HAL open science

Un regard paléontologique sur la ”6e extinction de masse”.

Emmanuel Fara

▶ To cite this version:

Emmanuel Fara. Un regard paléontologique sur la ”6e extinction de masse”.. 16èmes Rencontres Bourgogne-Franche-Comté Nature, Oct 2019, Saint-Brisson, France. pp.195-201. hal-03006726

HAL Id: hal-03006726

https://hal.science/hal-03006726v1

Submitted on 26 Feb 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

Un regard paléontologique sur la « 6ème extinction de masse »

A paleontological viewpoint on the "6th mass extinction"

Emmanuel Fara[1]

[1] UMR CNRS/uB/EPHE 6282 Biogéosciences, Université Bourgogne Franche-Comté, 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon

Résumé

Une extinction est la disparition totale des représentants d'un groupe naturel d'organismes, c'est-à-dire d'un groupe monophylétique. Ce phénomène, omniprésent dans l'histoire du monde vivant, est largement documenté par les archives paléontologiques. Le registre fossile permet d'observer des disparitions d'espèces sur plusieurs centaines de millions d'années, éclairant ainsi la notion de risque d'extinction qui est cœur des débats sur ce qui appelé aujourd'hui la « 6ème extinction de masse». Les informations paléontologiques ont notamment permis de montrer que les caractères biologiques et écologiques associés au risque d'extinction tendent à être phylogénétiquement conservés dans l'histoire d'un clade. Outre l'enregistrement d'extinctions ne faisant pas intervenir l'espèce humaine, les données paléontologiques documentent aussi les dynamiques et les modalités de récupération post-crises et offrent donc une perspective temporelle à de nombreuses interrogations scientifiques et sociétales. Jusqu'à présent, les études se sont essentiellement focalisées sur les facteurs déclencheurs des extinctions, négligeant le plus souvent les mécanismes liés aux caractéristiques écologiques des organismes. Au-delà de la prise en compte des effets d'échelle, le défi majeur est désormais d'appréhender frontalement les processus écologiques ayant fait disparaître ou survivre les espèces au cours de l'histoire du vivant.

Mots clés: Extinction, Paléontologie, Registre fossile, Phylogénie, Survie.

Abstract

The erosion of biodiversity is undoubtedly a major scientific and societal concern. While conservation biologists investigate current extinction risks and their potential consequences, palaeontologists contribute to the debate by putting modern extinctions into a deep-time perspective. Extinction can be defined as the disappearance of all representatives of a monophyletic group. The fossil record offers a unique opportunity to document extinction patterns with no human-driven cause and to unveil long-term post-crisis recovery dynamics. Palaeontological data show that extinction-prone species tend to be phylogenetically clustered over several millions of years, suggesting that extinction-related traits are themselves conserved throughout the history of many clades. So far, studies of past extinctions have essentially investigated the proximal causes of biological crises, thus neglecting the intermediate, physiological and ecological processes actually leading to the disappearance of species. Beyond issues of scales and completeness, a major challenge for palaeontologists is now to study the ecological processes that led to the extinction or survival of species throughout the history of Life.

Key-words: Extinction, Palaeontology, Fossil record, Phylogeny, Survival.

Introduction

L'érosion de la biodiversité actuelle est une des préoccupations majeures de nos sociétés et l'impact direct et indirect des activités humaines sur le monde vivant ne fait plus aucun doute. Cependant, face aux modifications environnementales récentes, les réponses biologiques sont extrêmement hétérogènes dans l'espace et dans le temps si bien que toute extrapolation dans ces deux dimensions est compromise (Levin 1992, Brown 1995, Maurer 1999, Gaston & Blackburn 2000, Walther et al. 2002, Gaston 2003, Jablonski 2007). Ce constat est d'autant plus frustrant qu'il freine considérablement le développement de modèles prédictifs sur le long terme. Deux causes principales peuvent être invoquées. La première est d'ordre scalaire : alors que l'essentiel des études écologiques se font à l'échelle locale et sur des durées allant de quelques jours à quelques décennies, les processus climatiques et océaniques évoluent

quant à eux sur des échelles bien plus vastes (Stommel 1963, Root & Schneider 1993, Lawton 1999). La seconde cause tient à la complexité des interactions écologiques et évolutives dont la dimensionnalité et les propriétés émergentes ne permettent pas d'extrapoler les observations ni les processus d'une échelle à une autre (MacArthur 1972, Jablonski & Sepkoski 1996, Maurer 1999, Gaston & Blackburn 2000, Walther et al. 2002, Gaston 2003, Agrawal et al. 2007, Jablonski 2007). Le problème de l'extrapolation peut être contourné en observant directement la biodiversité à de grandes échelles d'espace et de temps, qui sont respectivement les prérogatives essentielles, mais non exclusives, de la macroécologie et de la macroévolution (Brown & Maurer 1989, Brown 1995, Rosensweig 1995, Gaston & Blackburn 2000, Blackburn & Gaston 2003, Jablonski 2007, 2009, Escarguel et al. 2011). Dans ce contexte, le registre fossile offre un cadre unificateur à la macroécologie et à la macroévolution dont la convergence scalaire permet d'étudier directement les grandes facettes de la biodiversité à l'échelle des temps géologiques.

