

LE POINT SUR...
CONCISE REVIEW PAPER

Autopsie d'une extinction biologique. Un exemple : la crise de la limite Frasnien–Famennien (364 Ma)

Autopsy of a biological extinction example: the Frasnian–Famennian boundary crisis (364 Ma)

Francis Lethiers^{a*}, Jean-Georges Casier^b

^a Laboratoire de micropaléontologie, université Paris-6, 4, place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France

^b Institut royal des sciences naturelles de Belgique, rue Vautier 9, B1000 Bruxelles, Belgique

(Reçu le 14 juin 1999, accepté après révision le 28 juin 1999)

Abstract — Without studying the causes of the F/F boundary mass extinction, the precise analysis of ostracod species shows evolutionary process only discernable at the global scale. About 75 % of all neritic species disappeared in the Uppermost Frasnian in all studied regions of the world. Others survived, with some geographic changes, owing to littoral refuges (Lazarus effect). Deep benthic ostracods seem almost untouched by this event. We show that new post-event species resulted from allopatric speciations by migration between neritic provinces or along continental slopes towards deeper environments. During the event, surviving lineages show a continuous gradation from unscathed species to chronocline species, to phyletic subspeciations or speciations (= pseudo-extinctions) and even to new genera. The durability of lineages is controlled by the migration of populations. (© 1999 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS.)

Frasnian–Famennian / mass extinction / Ostracods / species evolution / Lazarus effect

Résumé — Sans traiter les causes de l'extinction en masse de la limite F/F, l'analyse détaillée des espèces d'ostracodes révèle des modalités évolutives, détectables uniquement à l'échelle globale : environ 75 % des espèces néritiques disparaissent au Frasnien sommital dans toutes les régions du globe étudiées. Les autres survivent, avec certaines variations géographiques et grâce à des milieux refuges proches du littoral (effet Lazare). Les ostracodes benthiques profonds sont très peu touchés par l'événement. Nous montrons que les espèces nouvelles post-événementielles proviennent de spéciations allopatriques, soit par migration entre provinces néritiques, soit par descente sur le talus continental des environnements plus profonds. Au cours de l'événement, les lignées survivantes montrent une gradation depuis des espèces inchangées, en passant par des espèces chronoclines, des sous-espèces phylétiques, des spéciations phylétiques (pseudo-extinctions), et même jusqu'à l'apparition de nouveaux genres. La mobilité des populations conditionne la pérennité des lignées. (© 1999 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS.)

Frasnien–Famennien / crise biologique / Ostracodes / évolution des espèces / effet Lazare

Article rédigé à l'invitation du Comité de lecture.

* Correspondance et tirés à part.
lethiers@ccr.jussieu.fr

Abridged version

Introduction

The extinction of the marine fauna at the Frasnian–Famennian (= F/F) boundary (*figure 1*), is considered as one of the big five mass extinctions during the Phanerozoic (Raup and Sepkoski, 1982). The benthos and the pelagos suffered an important decline of diversity and of biomass and the reefal activity disappeared totally. Recently, McGhee (1996) and Hallam and Wignall (1997) reviewed data and references concerning this event called also the ‘Kellwasser event’ (Walliser, 1984; Buggisch, 1991) or the ‘Kellwasser crisis’ (Schindler, 1990a, b). Several causes have been proposed to explain this extinction. An hypoxic horizon at the top of the Frasnian suggests a faunal asphyxia (Casier, 1987; Joachimski and Buggisch, 1993). But eustatic variations (Casier and Devleeschouwer, 1995; Girard and Feist, 1997), climatic changes (Lethiers and Raymond, 1991), extraterrestrial impacts (McLaren, 1970; Sandberg et al., 1988; Claeys et al., 1992) and the global tectonic (Racki, 1998) have also been proposed to explain this event. In fact, the conjunction of several of these factors is more probably the real cause of the extinction (Lethiers, 1998; *figure 2*).

This study deals with the ostracod species analysis during the F/F event in order to discover evolutive mechanisms in relation with marine environmental changes. Ostracods are very ecologically sensitive crustaceans and their study provides valuable information about the F/F mass extinction.

Data

For our study, we investigated the most important reference sections for the F/F boundary all over the world (*figure 3*): 1) the historical stratotype at Senzeille (Lethiers, 1974; Casier, 1989, 1992) and the Sinsin section (Casier and Devleeschouwer, 1995), in Belgium; 2) the global stratotype section and point for the F/F boundary at Coumiac (*figure 4*), in France (Lethiers and Feist, 1991; Lethiers and Casier, 1995, 1996a,b, 1999); 3) the boundary parastratotype in the Schmidt quarry, Germany (Casier and Lethiers, 1997; Casier et al., 1999); 4) the Kostomloty section (Casier et al., to be published) and the Psiegorky section (study in progress) in the Holy Cross Mountains, Poland; 5) the km 30 section in the Algerian Sahara (Casier, 1982, 1985); 6) the Devils Gate Pass section in Nevada, USA (Casier et al., 1996; Casier and Lethiers, 1997, 1998a,b); 7) several sections in Western Canada (Lethiers, 1981; Braun and Lethiers, 1982) and 10) the Lijiaping section in the Hunan, China (Casier et al., 1997). Bibliographical data are also included in our study which confirms the palaeobiogeography established previously on ostracods (Lethiers, 1983) and stromatoporoids (Mistiaen et al., 1998). The recognition of Late Devonian provinces (*figure 5*) are important for the comprehension of evolutive phenomena.

Disappearing species

About 75 % of all ostracod species disappeared at or near the F/F boundary in all studied sections, but fewer genera (about 15) among which the well-known genus *Polyzygia*, are

involved. Most of them belong to Palaeocopida and Metacopida and the majority are neritic. The Entomozoacean genera abounded in the Frasnian and in the Famennian (Gründel, 1962; Groos-Uffenorde and Schindler, 1990). This group, considered as nectobenthic or pelagic according to authors, is in fact adapted to live in dysaerobic marine environments, but vanishes when a real anoxia occurs (Lethiers et al., 1998; Casier et al., 1999). Using the geochronological calibration established by Sandberg and Ziegler (1996), a F/F mass extinction timing can be proposed. First steps of the extinction began about 400 000 years before the F/F boundary, but taking the possible Signor–Lipps effect into account, major extinctions might have occurred during the last thousand years of the Frasnian.

Surviving species

About 25 % of ostracod species survived the F/F boundary event and no important discriminations have been detected among neritic groups. Some species surviving in one province might disappear or might be part of a new Famennian arriving species in another province. Thus, regional ecological factors were responsible for the presence of ‘wrong disappearing species’ or even of ‘wrong new arriving species’.

The Lazarus effect (Jablonski, 1986) explains the survival of neritic species because they are absent during the period of poor conditions prevailing during the event. These species survived in refuges, probably close to the littoral because they belong to genera unadapted to the life in bathyal environments. After the event these species recolonised a large area (*figure 6*).

We can detect a gradation in transformations, from surviving species without noticeable change, to surviving species showing a chronocline genetic shift, to subspeciations or speciations, and even to the appearance of new genera. In these last cases, allopatry seems the rule (*figure 7*).

Thuringian ecotype (Becker in Bandel and Becker, 1975) deeper assemblages, were not very diversified during Late Frasnian time; nevertheless most of the species known from this ecotype survived the F/F event. They probably found refuge in high latitudes.

New post-event species

The ostracod recovery lasted approximately one million years in the Early Famennian. Most of new arriving species belong to Podocopida and Palaeocopida genera which are panchronic and opportunistic taxa on the platform. They appeared by rapid allopatric speciations, from closely related Late Frasnian species living in other provinces (*figure 9*, MP). Fewer new arriving species belonged to rare or problematic genera of conjectural origination. Some others belonged to the deeper Thuringian ecotype. Most of them migrated from neritic to deeper environments along the continental slope, and during their migration, their carapaces became thinner and spiny (*figure 9*, OP). Sometimes the generic level is even reached: the genus *Bairdia* gave the genus *Processobairdia*,

the genus *Acratia* gave the genus *Ceratacratia* and genera *Gerodia* and *Orthonaria* are new among the family Bairdiocyprididae. These new deeper species and genera substantially enlarged the Thuringian ecotype.

Conclusion

During the F/F event, five categories of surviving phyletic lineages can be distinguished (*figure 10*) of which the first three correspond to surviving species:

- 1) some specific lineages survived without noticeable changes into sympatric populations, owing to a refuge (*figure 10*, sp. 1);
- 2) some other specific lineages survived but displayed chro-

noclinal changes into sympatric populations, also owing to a refuge (*figure 10*, sp. 1);

3) rare specific lineages survived owing to fast allopatric subspeciations (*figure 10*, ssp. 7);

4) many specific lineages survived owing to allopatric speciations (= pseudo-extinctions) by migration along continental platforms or along the continental slope to deeper environments (*figure 10*, n. sp. 8 to 10);

5) finally, changes might reach the generic level during the event but only by moving from the platform to deeper environments (*figure 10*, n.g., n. sp. 11).

