être été également favorisé par des modifications des conditions trophiques accompagnant des remontées d'eau froide des profondeurs vers la surface. Les eaux rendues plus fertiles par la présence de phosphore et d'azote auraient déséquilibré l'écosystème et favorisé la pullulation d'algues vertes associées à des échinodermes, des ostracodes et de petits foraminifères benthiques prenant la place des rudistes.

Le changement écologique qui a causé la disparition progressive des rudistes au milieu du Maastrichtien serait donc lié à des perturbations climatiques durables auxquelles s'ajoute un épisode brutal d'origine extraterrestre. Une gigantesque

météorite aurait causé une catastrophe biologique sans précédent à la fin du Crétacé. Le cratère d'impact supposé à Chicxulub, dans la province mexicaine du Yucatan, a fourni un argument majeur à cette théorie. Un réchauffement soudain, intense et transitoire de la biosphère s'est accompagné de la projection de poussières et de composés provenant de la volatilisation des roches du cratère. Des acides de nature sulfurique et nitrique auraient de plus été produits lors de l'impact. Les poussières ont probablement obscurci le ciel suffisamment longtemps pour affecter les organismes photosymbiotiques et pour diminuer la température du globe. Ce bouleversement majeur de l'environnement a vraisemblablement contribué à l'extinction définitive des derniers rudistes.

Références

Buffetant E. Les extinctions d'espèces dans l'histoire de la vie. Pour la science. Dossier : la valse des espèces, 4-11, 2000.

Erwin D. La plus importante des extinctions en masse. Pour la science. Dossier: la valse des espèces, 48-53, 2000.

Johnson CC et EG. Kauffmann EG.. Maastrichtian extinction patterns of caribbean province rudistids. In : Cretaceous-Tertiary mass extinction : biotic and environmental changes Ed. : N. MacLeod et G. Keller, WW. Norton & Company. New York- London, p 231-274, 1996.

Philip J. Une extinction dans les mers tropicales de l'ère secondaire. Pour la Science, Dossier : la valse des espèces, 86-93, 2000.

Piérard S, Piérard-Franchimont C et Piérard GE. Plaidoyer pour la biodiversité au crépuscule du deuxième millénaire. Rev Verv Hist Nat, 55, 63-68, 1998.

Rocchia R et Robin E. L'origine extraterrestre de la crise du Crétacé-Tertiaire. Pour la science. Dossier : la valse des espèces, 94-99, 2000.