De l'intérêt des données paléontologiques

Au-delà d'une simple documentation à une échelle temporelle inaccessible par ailleurs, un des objectifs ultimes de la démarche paléontologique est d'offrir une perspective historique à de nombreuses interrogations scientifiques et sociétales portant sur le monde vivant et sa relative fragilité. Cette mission paléontologique n'est pas récente. En effet, si l'étude des fossiles avait conduit certains intellectuels de la fin du XVIIIème siècle à envisager de grandes catastrophes dans l'histoire du monde vivant, on doit à Georges Cuvier (1825) la formalisation de ce phénomène dans son *Discours sur les révolutions de la surface du Globe*. L'étude de ces événements catastrophiques connût une nouvelle période de gloire dans l'intervalle 1960-1990, en lien avec l'émergence de la paléontologie nomothétique et quantitative (Newell 1967, Raup & Sepkoski 1982, Flessa & Jablonski 1983, Sepkoski 1986, 1993, Benton 1995) et avec la médiatisation des hypothèses météoritique et volcanique impliquées dans la célèbre disparition des dinosaures non-aviens à la limite Crétacé-Tertiaire (Alvarez et al. 1980, Courtillot et al. 1988).

En dépit de son caractère incomplet, en quoi le registre fossile peut-il être utile aux débats sur la crise actuelle de la biodiversité? Nous ne mentionnerons ici que quatre intérêts. Le premier

est celui de la profondeur temporelle offerte par les archives paléontologiques. Ces dernières offrent un recul de plusieurs centaines de millions d'années mais permet aussi d'appréhender la trajectoire de la biodiversité à divers niveaux de résolution spatio-temporelle. Le second intérêt est que le registre fossile nous informe sur des organismes et des écosystèmes dont beaucoup n'ont pas d'équivalents modernes. De plus, les clades fossiles possédant des représentants actuels et ayant traversé des épisodes de réchauffement climatique peuvent servir de « laboratoires naturels » afin d'appréhender les dynamiques d'extinction. Le troisième intérêt est que le registre fossile indique des extinctions confirmées, contrairement à de nombreux travaux néontologiques reposant sur des risques d'extinction évalués, le plus souvent à partir de la liste rouge des espèces menacées de l'IUCN (Russell et al. 1998, Bielby et al. 2006, Purvis 2008). Enfin, les fossiles nous permettent de voir « l'après-extinction » et ainsi d'évaluer les dynamiques de récupération post-crises et les conséquences macroévolutives de la disparition massive d'espèces (Jablonski 1986b, 2005, 2008, Hallam & Wignall 1997, Erwin 2001, Brayard et al. 2009).

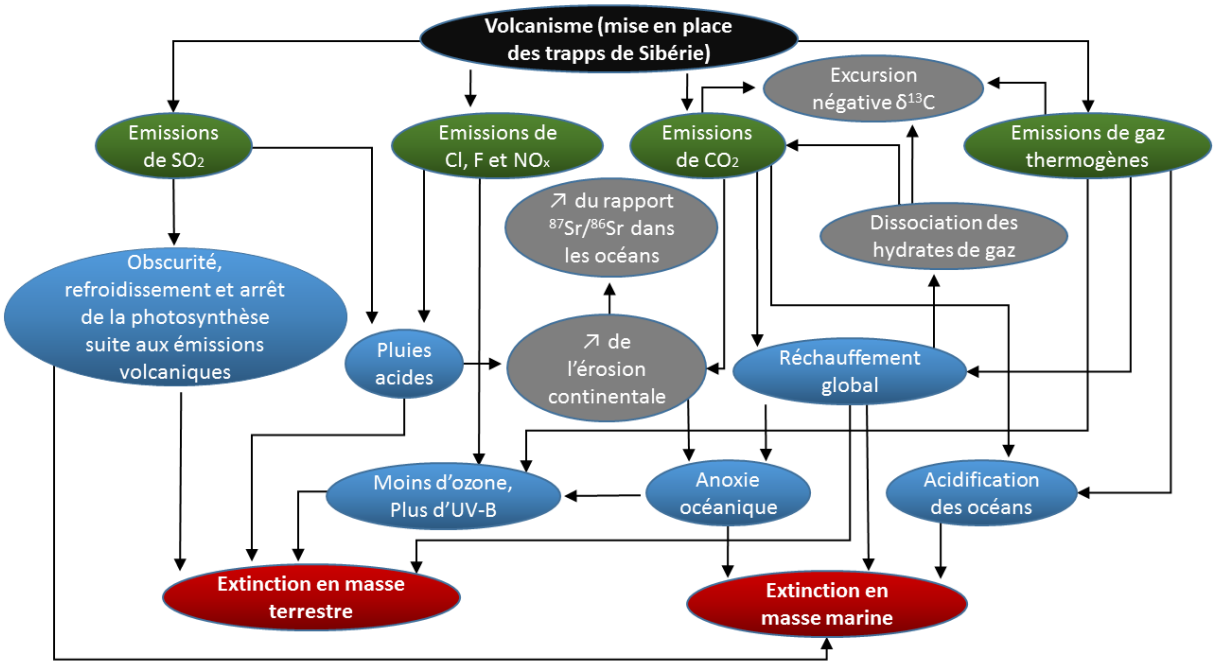
Notion d'extinction et regard critique sur les extinctions de masse