Such a continuity in the change of specific lineages shows that their perennality is often controlled by the mobility of populations.

1. Introduction

Depuis que McLaren (1970) a attiré l'attention sur la crise biologique de la faune marine à la limite des étages Frasnien et Famennien, cette coupure s'est imposée comme marquant l'une des cinq grandes extinctions en masse, mises en évidence ultérieurement (Raup et Sepkoski, 1982 ; Sepkoski, 1982). La diversité et la biomasse du benthos vivant sur le plateau continental chutent soudainement au cours de cet événement avec, en particulier, la disparition des formations récifales. Le pélagos subit également la crise ; les renouvellements chez les goniatites et l'extinction du groupe des tentaculites, à la base du Famennien, en apportent l'illustration. Les dernières synthèses (McGhee, 1996 ; Hallam et Wignall, 1997) récapitulent les données ainsi qu'une abondante bibliographie sur ce sujet. L'extinction maximale se développe dans la partie supérieure du Frasnien (*figure 1*) ; il s'agit de la crise du « Kellwasser » (Schindler, 1990ab), se terminant lors de « l'événement Kellwasser » (Walliser, 1984 ; Buggisch, 1991).

Plusieurs causes, s'appuyant souvent l'une sur l'autre, sont invoquées. En premier lieu, on observe souvent un niveau hypoxique ou même anoxique au sommet du Frasnien (Casier, 1987 ; Joachimski et Buggisch, 1993), qui suggère une asphyxie du benthos. Les variations eustatiques (Casier et Devleeschouwer, 1995 ; Girard et Feist, 1997) et les changements climatiques (Lethiers et Raymond, 1991) interviennent également, puisqu'une régression et un refroidissement prennent place dans le Famennien basal. Plusieurs auteurs ont suggéré le rôle d'impacts de bolides extraterrestres (McLaren, 1970 ; Sandberg et al., 1988 ; Claeys et al., 1992) ; récemment, Racki (1998) a mis l'accent sur les conséquences probables de l'activité tectonique globale. La conjonction de plusieurs facteurs, liés principalement à celle-ci (*figure 2*), représente vraisemblablement la cause réelle de l'événement (Lethiers, 1998).

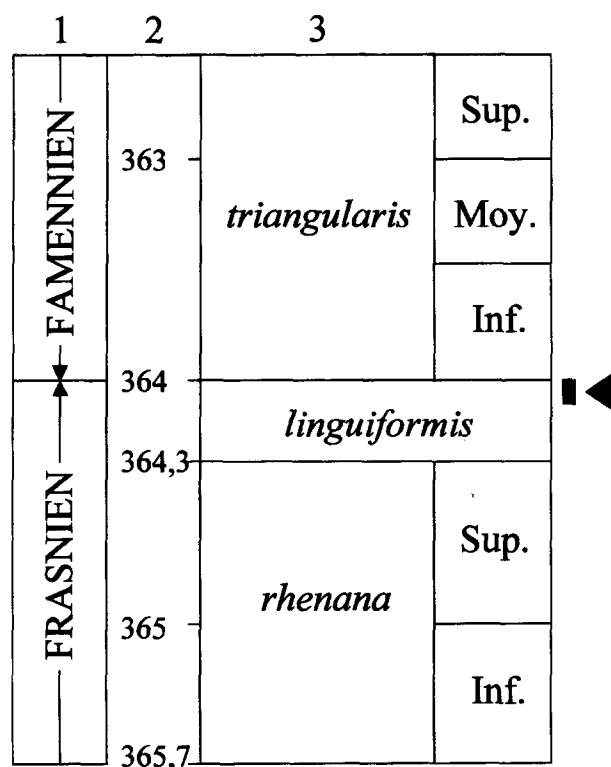


Figure 1. La limite stratigraphique F/F (1), les repères géochronologiques en millions d'années (2) et la biozonation des conodontes (3), d'après Sandberg et Ziegler (1996). La marque noire situe l'étape maximale de l'extinction en masse.

The F/F boundary (1), geochronological data in millions of years (2) and the conodont biozonation after Sandberg and Ziegler (1996). The black mark shows the maximum step of the mass extinction.

Sans revenir sur ces données et hypothèses, notre démarche consiste à analyser le comportement de certaines espèces lors de la crise de la limite Frasnien-Famennien (= F/F), afin de mettre en évidence les mécanismes évolutifs venant en réponse aux changements rapides de l'environnement marin. À la suite d'études détaillées concer-

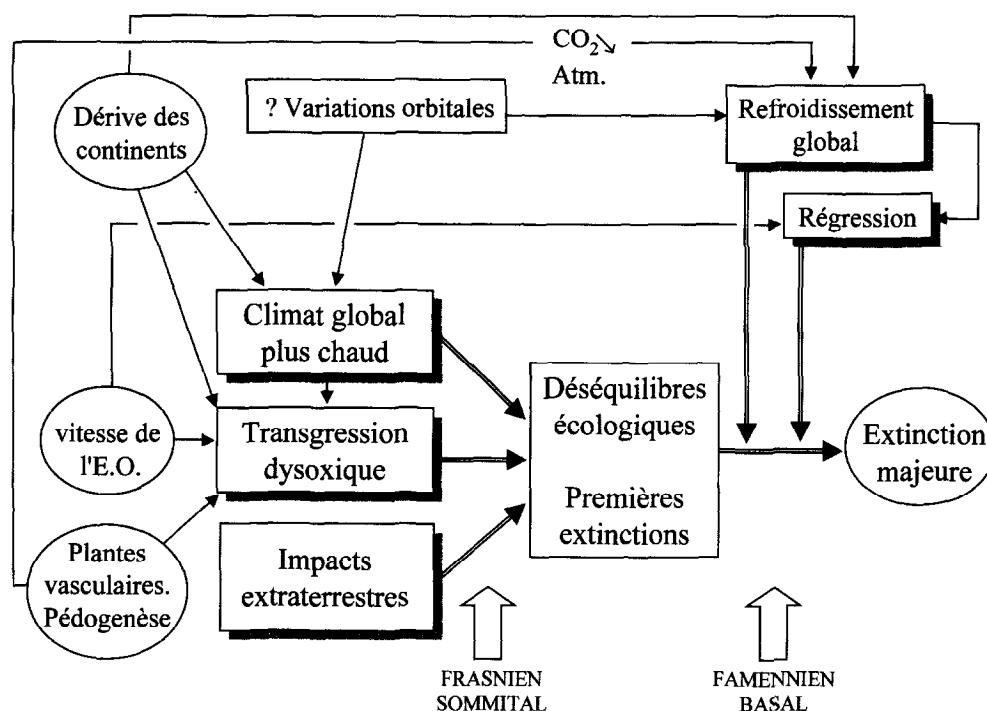


Figure 2. Les différentes causes envisagées pour expliquer l'extinction en masse de la limite F/F, d'après Lethiers (1998). Consulter cette référence pour les explications précises.

Possible causes proposed to explain the F/F boundary mass extinction, after Lethiers (1998). See this reference for further explanation.

nant le passage du groupe des ostracodes à cette limite, dans plusieurs sites mondialement célèbres, nous avons amassé suffisamment de données et arguments pour tenter une première synthèse sur cette extinction biologique. Les ostracodes sont des crustacés microscopiques, présents depuis le Cambrien, dont la biologie, ainsi que l'écologie, nous sont connues grâce à leur grande diversité actuelle. Leur particularité est d'avoir colonisé tous les milieux aquatiques (milieux marins benthiques profonds et peu profonds, milieux pélagiques, domaines euryhalins, puis d'eau douce). Les différentes catégories d'espèces, ainsi que leurs variations, servent donc à marquer précisément les paléoenvironnements. De plus, ils abondent souvent dans les roches, spécialement au Dévonien supérieur. Ainsi, les ostracodes constituent un matériel de choix, dont l'étude permet de proposer un modèle montrant comment une classe d'organismes marins survit à des événements néfastes.