Que ce soit dans le contexte de débats néontologiques ou paléontologiques, le phénomène d'extinction est une notion intuitive mais parfois délicate à quantifier. On peut définir une extinction comme la disparition totale des représentants d'un groupe naturel d'organismes, c'est-à-dire d'un groupe monophylétique (tous les descendants d'un même ancêtre). Cette définition stricte a comme ambition d'exclure (ou pour le moins de limiter) le biais des pseudo-extinctions, c'est-à-dire des disparitions de taxons paraphylétiques, polyphylétiques, ou celles résultant de simples changements dans la dénomination des taxons (Smith 1994). Une véritable extinction locale affectera le plus souvent des populations, voire des espèces endémiques, alors que des extinctions régionales ou globales seront susceptibles d'entraîner la disparition de clades beaucoup plus inclusifs. Les premières seront rarement détectables dans le registre fossile, les secondes le seront, en particulier pour les organismes munis d'un squelette dont le potentiel de fossilisation est plus élevé.

L'identification quantitative des 5 extinctions de masse (« Big Five ») dans le registre fossile par Raup & Sepkoski (1982) nous amène à nous interroger sur ce qui est désormais connu sous le vocable de « 6ème extinction » (Leakey & Lewin 1995, Le Guyader 2008, Barnosky et

al. 2011, Kolbert 2014). Une telle appellation présente l'avantage d'augmenter l'impact médiatique sur ce thème et de contribuer à une prise de conscience collective. Cependant, il n'est pas certain que le numéro « 6 » soit pertinent en tant que tel. Par exemple, la crise ayant lieu vers la fin du Dévonien (il y a 372 millions d'années), identifée parmi les 5 extinctions de masse, pourrait bien résulter d'un taux d'extinction moyennement élevé concomitant à une baisse du taux d'apparition et des effets d'échantillonnage (Bambach et al. 2004, Stanley 2016). L'impact écologique important de cette crise dans les océans dévoniens montre aussi que la seule considération des taux d'extinction n'est pas suffisante pour qualifier les événements biotiques majeurs (Stanley 2016). Parallèlement, d'autres crises pourraient bien décrocher le titre d'extinction de masse, telle que l'événement biotique ayant marqué la fin du Smithien (Trias Inférieur ; Orchard 2007, Brayard et al. 2009, Sun et al. 2012, Romano et al. 2013). Si Raup & Sepkoski (1982) et Jablonski (1986a) ont distingué, à raison, les extinctions de masse des extinctions de fond (extinctions fréquentes et de moindre ampleur), il ne faudrait cependant pas considérer la distribution des intensités d'extinctions passées comme bimodale car il existe un continuum entre ces deux extrêmes. Les extinctions d'intensité intermédiaire peuvent ainsi être tout aussi informatives que les « Big Five » dans les débats actuels (Payne & Finnegan 2007, Hardy et al. 2012).

Le tableau d'honneur des crises anciennes ne doit par ailleurs pas occulter plusieurs critiques portant sur le traitement analytique qui leur a été appliqué à la fin du XXème siècle. Par exemple, on peut déplorer la focalisation de nombreux auteurs sur l'étude des taxons éteints au détriment des taxons survivants. Cette approche a souvent été associée à des hypothèses bâties sur la mono-causalité des crises, concept erroné (mais encore bien ancré dans l'esprit du grand public) pour la majorité des extinctions de grande ampleur. On sait aujourd'hui que les grandes extinctions ont des causes multiples, concomitantes et souvent liées entre elles. Cette prise de conscience a conduit à la proposition de scénarios plus ou moins complexes mais qui restent cantonnés aux causes extrinsèques (Figure 1).



Légende Figure 1 : ***Diagramme résumant les relations causales à l'origine de l'extinction de masse marquant la limite Permien-Trias, il y a 252 millions d'années (modifié d'après Bond & Wignall 2014). Les cadres en bleu sont censés illustrer les "mécanismes tueurs". Si ce type de scénario complexe a le mérite de relier les causes extrinsèques entre elles, les mécanismes écologiques menant effectivement à l'extinction et l'explication de la sélectivité en sont notoirement absents.***

Le défaut majeur de ces modèles est qu'ils passent directement d'un ensemble de causes proximales à l'extinction elle-même, négligeant de fait la phase intermédiaire reposant sur les caractéristiques physiologiques et écologiques des organismes. En d'autres termes, la plupart des auteurs ont trop longtemps confondu *causes* et *processus* d'extinction. Il est évident que dans ce cadre, l'intégration de la survie, et donc de la sélectivité, est bien plus heuristique que ne peut l'être la considération des seules extinctions. Survie et sélectivité sont nos meilleures alliées pour tester les modèles d'extinctions et améliorer notre compréhension des *processus* menant à la disparition ou non des taxons. Mais la dualité extinction-survie doit être modérée. Les données paléontologiques montrent en effet qu'il existe une grande diversité de réponses biologiques lors des crises, telles que celles éventuellement illustrées par les taxons « profiteurs » ou les taxons « Lazares » (Jablonski 1986b, Fara 2001). De plus, Jablonski (1986a, 2005) a rappelé à juste titre que la signature sélective des extinctions de masse ne correspondait pas toujours aux prédictions habituellement correctes lors des extinctions de fond, montrant ainsi la particularité du régime macroévolutif.

Les taxons apparentés tendent à partager une même fragilité face aux extinctions

Les groupes d'organismes ne sont pas égaux face à l'extinction et ils ne l'ont probablement jamais été. Sur les 300 000 espèces menacées à l'heure actuelle (soit 27% des espèces évaluées), il existe de forts contrastes à l'échelle des grands groupes. On compte par exemple 14% d'espèces menacées chez les oiseaux contre 41% chez les amphibiens (IUCN 2019, version 2019-3). A l'échelle de l'arbre du vivant et de son histoire géologique, la distribution phylogénétique des extinctions n'est donc pas aléatoire (Raup 1991, McKinney 1997, Bennett & Owens 1997, Russell et al. 1998, Purvis et al. 2005, Bielby et al. 2006, Purvis 2008, Roy et al. 2009, Hardy et al. 2012, Krug & Patzowsky 2015). Ce constat a deux implications majeures :

La première est que les études quantitatives sur les extinctions ne peuvent pas considérer les espèces comme des observations statistiquement indépendantes. Cette autocorrélation phylogénétique, au même titre que l'autocorrélation spatiale et temporelle, doit donc être intégrée de manière explicite dans les analyses quantitatives. Cette prise de conscience, formalisée relativement récemment en écologie (Felsenstein 1985, Harvey & Pagel 1991, Smith 1994, Purvis et al. 2005), a fait naître un arsenal méthodologique qui n'a dès lors eu de cesse de se développer et dont une partie concerne les extinctions (Freckleton et al. 2002, Purvis 2008, Roy et al. 2009, Fritz & Purvis 2010, Hardy et al. 2012, Tomiya 2013, Huang et al. 2015, Soul & Friedmann 2017). Plus largement, l'intégration de la phylogénie a également stimulé l'évaluation du nombre de lignées survivantes mais non préservées dans le registre fossile à l'issue de grands événements d'extinction (Smith 1994, Fara 2004).

La seconde implication est que les caractères biologiques et écologiques associés au risque d'extinction sont phylogénétiquement conservés (Bennett & Owens 1997, Purvis 2008, Davies et al. 2008, Roy et al. 2009, Green et al. 2011, Smits 2015). En effet, des taxons apparentés partagent de nombreux points communs, incluant ceux conférant à leurs propriétaires un risque d'extinction élevé. À l'échelle des temps géologiques, on pourrait s'attendre à ce que ce phénomène conduise à la disparition des clades montrant de tels symptômes. Or il n'en n'est rien. La propriété d'être « à risque » peut être conservée par un même clade sur des dizaines de millions d'années (Roy et al. 2009). Cet apparent paradoxe

résulte d'un compromis macroévolutif car les clades possédant un haut risque d'extinction sont aussi ceux ayant des taux d'apparition particulièrement élevés (Hardy et al. 2012).