2. Les données

Nos études sur les lignées spécifiques d'ostracodes, au passage F/F, concernent des sites célèbres, répartis sur plusieurs continents (figure 3). D'abord, la limite historique des deux étages dans les Ardennes à Senzeilles, bassin de Dinant, Belgique (Lethiers, 1974 ; Casier, 1989, 1992), ainsi que la coupe géologique de Sinsin (Casier et Devleeschouwer, 1995), puis le stratotype international de la limite à Coumiac, sud de la France (Klapper et al., 1994). Dans cette deuxième coupe géologique, les faciès hémipélagiques contiennent une riche faune de 108 espèces d'ostracodes, dont les répartitions stratigraphiques soulignent les caractères de l'extinction en masse (Lethiers et Feist, 1991) en permettant de distinguer 4 catégories d'es-

pèces (figure 4) : a) les exterminées (Lethiers et Casier, 1996a) ; b) quelques espèces « profiteuses » (= « disaster species » *sensu* Kauffman et Erwin, 1995), qui prolifèrent au moment défavorable (Lethiers et Casier, 1995) ; c) les survivantes (Lethiers et Casier, 1996b) ; d) les nouvelles espèces de la reconquête post-événementielle (Lethiers et Casier, 1999). Le parastratotype de la carrière Schmidt dans le Kellerwald, Allemagne, révèle un schéma voisin d'extinction, mais avec davantage d'ostracodes pélagiques et/ou necto-benthiques (Myodocopida), au sommet du Frasnien, parmi les espèces profiteuses (Casier et Lethiers, 1997 ; Casier et al., 1999). Deux coupes géologiques ont été étudiées en Pologne, dans les carrières de Kostomloty (Casier et al., à paraître) et de Psiegorky (étude en cours) des monts Sainte-Croix. Une faune d'ostracodes frasnien et famennien est également connue dans le Sahara algérien (Casier, 1982, 1985). Au Nevada, la coupe géologique du col de Devils Gate révèle également les catégories d'espèces exterminées, survivantes et nouvelles arrivantes (Casier et al., 1996 ; Casier et Lethiers, 1997, 1998a, b), mais sans Myodocopida et espèces profiteuses, ni faciès réducteurs apparents. On y retrouve plusieurs espèces étudiées dans les mêmes niveaux de l'Ouest du Canada (Lethiers, 1981 ; Braun et Lethiers, 1982). Un travail ponctuel en Chine du Sud (Hunan), a permis d'obtenir quelques renseignements détaillés sur les ostracodes de la limite F/F (Casier et al., 1997). Enfin, la bibliographie mondiale sur les ostracodes du Dévonien supérieur, en particulier celle de Russie, de Chine et d'Australie, qu'on trouvera dans les références précitées, permet d'obtenir une vue d'ensemble. Celle-ci confirme les grandes lignes du provincialisme des ostracodes néritiques (Lethiers, 1983), caractérisé par un alignement sur les directions paléolatitudinales (figure 5). Ce schéma paléobiogéogra-

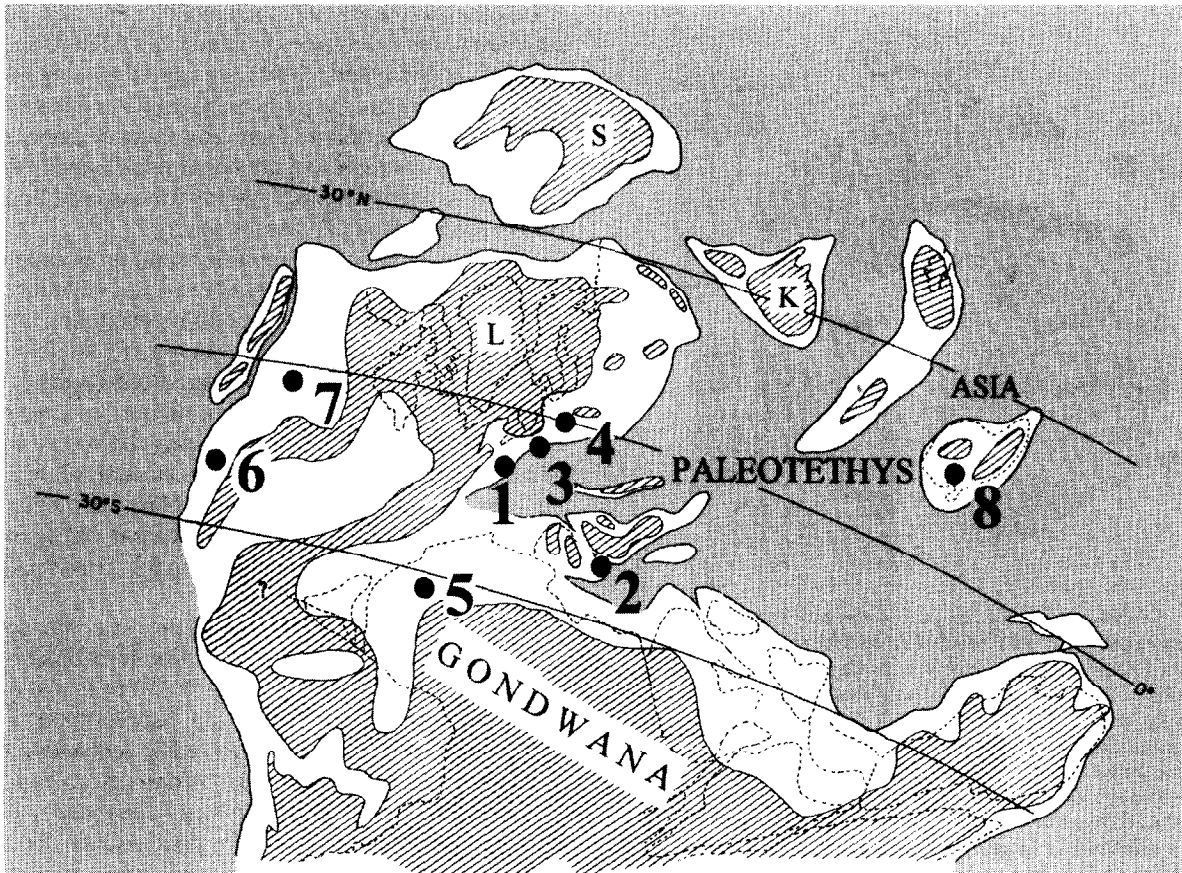
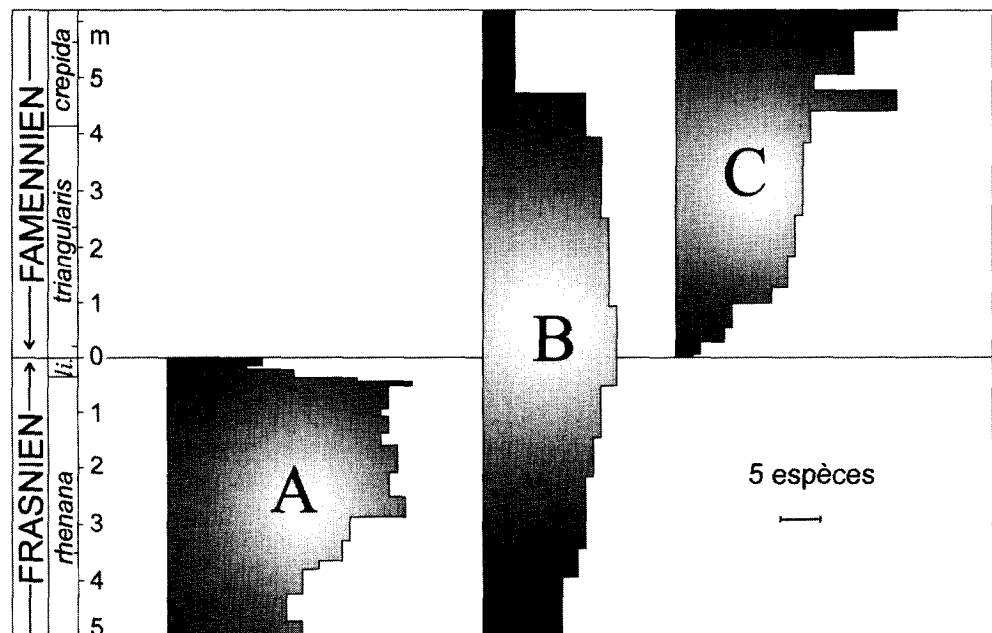


Figure 3. Localisation des sites étudiés et mentionnés dans le texte. 1 = Belgique, Ardenne, Senzeilles et Sinsin ; 2 = France, Coumiac, Montagne noire ; 3 = Allemagne, carrière Schmidt, Kellerwald ; 4 = Pologne, Monts Sainte-Croix ; 5 = Sahara algérien ; 6 = Nevada, col de Devils Gate ; 7 = Canada, territoires du Nord-Ouest ; 8 = Chine, province du Hunan. Fond paléogéographique au Famennien, d'après Lethiers et Raymond (1991) modifié. En hachures : terres émergées ; en blanc : mers épicontinentales ; en grisé : fonds océaniques. L = Laurussia. S = Siberia.