Les facteurs écologiques et biologiques impliqués dans la sélectivité des extinctions.

Plusieurs facteurs biologiques et écologiques ont été invoqués pour expliquer la susceptibilité des espèces face aux extinctions, telles que la spécialisation écologique, la faible abondance locale, la taille corporelle ou la petite aire de distribution géographique. L'influence de ces facteurs a été identifiée à la fois chez des espèces actuelles et des espèces fossiles (Jablonski 1987, McKinney 1997, Jackson & Erwin 2006, Purvis 2008, Harnik 2011, Dietl & Flessa 2011, Lee & Jetz 2011, Fritz et al. 2013, Payne et al. 2016, Ripple et al. 2017). Au-delà des causes extrinsèques invoquées pour les extinctions, ce constat met en lumière l'importance des caractéristiques intrinsèques des êtres vivants dans leur longévité évolutive. Pour nombre de paléontologues, ces caractéristiques écologiques et biologiques ont d'ailleurs souvent été étudiées en lien avec la durée de vie géologique des taxons plutôt qu'avec la seule mesure des extinctions (Powell 2007, Foote et al. 2008, Crampton et al. 2010, Harnik et al. 2014). L'aire de répartition est sans nul doute le dénominateur commun le plus fréquemment mis en avant et employé pour étudier les extinctions actuelles et passées (Purvis et al. 2000, Jablonski 2005, 2008, Payne & Finnegan 2007, Kiessling & Aberhan 2007, Gaston & Fuller 2009, Lee & Jetz 2011). L'importance de ce facteur a été identifiée à la fois pour des extinctions de fond et pour des extinctions de masse à l'échelle des temps géologiques, montrant que certains des processus impliqués arrivent à transcender des régimes macroévolutifs distincts. Cependant, non seulement la taille de l'aire de répartition n'est pas forcément une caractéristique macroécologique héritable d'un point de vue phylogénétique (Jablonski 1987, Freckleton et al. 2002, Webb & Gaston 2003, Kiessling & Aberhan 2007, Freckleton & Jetz 2009, Zacaï et al. 2017, Krasnov et al. 2018), mais des études paléontologiques et néontologiques ont aussi montré que cette caractéristique pouvait ne pas être suffisante pour avoir une valeur prédictive ou expliquer les extinctions (Dunhill & Wills 2015, Runge et al. 2015, Newsome et al. 2019). Ce constat peut même être généralisé à l'ensemble des caractéristiques écologiques « à risque » citées plus haut. En effet, les liens étroits entre ces propriétés intrinsèques illustrent à la fois des relations de parenté et des corrélations macroécologiques bien connues, même en temps profond (Jablonski et al. 2003). Ces corrélations multiples ne facilitent pas les analyses

et incite à investiguer les extinctions de façon intégrée (Fara 2000, Jablonski 2005, Lee & Jetz 2011, Zacaï et al. 2017).

Conclusion

Ce point de vue paléontologique, sans pouvoir être exhaustif, avait comme objectif principal de rappeler que les archives fossiles offrent une perspective historique unique aux extinctions modernes. La considération de la biodiversité à l'échelle des temps profonds ouvre de nombreuses perspectives scientifiques, mais aussi philosophiques. Les archives fossiles démontrent que le changement est la règle dans l'histoire du vivant. Vues comme des catastrophes naturelles, les extinctions majeures du passé ont été, rappelons-le, des sources de diversification de très nombreux groupes et ont ainsi restructuré en profondeur et à plusieurs reprises la biodiversité sur notre planète. Vouloir à tout prix figer la biodiversité de notre époque ne serait qu'un palliatif psychologiquement rassurant à court terme mais totalement inapproprié par rapport aux changements continuels caractérisant le monde vivant. En même temps, le registre fossile nous fait mesurer notre responsabilité en tant qu'héritiers d'une biodiversité dont l'origine est âgée de plus de 3,8 milliards d'années. Cette mise en abîme fait resurgir la récente espèce humaine comme la cause principale, directe ou indirecte, de la majorité les extinctions actuelles, ce qui est une première dans l'histoire du vivant. Le grand chantier scientifique qui nous attend est la mise en cohérence et la compréhension des multiples facteurs intrinsèques et extrinsèques liés aux extinctions pour les espèces actuelles et passées. Au-delà de la prise en compte des effets d'échelle, le défi majeur est aussi de s'extraire d'une approche centrée sur les causes extrinsèques et d'entrer pleinement dans une démarche focalisée sur les processus écologiques menant effectivement aux extinctions.

Références bibliographiques

Agrawal A.A., Ackerly D.D., Adler F., Arnold A.E., Caceres C., Doak D.F., Post E., et al. 2007. Filling key gaps in population and community ecology. Front. Ecol. Environ. 5: 145-152.

Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F. & Michel H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Science 208(4448): 1095-1108.

Bambach R.K., Knoll A.J. & Wang S.C., 2004, Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity. Paleobiology 30: 522-542.

Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Merse, B. & Ferrer E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471: 51-57.

Bennett P.M. & Owens I.P.F. 1997. Variation in extinction risk among birds: Chance or evolutionary predisposition? Proc. R. Soc. Lond. B 264: 401-408.

Benton M.J. 1995. Diversification and extinction in the history of life. Science 268: 52-58.

Bielby J., Cunningham A.A. & Purvis A. 2006. Taxonomic selectivity in amphibians: ignorance, geography or biology? Anim. Conserv. 9: 135-143.

Blackburn T.M. & Gaston K.J. 2003. *Macroecology - concepts and consequences*. British Ecological Society, and Blackwell, Oxford.

Bond D.P.G. & Wignall P.B. 2014. Large igneous provinces and mass extinctions: An update. In: Keller G. & Kerr A.C. (eds.) *Volcanism, Impacts, and Mass Extinctions: Causes and Effects.* Geol. Soc. Am. Special Paper 505, pp. 29-55.

Brayard A., Escarguel G., Bucher H., Monnet C., Brühwiler T., Goudemand N., Galfetti T. & Guex J. 2009. Good genes and good luck: Ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction. Science 325: 1118-1121.

Brown J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.

Brown J.H. & Maurer B.A. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. Science 243: 1145-1150.

Courtillot V., Feraud G., Maluski H., Vandamme D., Moreau M.G. & Besse J. 1988. Deccan flood basalts and the Cretaceous/Tertiary boundary. Nature 333: 843-846.

Crampton J.S., Cooper R.A., Beu A.G., Foote M. & Marshall B.A. 2010. Biotic influences on species duration: interactions between traits in marine molluscs. Paleobiology 36: 204-223.

Cuvier G. 1825. *Discours sur les révolutions de la surface du globe, et sur les changements qu'elles ont produits dans le règne animal.* 3ème édition. G. Dufour et éd. d'Ocagne, Pari, 400p.

Davies T.J., Fritz S.A., Grenyer R., Orme C.D.L., Bielby J., et al. 2008. Phylogenetic trees and the future of mammalian biodiversity. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105: 11556-11563.

Dietl G.P. & Flessa K.W. 2011. Conservation paleobiology: putting the dead to work. Trends in Ecol. Evol. 26: 30-37.

Dunhill A.M. & Wills M.A. 2015. Geographic range size did not confer resilience to extinction in terrestrial vertebrates at the end-Triassic crisis. Nature Com. 6: 7980, DOI:10.1038/ncomms8980.

Erwin D.H. 2001. Lessons from the past: Biotic recoveries from mass extinctions. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98(10): 5399-5403.

Escarguel G., Fara E., Brayard A. & Legendre S. 2011. Biodiversity is not (and never has been) a bed of roses ! C. R. Biologies 334: 351-359.

Fara E. 2000. Diversity of Callovian-Ypresian (Middle Jurassic-Eocene) tetrapod families and selectivity of extinctions at the K/T boundary. Geobios 33: 387-396.

Fara E. 2001. What are Lazarus taxa ? Geol. J. 36: 291-303.

Fara E. 2004. Estimating minimum global species diversity for groups with a poor fossil record: a case study of Late Jurassic-Eocene lissamphibians. Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol. 207: 59-82.

Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. Am. Nat. 125: 1-15.

Flessa K.W. & Jablonski D. 1983. Extinction is here to stay. Paleobiology 9: 315-321.

Foote M., Crampton J.S., Beu A.G. & Cooper R.A. 2008. On the bidirectional relationship between geographic range and taxonomic duration. Paleobiology 34: 421-433.

Freckleton R.P., Harvey P.H. & Pagel M.D. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. Am. Nat. 160: 712-726.

Freckleton R.P. & Jetz W. 2009. Space versus phylogeny: Disentangling phylogenetic and spatial signals in comparative data. Proc. R. Soc. Lond. B 276: 21-30.

Fritz S.A. & Purvis A. 2010. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. Conserv. Biol. 24: 1042-1051.