Locality map and sections mentioned in the text. 1 = Belgium, Ardennes, Senzeilles and Sinsin; 2 = France, Coumiac, Montagne Noire; 3 = Germany, Schmidt quarry, Kellerwald; 4 = Poland, Holy Cross Mountains; 5 = Algerian Sahara; 6 = Nevada, Devils Gate Pass; 7 = Canada, Northwest Territories; 8 = China, province of Hunan. Famennian palaeogeographic map after Lethiers and Raymond (1991) modified. Hatching: land; white: epicontinental seas; in grey: oceanic bottoms. L = Laurussia. S = Siberia.

Figure 4. Les 3 catégories d'espèces d'ostracodes à la limite F/F de Coumiac. A = espèces exterminées, avec les espèces profiteuses en noir. B = espèces survivantes. C = espèces nouvellement arrivantes après l'événement.

The 3 groups of ostracod species recognized across the F/F boundary at Coumiac. A = disappearing species and in black, disaster species. B = surviving species. C = newly arriving species after the event.



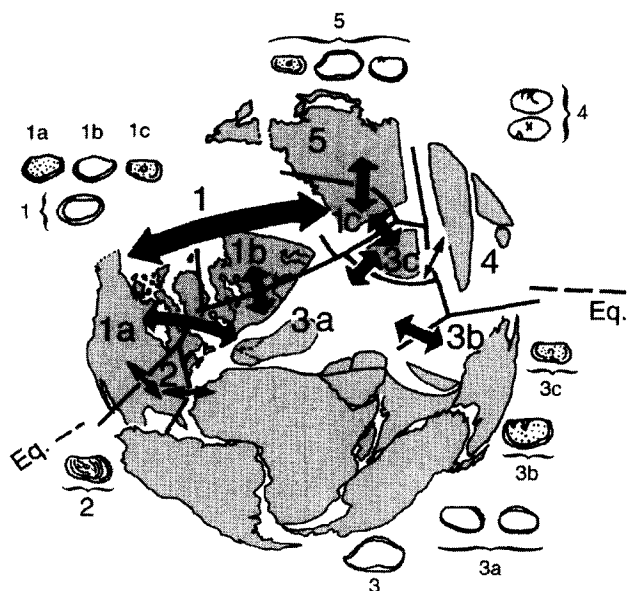


Figure 5. Paléobiogéographie des ostracodes au Famennien supérieur, d'après Lethiers (1983) modifié (voir cette référence pour les arguments détaillés). 1 = Province à *Serenida* avec ses trois domaines : Ouest de l'Amérique du Nord (1a), plate-forme russe (1b) et du Kouzbass en Sibérie (1c). 2 = Province à *Graphiactyllis* dans la région des Appalaches. 3 = Province à *Bairdia hypsela*, comprenant le domaine paléotéthysien (3a), le domaine nord-ouest-australien (3b) et le domaine du Kazakhstan (3c). 4 = Province à *Perijonesina sinensis* et *Cavellina sinensis* de Chine. 5 = Province à *Bairdia solita* de Sibérie orientale. La largeur des flèches noires rend compte du degré des liaisons fauniques entre les aires paléobiogéographiques. Eq. = paléoequateur.

Ostracod palaeobiogeography during Late Famennian time, after Lethiers (1983) modified (see this reference for more explanations). 1 = The *Serenida* province with three districts; Western North America (1a), the Russian Platform (1b) and the Kouzbass area from Siberia (1c). 2 = The *Graphiactyllis* province in the Appalachian area. 3 = The *Bairdia hypsela* province including the palaeotethysian district (3a), the NW Australian district (3b) and the Kazakhstani district (3c). 4 = The *Perijonesina sinensis* and *Cavellina sinensis* province from China. 5 = The *Bairdia solita* province from Eastern Siberia. Width of arrows indicates the degree of relationship of ostracod faunas between different palaeobiogeographic areas. Eq. = palaeoequator.

phique, également reconnu chez les stromatopores (Mistiaen et al., 1998), constitue une base nécessaire pour expliquer le mécanisme de cette crise biologique en milieu marin.

3. Les espèces d'ostracodes exterminées

Environ 75 % des espèces d'ostracodes du Frasnien sommital (zones des conodontes à *rhenana* supérieure et à *linguiformis*) disparaissent à la limite F/F. Cette estimation porte sur 50 à 70 espèces, selon le site, présentes à chaque fois dans la partie supérieure du Frasnien. Elle varie peu (± 1 %) dans les différents environnements des plates-formes étudiées, constance qui suggère que l'événement touchant les faunes marines possède un caractère mondial.

L'extinction frappe principalement les espèces, puisque seulement une quinzaine de genres semblent disparaître (Lethiers et Raymond, 1991) sur quelques centaines de genres présents dans la partie supérieure du Frasnien. Ces genres disparus appartiennent aux Palaeocopida et aux Metacopida ; ils représentaient des fins de lignée déjà peu diversifiées. Par exemple, le genre *Polyzygia* ne possédait plus qu'une espèce : *P. neodevonica*.

Les espèces disparues appartiennent, en grande majorité, aux groupes néritiques. Quant aux Mydocopida, réputés nectobenthiques ou parfois pélagiques, la question reste sujette à controverse. La première étude couplée des ostracodes et de la matière organique (Lethiers et al., 1998 ; Casier et al., 1999), confirme que les Entomozoidae, composant l'essentiel des Mydocopida, ne supportent ni l'anoxie, ni les eaux oxygénées, mais abondent en environnements dysaérobies, particularité écologique qui explique probablement la diversification des genres au Frasnien et au Famennien (Gründel, 1962 ; Groos-Uffenorde et Schindler, 1990).

La durée de l'extinction maximale est comprise dans celle de la zone à *linguiformis*, dernière biozone des conodontes du Frasnien, estimée à 300 000 ans, d'après la calibration chronologique de Sandberg et Ziegler (1996). À Coumiac, les extinctions débutent à 45 cm sous la limite F/F, légèrement sous la base d'un équivalent probable de la zone à *linguiformis*. Cependant, une extinction apparemment graduelle peut résulter de « l'effet Signor-Lipps », selon lequel les espèces peu représentées et mal connues donnent des disparitions artificiellement prématurées (Signor et Lipps, 1982). Ce phénomène pourrait en effet biaiser les résultats à Coumiac (France). En Allemagne, dans la carrière Schmidt, les conditions réellement anoxiques semblent limitées aux derniers cinq centimètres (Casier et Lethiers, 1998a). Cette épaisseur concorde mieux avec les temps de l'événement estimés par Sandberg et al. (1988), qui évoquent, entre autres, une durée de quelques milliers d'années. En conclusion, les extinctions débutent, avec un doute, vers 400 000 ans avant la limite F/F (figure 1), puis semblent s'accélérer et culminer juste sous et à la limite des deux étages.

4. Les espèces d'ostracodes survivantes

Environ 25 % des espèces d'ostracodes du plateau continental traversent la crise de la limite F/F dans les différents sites étudiés. À part les Metacopina, qui sont touchés davantage, aucune discrimination significative dans la survie ne paraît concerner les autres groupes systématiques.

L'abondance en individus au passage F/F diffère selon les espèces : soit l'abondance varie peu (par exemple : *Amphissites imbecillus*), soit elle augmente peu après la limite F/F, comme si un facteur contraignant était levé ; citons par exemple : *Acratia feisti* à Coumiac.

Certaines espèces survivent dans les différents sites géographiques, mais il arrive qu'une espèce observée, survivante dans une coupe géologique, puisse faire partie des

exterminées dans une autre province et/ou des nouvelles arrivantes post-événementielles ailleurs. Par exemple, *Bairdia quasifabaeformis* traverse la limite F/F dans l'Ouest du Canada, en Allemagne et dans le Sud de la France, mais ne survit pas au Nevada et, au contraire, apparaît au Famennien basal dans le bassin de Dinant en Belgique. Ainsi les facteurs paléocologiques régionaux peuvent contrôler les extensions stratigraphiques maximales en donnant de « fausses nouvelles espèces post-événementielles » et de « fausses exterminées » ; seule l'étude mondiale du passage F/F pouvait le révéler.