Fritz S.A., Schnitzler J., Erone, J.T., Hof C., Böhning-Gaese K. & Graham C.H. 2013. Diversity in time and space: wanted dead and alive. Trends in Ecol. & Evol. 28: 509-516.

Gaston K.J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.

Gaston K.J. & Blackburn T.M. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

Gaston K.J. & Fuller R.A. 2009. The sizes of species' geographic ranges. J. Appl. Ecol. 46: 1-9.

Green W.A., Hunt G., Wing S.L. & DiMichele W.A. 2011. Does extinction wield an axe or pruning shears? How interactions between phylogeny and ecology affect patterns of extinction. Paleobiology 37: 72-91.

Hallam A. & Wignall P.B. 1997. *Mass Extinctions and their Aftermath*. Oxford University Press, 320 p.

Hard, C., Fara E., Laffont R., Dommergues J.-L., Meister C. & Neige P. 2012. Deep-time phylogenetic clustering of extinctions in an evolutionarily dynamic clade (Early Jurassic Ammonites). PLoS ONE 7:e37977.

Harnik P.G. 2011. Direct and indirect effects of biological factors on extinction risk in fossil bivalves. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 108: 13594-13599.

Harnik P.G., Fitzgerald P.C., Payne J.L. & Carlson S.J. 2014. Phylogenetic signal in extinction selectivity in Devonian terebratulide brachiopods. Paleobiology 40: 675-692.

Harvey P.H. & Pagel M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

Huang D., Goldberg E.E. & Roy K. 2015. Fossils, phylogenies, and the challenge of preserving evolutionary history in the face of anthropogenic extinctions. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 112: 4909-4914.

IUCN 2019, version 2019-3. Accessible à: *https://www.iucnredlist.org/*

Jablonski D. 1986a. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. Science 231: 129-133.

Jablonski D. 1986b. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. In: Elliott D.K. (ed.), *Dynamics of extinction*, Wiley & Sons, New York, pp. 183-230.

Jablonski D. 1987. Heritability at the species level: analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. Science 238: 360-363.

Jablonski D. 2005. Mass extinctions and macroevolution. Paleobiology 31(2): 192-210.

Jablonski D. 2007. Scale and hierarchy in macroevolution. Palaeontology 50: 87-109.

Jablonski D. 2008. Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105: 11528-11535.

Jablonski D. 2009. Paleontology in the twenty-first Century. In: Sepkoski D. & Ruse M. (eds), *The Paleobiological Revolution: Essays on the growth of modern paleontology*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 471-517.

Jablonski D., Roy K. & Valentine J.W. 2003. Evolutionary macroecology and the fossil record. In: Blackburn T.M. & Gaston K.J. (eds), *Macroecology: Concepts and consequences*. Blackwell Science, Oxford, pp. 368-390.

Jablonski D. & Sepkoski J.J.Jr. 1996. Paleobiology, community ecology, and scales of ecological pattern. Ecology 77: 1367-1378.

Jackson J.B.C. & Erwin D.H. 2006. What can we learn about ecology and evolution from the fossil record? Trends Ecol. & Evol. 21: 322-328.

Kiessling W. & Aberhan M. 2007. Geographical distribution and extinction risk: lessons from Triassic-Jurassic marine benthic organisms. J. Biogeogr. 34: 1473-1489.

Kolbert E. 2014. *The sixth extinction: An unnatural history*. Henry Holt and Company, 319 p.

Krasnov B.R., Shenbrot G.I., vander Mescht L., Warburton E.M. & Khokhlova I.S. 2018. Phylogenetic heritability of geographic range size in haematophagous ectoparasites: time of divergence and variation among continents. Parasitology 145(12): 1623-1632.

Krug A.Z. & Patzkowsky M.E. 2015. Phylogenetic Clustering of Origination and Extinction across the Late Ordovician Mass Extinction. PLoS ONE 10(12): e0144354.

Lawton J.H. 1999. Are there general laws in ecology? Oikos 84: 177-192.

Le Guyader H. 2008. La biodiversité : un concept flou ou une réalité scientifique ? Courrier de l'environnement de l'INRA 55: 7-26.

Leakey R.E & Lewin R. 1995. *The sixth extinction, patterns of Life and the future of humankind*. Doubleday, 271 p.

Lee T.M. & Jetz W. 2011. Unravelling the structure of species extinction risk for predictive conservation science. Proc. R. Soc. Lond. B 278: 1329-1338.

Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73: 1943-1967.

MacArthur R.H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of species*. Harper & Row, New York.

Maurer B.A. 1999. *Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective*. University of Chicago Press, Chicago.

McKinney M.L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. Ann. Rev. Ecol. Syst. 28: 495-516.