Le mécanisme de la survie s'explique par « l'effet Lazare » (Jablonski, 1986), selon lequel ces espèces réapparaissent dans le Famennien, après une absence dans les faciès défavorables du Frasnien sommital. Une partie de la population subsiste donc dans un « milieu refuge », que nous situons proche du littoral. En effet, les espèces survivantes appartiennent majoritairement à des genres connus pour leur ubiquité écologique sur les plates-formes marines mondiales (par exemple, *Kozłowskiella*, *Saccolatia*, *Amphissites*, *Knoxella*, *Healdianella*, *Micronewsomites*, *Famenella*, *Acratia*, *Bairdiacypris*, *Bairdia*, etc.). Sous leur forme classique à test relativement épais, ces genres ne sont pas adaptés à descendre sur l'environnement bathyal occupé par des associations différentes (voir plus loin la notion d'écotype de Thuringe). La seule explication est d'admettre que l'aire biogéographique de ces espèces eurybathes de plates-formes comprenait un secteur proche du littoral, épargné par l'anoxie montante, et qui servira de milieu refuge à des populations réduites. Ensuite, celles-ci jouent le rôle de foyer de recolonisation avec le retour des conditions plus favorables (figure 6). Dans une autre grande crise biologique, celle du Permien-Trias (251 Ma), les auteurs reconnaissent également les

refuges dans les environnements littoraux, et même dans les milieux de transition (deltas, lagunes...), qui, à la fois, protègent les survivants et donnent leur chance aux innovations évolutives (Gall et al., 1998).

Un gradient de transformations existe chez les espèces survivantes au passage de l'événement de la limite F/F (figure 7). Certaines ne subissent pas de changements paléontologiquement perceptibles. Chez d'autres, une analyse morphométrique simple (rapport hauteur/longueur) enregistre un léger déplacement des populations de type dit chronocline, c'est-à-dire quelques variations génétiques mineures au sein de l'espèce (par exemple : *Micronewsomites natus*, *Famenella poskairovaensis*). Parfois, la lignée spécifique survit à la faveur d'une sous-spéciation ; dans ce cas, l'allopatricité s'impose et la sous-espèce apparaît dans une autre province. Ainsi, dans le Famennien inférieur de Coumiac, *Acratia sagittaeformis* et *Bairdia galinaeformis* subsp. A proviennent du Frasnien de l'Ouest du Canada ; *Bairdia obliqua* subsp. A est issue du Frasnien de la plate-forme russe.

Les conclusions qui précèdent concernent les espèces benthiques d'ostracodes qui survivent sur les plates-formes ; or, des associations benthiques vivaient également à des profondeurs plus grandes. Il s'agit de l'écotype de Thuringe (Becker *in* Bandel et Becker, 1975), connu jusqu'ici dans la province paléotéthysienne l.s., caractérisé par des espèces à carapaces fines, présentant souvent des expansions épineuses (Lethiers et Crasquin, 1987 ; Becker et Bless, 1990 ; Lethiers et Feist, 1991). Ces associations pouvaient monter sur la partie externe de la plate-forme mais devenaient majoritaires sur l'étage bathyal (Lethiers et Raymond, 1991). Kozur (1991) les qualifie de « paléopsychrosphériques », par analogie avec les ostracodes de la psychrosphère actuelle. Au Frasnien su-

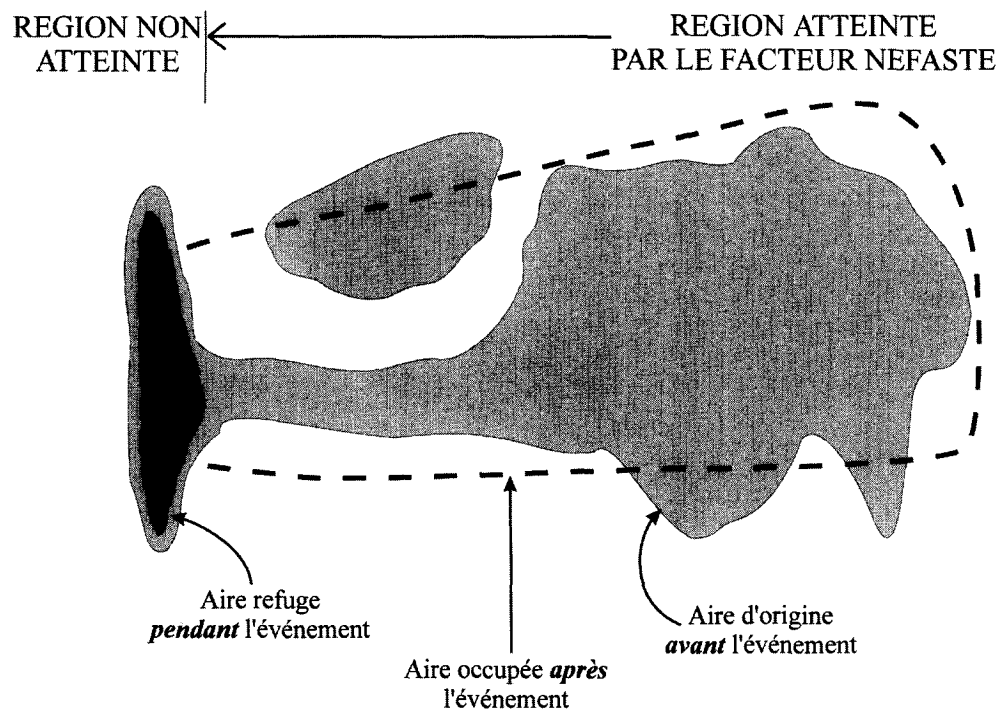


Figure 6. Schéma biogéographique théorique illustrant les notions d'effet Lazare et de milieu refuge. D'après Lethiers (1998), modifié.

Theoretical biogeographic sketch showing notions of Lazarus effect and of environmental refuge. After Lethiers (1998), modified.

Paléogéographie

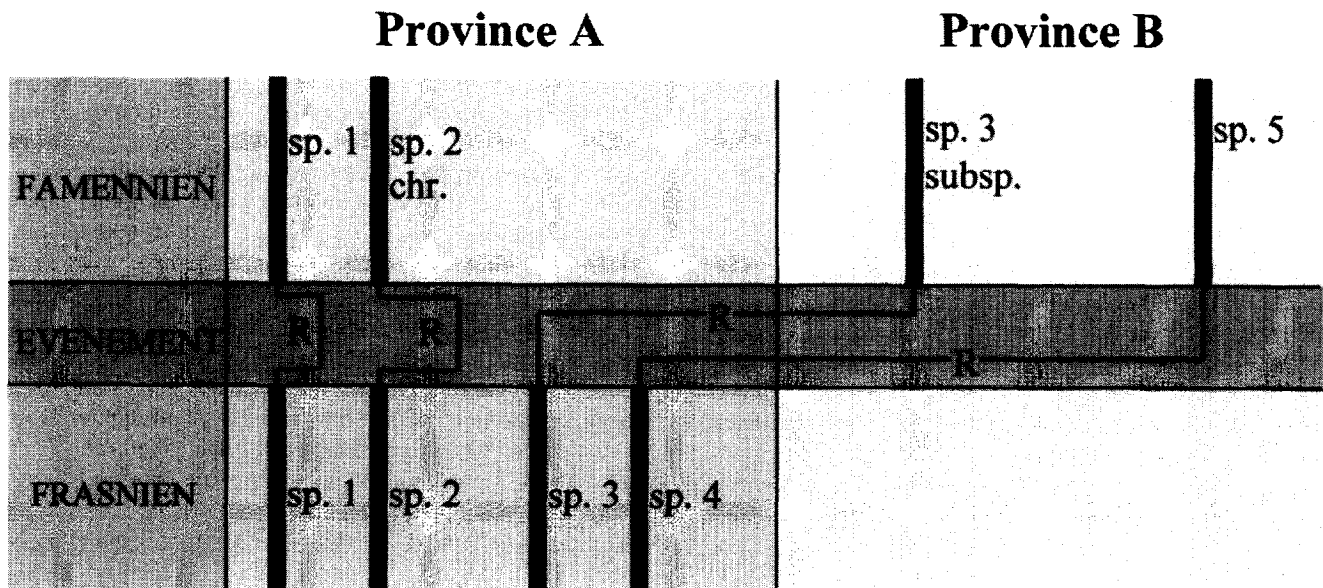


Figure 7. Gradient des transformations dans les lignées spécifiques survivant à l'événement de la limite Frasnien-Famennien. sp. 1 = espèce survivante, sans transformation apparente. sp. 2 = espèce survivante, avec un déplacement génétique chronoclinal. sp. 3 = espèce survivante, grâce à une sous-spéciation. sp. 4 = espèce suffisamment transformée, pour atteindre le stade d'une spéciation phylétique (= pseudo-extinction), donnant l'espèce sp. 5. R = milieu refuge.