Newell N.D. 1967. Revolution in the history of life. Geol. Soc. Am. Spec. Paper 89: 63-91.

Newsome T.M., Wolf C., Nimmo D.G., Keller Kopf R., Ritchie E.G., Smith F.A., Ripple W.J. 2019. Constraints on vertebrate range size predict extinction risk. Global Ecol. Biogeogr. 29: 76-86.

Orchard M.J. 2007. Conodont diversity and evolution through the latest Permian and Early Triassic upheavals. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 252: 93-117.

Payne J.L., Bush A.M., Heim N.A., Knope M.L. & McCauley D.J. 2016. Ecological selectivity of the emerging mass extinction in the oceans. Science 353(6305): 1284-1286.

Payne J. L. & S. Finnegan. 2007. The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104: 10506-10511.

Powell M.G. 2007. Geographic range and genus longevity of late Paleozoic brachiopods. Paleobiology 33: 530-546.

Purvis A. 2008. Phylogenetic approaches to the study of extinction. Ann. Rev. Ecol. Syst. 39: 301-319.

Purvis A., Cardillo M., Grenyer R. & Collen B. 2005. Correlates of extinction risk: phylogeny, biology, threat and scale. In Purvis A., Gittleman J.L. & Brooks T. (eds) *Phylogeny and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 295-316.

Purvis A., Gittleman J.L., Cowlishaw G. & Mace G.M. 2000. Predicting extinction risk in declining species. Proc. R. Soc. Lond. B. 267: 1947-1952.

Raup D.M. 1991. *Extinction: bad genes or bad luck* ? Norton W.W. and Co., New York, USA, 224 p.

Raup D. & Sepkoski J.J.Jr. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. Science 215: 1501-1503.

Ripple W.J., Wolf C., Newsome T.M, Hoffmann M., Wirsing A.J. & McCauley D.J. 2017. Extinction risk is most acute for the world's largest and smallest vertebrates. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 114(40): 10678-10683.

Romano C., Goudemand N., Vennemann T.W., Ware D., Schneebeli-Hermann E., Hochuli P.A., Brühwiler T., Brinkmann W. & Bucher H. 2013. Climatic and biotic upheavals following the end-Permian mass extinction. Nat. Geosci. 6: 57-60.

Root T.L. & Schneider S.H. 1993. Can large-scale climatic models be linked with multiscale ecological studies? Conserv. Biol. 7: 256-270.

Rosenzweig M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Roy K., Hunt G. & Jablonski D. 2009. Phylogenetic conservatism of extinctions in marine bivalves. Science 325: 733-737.

Runge C.A., Tulloch A., Hammill E., Possingham H.P. & Fuller R.A. 2015. Geographic range size and extinction risk assessment in nomadic species. Conserv. Biol. 29(3): 865-876.

Russell G.J., Brooks T.M., McKinney M.M. & Anderson C.G. 1998. Present and future taxonomic selectivity in bird and mammal extinctions. Conserv. Biol. 12: 1365-1376.

Sepkoski J.J.Jr 1986. Phanerozoic overview of mass extinctions. In: Raup D. & Jablonski D. (eds.) *Patterns and processes in the History of Life*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 277-295.

Sepkoski J.J.Jr 1993. Ten years in the library: new data confirm palaeontological patterns. Paleobiology 19: 43-51.

Smith A.B. 1994. *Systematics and the Fossil Record: Documenting Evolutionary Patterns.* Oxford, Blackwell Scientific, 223 p.

Smits P.D. 2015. Expected time-invariant effects of biological traits on mammal species duration. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 112: 13015-13020.

Soul L.C. & Friedman M. 2017. Bias in phylogenetic measurements of extinction and a case study of end-Permian tetrapods. Palaeontology 60(2): 169-185.

Stanley S.M. 2016. Estimates of the magnitudes of major marine mass extinctions in Earth history. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 113(42): 6325-6334.

Stommel H. 1963. Varieties of oceanographic experience. Science 139: 572-576.

Sun Y., Joachimski M.M., Wignall P.B., Yan C., Chen Y., Jiang H., Wang L. & Lai X. 2012. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. Science 338: 366-370.

Tomiya S. 2013. Body size and extinction risk in terrestrial mammals above the species level. Am. Nat. 182: E196-E214.

Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O. & Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature 416: 389-395.

Webb T.J. & Gaston K.J. 2003. On the heritability of geographic range sizes. Am. Nat. 161: 553-566.

Zacaï A., Fara E., Brayard A., Laffont R., Dommergues J.-L. & Meister C. 2017. Phylogenetic conservatism of species range size is the combined outcome of phylogeny and environmental stability. J. Biogeogr. 44(11): 2451-2462.