Gradual transformations within species lineages surviving the event at the Frasnian-Famennian boundary. sp. 1 = a surviving species without noticeable transformation. sp. 2 = a surviving species showing a chronoclinal genetic shift. sp. 3 = a surviving species owing to a subspeciation. sp. 4 = a more changed lineage leading to a phyletic speciation (= pseudo-extinction) giving the species sp. 5. R = refuge.

périeur, l'écotype de Thuringe est peu diversifié ; néanmoins, les quelques espèces connues traversent la limite F/F. Citons *Tricornina (Tricornina) communis*, *Tricornina (Tricornella) ventrocerata*, *Tricornina (Bohemina) paragracilis*, *Paraberounella cuneata*, *Paraberounella lobella*, *Rectonaria muelleri*, *Microcheilinella ? unispina*, *Acratia*

binrostella et *Bairdia feliumgibba*. À l'évidence, cette catégorie d'espèces survit dans des refuges profonds du domaine bathyal, situés probablement vers les hautes latitudes. Dans la partie inférieure du Famennien, l'écotype de Thuringe se diversifie à nouveau, comme nous le verrons plus loin.

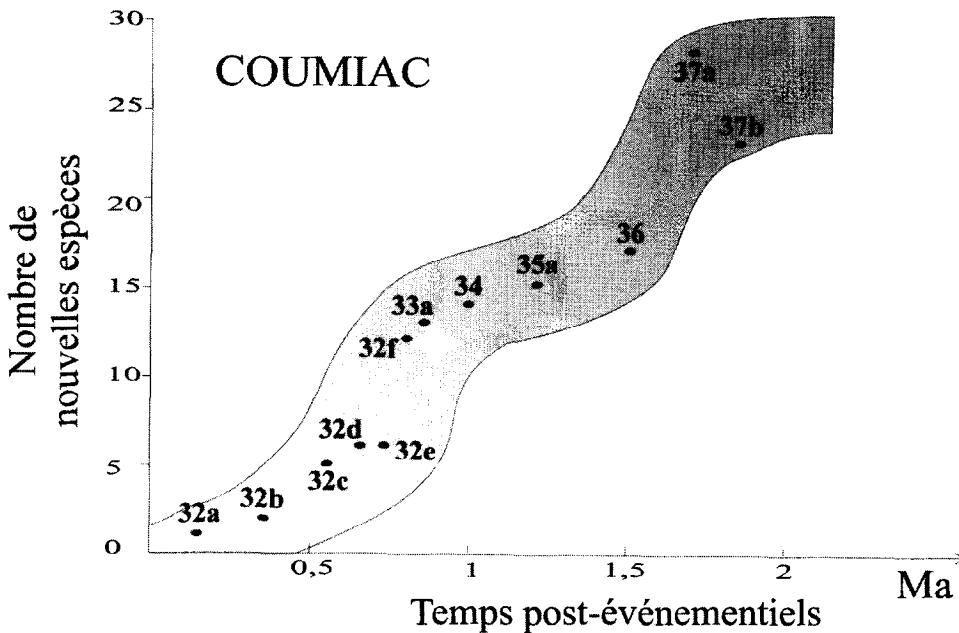


Figure 8. Repeuplement par les ostracodes après l'événement de la limite F/F à Coumiac. Géochronologie d'après Sandberg et Ziegler (1996). Les numéros correspondent à ceux des échantillons.

Ostracod recolonization after the F/F event at Coumiac. Geochronological scale after Sandberg and Ziegler (1996). Sample numbers are marked.

5. Les nouvelles espèces post-événementielles

La recolonisation semble difficile après l'événement F/F ; elle s'effectue progressivement et les biotopes sont reconquis définitivement, après 1,5 Ma, à Coumiac (figure 8) et après un peu moins de 1 Ma au col de Devils Gate, en se référant à la calibration géochronologique de Sandberg et Ziegler (1996). Les espèces de la reconquête comprennent les espèces survivantes, auxquelles s'ajoutent les espèces nouvellement arrivantes. L'origine de ces dernières pose de nombreux problèmes ; afin de dégager quelques constantes, on peut y distinguer trois catégories. a) La majorité appartient à des genres panchroniques de Podocopida, dont l'ubiquité écologique sur les plates-formes de la fin du Frasnien est reconnue (*Bairdia*, *Bairdiocypris*, *Famenella*, *Bairdiocypris*, *Microcheilinella*, *Cytherellina*) et, en moins grand nombre, à des genres également ubiquistes de Palaeocopida l.s. (*Rozhdestvenskayites*, *Aparchites*, *Gravia*, *Selebratina*, *Knoxiella* et *Indivisia*). L'origine phylétique des espèces, dans cette première catégorie, n'est pas fixée avec précision ; mais plusieurs possibilités se présentent avec des espèces proches du Frasnien sommital dans des provinces paléobiogéographiques différentes (figure 7), indiquant un déplacement des populations pendant la spéciation. Au Famennien basal, beaucoup apparaissent d'abord dans une seule province, tandis que d'autres arrivent d'emblée dans plusieurs provinces. Citons *Microcheilinella voro-*

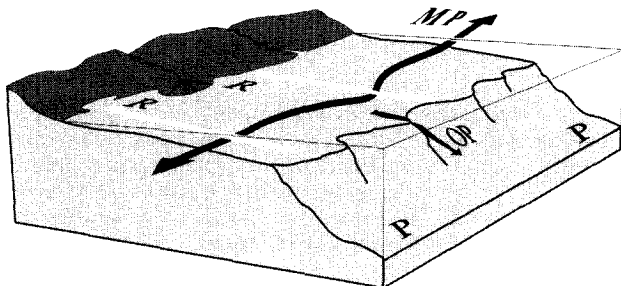


Figure 9. Les déplacements des populations d'ostracodes benthiques sur les marges, en réponse aux événements environnementaux de la limite Frasnien-Famennien. Flèches blanches = extension des espèces survivantes néritiques avant l'événement ; elles occupaient des milieux refuges (= R), où elles subsistent pendant l'événement. Flèches noires = spéciations allopatriques permettant aux lignées spécifiques de s'adapter. MP = migration d'autres populations néritiques, le long des plates-formes, de provinces à provinces. OP = origine de nouvelles espèces et de nouveaux genres profonds, à partir de foyers situés sur la plate-forme externe. P = ostracodes profonds archaïques, trouvant probablement refuge aux hautes latitudes.

Shifting of benthic ostracod populations on continental margins in relation with the F/F event. White arrows = distribution of neritic surviving species before the event; they survived the event owing to refuges (= R). Dark arrows = allopatric speciations allowing adaptation of specific lineages. MP = migration of other neritic populations on the marine platform, from province to province. OP = origin of new deep species and genera from evolutive centres located on the external platform. P = archaic deep ostracods which probably found refuge at high latitudes.

ensis Samoilova, 1970, apparaissant sur la plate-forme russe et à Coumiac, ainsi que *Famenella persipqua*, présente à la fois en Chine du Sud, en Allemagne et à Coumiac. Ces observations suggèrent que de nombreuses spéciations géographiques très rapides prennent place le long des plates-formes continentales (figure 9, MP) ; elles

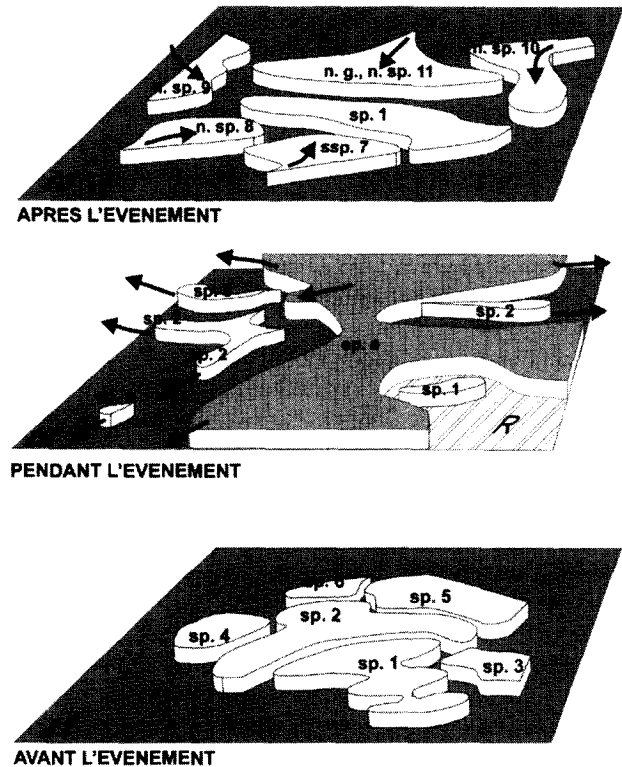


Figure 10. Représentation schématique et synthétique des populations marines d'un secteur précis, au cours d'un événement géologique. Chaque tranche représente l'aire biogéographique d'un taxon. L'épaisseur de ces tranches ne possède aucune signification particulière. Avant l'événement, les espèces sp. 1 à 6 symbolisent l'équilibre relativement stable des aires biogéographiques. Pendant l'événement, a) les espèces sp. 2, sp. 4 et sp. 5 débutent une migration, b) une population réduite de sp. 1 subsiste dans un milieu refuge (= R) de son aire (en hachures), c) une espèce profiteuse (sp. a) envahit l'espace laissé disponible, d) les espèces sp. 3 et sp. 6, qui ne peuvent ni migrer, ni se réfugier, disparaissent. Après l'événement, l'espèce sp. 1 réoccupe une large aire biogéographique (effet Lazare) et des populations, issues d'autres provinces, arrivent avec des transformations de niveau sous-spécifique (ssp. 7), spécifique (n.sp. 8 à 10), ou même générique (n.g., n.sp. 11).

Synthetic sketch showing marine populations in a district area, during a geological event. Slices represent different biogeographic areas of taxa. Slice thickness without special significance. Before the event (t 1), species sp. 1 to sp. 6 symbolize biogeographic areas in a relatively stable equilibrium. During the event (= t 2), a) species sp. 2, sp. 4 and sp. 5 start a migration, b) a small part of the population sp. 1 survives in a refuge (hatching = R) belonging to its own biogeographic area, c) a disaster species (sp. a) invades the available environment, d) species sp. 3 and sp. 6 disappear because they can neither migrate nor find shelter. After the event (= t 3), the species sp. 1 occupies a large biogeographic area again (Lazarus effect) and some populations, originating from other provinces, arrive with transformations at the subspecies (ssp. 7) or species level (n.sp. 8 to 10) or even at the generic level (n.g., n.sp. 11).

paraissent instantanées à l'échelle de nos investigations stratigraphiques.

b) Une minorité de nouvelles espèces appartient à des genres incertains et peu représentés antérieurement : *Aechmina*? sp. A, 1998, *Rectella*? *abdit*a, *Aparchites*? n. sp. A et *Reticestus*? n. sp. A. Dans ce cas, l'origine reste encore conjecturale.

c) Une troisième catégorie comprend de nouvelles espèces appartenant aux associations profondes de l'écotype de Thuringe. Citons : *Sinessites*? n. sp. A, *Bairdia convelifera* subsp. A, *Acratia ventriosa*, *Processobairdia anterocerata*, *Ceratacratia cerata*, *Grammia famenniensis*, *Gero-dia* sp., aff. *weyeri* et *Orthonaria*? *biconvexa*. Certaines proviennent de spéciations issues d'espèces à genres néritiques (*Bairdia*, *Acratia*), par allègement de la carapace et acquisition d'épines, dans des populations qui descendent vers le talus (figure 9, OP). D'autres s'adaptent suffisamment pour que la transformation donne naissance à un nouveau genre profond ; par exemple, *Processobairdia* vient de *Bairdia*, *Ceratacratia* d'*Acratia*, tandis que *Gero-dia* et *Orthonaria* viennent des Bairdiocyprididae.

Ainsi, l'écotype de Thuringe se diversifie après l'événement F/F par des spéciations allopatriques avec déplacements des populations vers l'étage bathyal (figure 9, OP). Quand la dérive génétique concomitante reste limitée, le niveau générique d'origine néritique subsiste ; mais, lorsque les changements deviennent plus importants, la naissance de nouveaux genres se produit. Ces nouveaux lots d'espèces profondes s'ajoutent à celles qui traversent la limite F/F, parce que réfugiées en profondeur aux hautes latitudes (figure 9, P), ainsi qu'à celles issues de spéciations à partir de ces foyers archaïques, comme, par exem-

ple, dans les genres *Rectonaria*, *Tricornina* et *Paraberou-nella*. Au Famennien, l'écotype de Thuringe est donc très polyphylétique.

6. Conclusions

L'extinction en masse de la limite F/F, dans le domaine marin néritique, laisse dévoiler ses mécanismes par l'étude mondiale des espèces très appropriées, celles des ostracodes. Après l'extinction principale, les modalités de reconquête post-événementielle des biotopes s'établissent selon différentes voies, montrant un gradient dans la transformation des lignées spécifiques (figure 10).

1. Des lignées spécifiques traversent l'événement sans changement perceptible ; les populations sympatriques possèdent un milieu refuge dans leur aire biogéographique (figure 10, sp. 1).

2. Des lignées spécifiques traversent l'événement, avec des changements mineurs de type chronocline ; les populations restent également sympatriques, mais le temps passé dans le milieu refuge s'accompagne d'une dérive génétique légère (figure 10, même symbole sp. 1).

3. Une sous-spéciation allopatrique rapide, pendant l'événement, assure le passage de la lignée spécifique ; un déplacement génétique plus important accompagne donc la migration des populations vers une autre province paléobiogéographique de la plate-forme (figure 10, ssp. 7). Les voies n° 1 à 3 constituent les espèces dites survivantes.

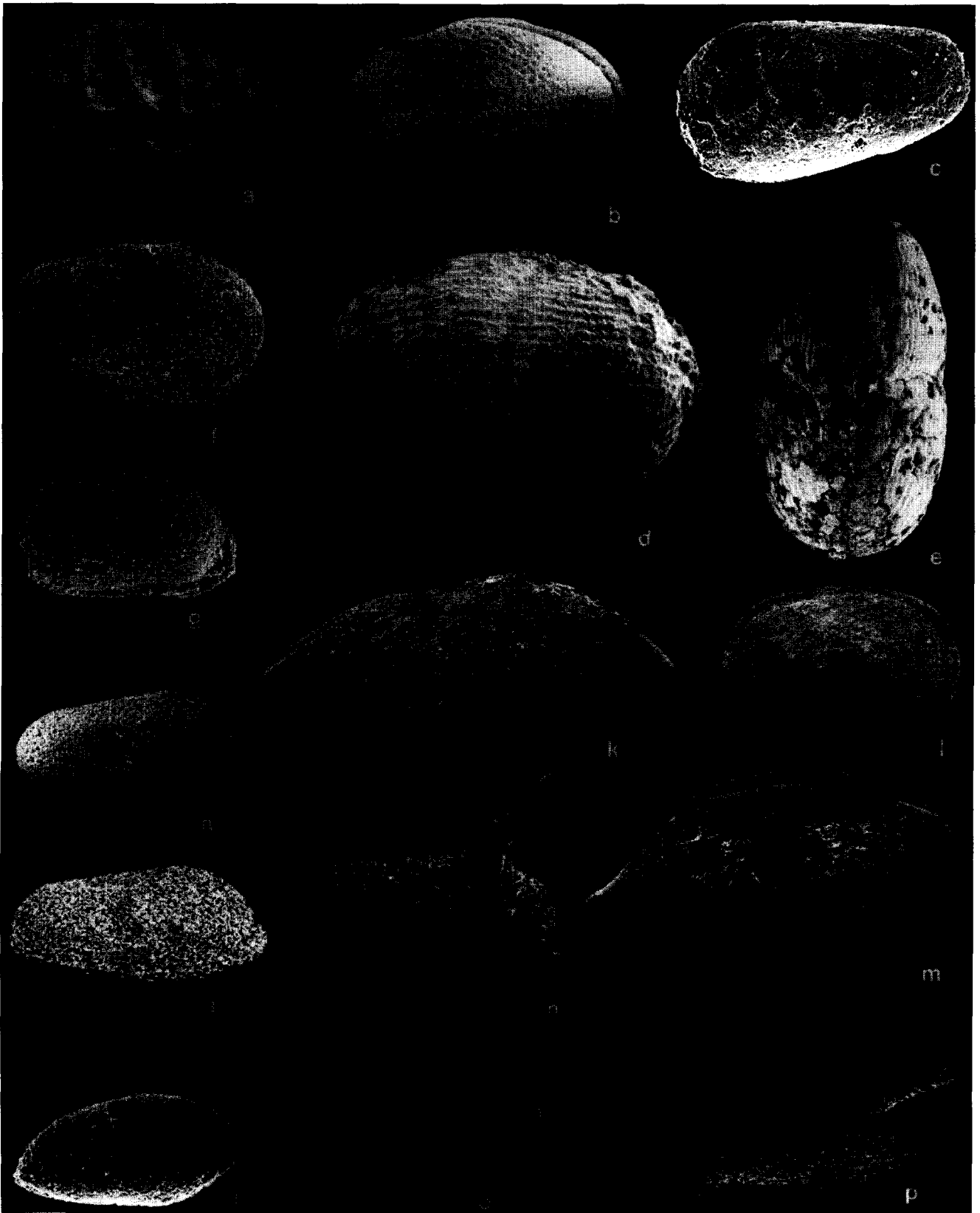
4. Des lignées spécifiques développent une spéciation allopatrique pendant l'événement, afin de traverser celui-ci (= pseudo-extinction) (figure 10, n. sp. 8 à 10) ;

Figure 11. Les ostracodes et l'événement de la limite Frasnien-Famennien (= F/F). a : *Polyzygia neodevonica* (Matern, 1929), la dernière espèce du genre *Polyzygia* à s'éteindre (× 45). b : *Decoranewsomites multicavus* (Rozhdestvenskaja, 1972), qui disparaît dans le Sud de la France et en Russie (× 85). c : *Samarella coumiacensis* Lethiers et Casier, 1995, une espèce profiteuse dans le Kellwasser supérieur et qui disparaît (× 100). d (vue latérale) et e (vue dorsale) : *Entomozoe* (R.) *serratriata* (Sandberger, 1845), un exemple d'Entomozoidae affectionnant les eaux dysoxygènes (× 60). f : *Micronewsomites natus* (Rozhdestvenskaja, 1972), espèce survivante en Allemagne et en France, mais frasnienne au Nevada et en Russie (× 200). g : *Healdianella alba* Lethiers, 1981, espèce survivante dans l'Ouest du Canada et en France, mais famennienne dans le Nord de l'Espagne et au Nevada (× 120). h : *Famenella postkairovaensis* Lethiers et Casier, 1996, espèce survivante en France et en Allemagne (× 110). i : *Famenella inflexa* Lethiers et Casier, 1999, espèce nouvellement arrivante à Coumiac (× 110). j : *Acratia* sp., aff. *bidecliva* Lethiers et Feist, 1991, espèce nouvellement arrivante à Coumiac (× 100). k : *Acratia sagittaeformis* Lethiers et Casier, 1999, espèce nouvellement arrivante en Allemagne, en France et en Algérie, mais issue d'une sous-espèce frasnienne de l'Ouest du Canada (× 100). l : *Microcheilinella voronensis* Samoïlova, 1970, espèce nouvellement arrivante à la fois en France et en Russie (× 90). m : *Bairdia obliqua* Rozhdestvenskaja, 1972 ssp. A, sous-espèce nouvellement arrivante à Coumiac, issue de l'espèce frasnienne russe (× 100). n : *Rectonaria muelleri* Gründel, 1961, une espèce profonde de la Paléotéthys survivant à l'événement F/F (× 55). o : *Ceratacratia cerata* Blumenstengel, 1965, espèce d'un nouveau genre profond au Famennien (× 55). p : *Processobairdia spinomarginata* Blumenstengel, 1965, espèce d'un autre nouveau genre profond au Famennien (× 55). Vues latérales, sauf e.

Ostracods and the Frasnian-Famennian (= F/F) boundary event. a: *Polyzygia neodevonica* (Matern, 1929), the last species belonging to the vanishing genus *Polyzygia* (× 45). b: *Decoranewsomites multicavus* (Rozhdestvenskaja, 1972) disappearing in Southern France and in Russia (× 85). c: *Samarella coumiacensis* Lethiers and Casier, 1995, a disappearing disaster species from the Upper Kellwasser level (× 100). d (lateral view) and e (dorsal view): *Entomozoe* (R.) *serratriata* (Sandberger, 1845), Entomozoid adapted to dysaerobic environments (× 60). f: *Micronewsomites natus* (Rozhdestvenskaja, 1972), surviving species in Germany and France, but Frasnian species in Nevada and Russia (× 200). g: *Healdianella alba* Lethiers, 1981, surviving species in Western Canada and France, but Famennian species in northern Spain and Nevada (× 120). h: *Famenella postkairovaensis* Lethiers and Casier, 1996, surviving species from France and Germany (× 110). i: *Famenella inflexa* Lethiers and Casier, 1999, newly arriving species at Coumiac (× 100). j: *Acratia* sp., aff. *bidecliva* Lethiers and Feist, 1991, newly arriving species at Coumiac (× 100). k: *Acratia sagittaeformis* Lethiers and Casier, 1999, newly arriving species in Germany, France and Algeria, but descended from a Frasnian western Canadian subspecies (× 100). l: *Microcheilinella voronensis* Samoïlova, 1970, newly arriving species in France and Russia (× 90). m: *Bairdia obliqua* Rozhdestvenskaja, 1972 ssp. A, newly arriving subspecies at Coumiac, descended from the Russian Frasnian species (× 100). n: *Rectonaria muelleri* Gründel, 1961, a deep palaeotethysian species surviving the F/F event (× 55). o: *Ceratacratia cerata* Blumenstengel, 1965, species belonging to a new deep Famennian genus (× 55). p: *Processobairdia spinomarginata* Blumenstengel, 1965, species belonging to another new deep Famennian genus (× 55). All lateral views, figure e excepted.

les migrations des populations s'effectuent principalement sur les plates-formes, parallèlement aux rivages, mais certaines descendent vers l'étage bathyal, pour se joindre aux associations profondes.

5. Le déplacement génétique des populations atteint le seuil suffisant pour la création d'un nouveau genre ; dans ce cas, l'allopatricité s'effectue vers l'étage bathyal et diversifie les associations profondes (*figure 10*, n.g., n.sp. 11).



Ce continuum dans les transformations des lignées spécifiques montre que la pérennité de celles-ci semble souvent conditionnée par la mobilité de leurs populations. La *figure 10* donne une vue schématique sur le modèle de l'extinction en masse, tandis que la *figure 11* présente quelques exemples d'espèces exterminées et survivantes. Avant l'événement, les aires biogéographiques des espè-

ces restent dans un équilibre relativement stable. Puis, les conditions défavorables de l'événement déclenchent des sortes de mouvements amiboïdes rapides au sein des aires biogéographiques. De nombreuses populations n'arrivent pas à survivre ; quelques-unes subsistent dans un refuge et d'autres modifient plus ou moins leur pool génétique au cours des invasions de nouveaux territoires.

Remerciements. Ce travail a été soutenu par l'Esa 7073 et le projet Crisevole du CNRS, ainsi que par le FRFC 2.4511.94 du FNRS.

7. Références

- Bandel K. et Becker G. 1975. Ostracoden aus paläozoischen peglagischen Kalken der Karnischen Alpen (Silurium bis Unterkarbon), *Senckenbergiana leth.*, 56, 1, 1–83
- Becker G. 1982. Ostracoda aus Cephalopoden-Führendem Oberdevon im Kantabrischen Gebirge (N-Spanien). 2. Bairdiacea, Cytheracea und Entomozoacea, *Palaeontographica A*, 178, 109–182
- Becker G. et Bless M.J.M. 1990. Biotope indicative features in Palaeozoic ostracods: a global phenomenon, in : Whatley R. et Maybury C. (éds), *Ostracoda and Global Events*, British Micropal. Soc. Publ. Ser., Chapman and Hall, 421–436
- Blumenstengel H. 1965. Zur Taxonomie und Biostratigraphie verkieselter Ostracoden aus dem Thüringer Oberdevon, *Freiberger Forschungsh.*, C183, 1–127
- Braun W.K. et Lethiers F. 1982. A new Late Devonian ostracod fauna and its bearing on the Frasnian–Famennian boundary in western Canada, *Can. J. Earth Sci.*, 19, 1953–1962
- Buggisch W. 1991. The global Frasnian–Famennian 'Kellwasser Event', *Geologische Rundschau*, 80, 1, 49–72
- Casier J.-G. 1982. Les ostracodes du Frasnien et de la base du Famennien de la coupe du Km 30 (Saoura, Sahara algérien), *Bull. Soc. belge Géol.*, 91, 4, 195–207
- Casier J.-G. 1985. Les ostracodes de la partie supérieure de la formation de Teferguente (Givétien) et de la formation de Marhouma (Givétien–Famennien) de la coupe de Km 30 (Saoura, Sahara algérien), *Geobios*, 18, 6, 833–846
- Casier J.-G. 1987. Étude biostratigraphique et paléocéologique des Ostracodes du récif de marbre rouge du Hautmont à Vodelée (partie supérieure du Frasnien, Bassin de Dinant, Belgique), *Rev. Paléobiologie*, 6, 2, 193–204
- Casier J.-G. 1989. Paléocéologie des Ostracodes au niveau de la limite des étages Frasnien et Famennien, à Senzeilles, *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, Sci. de la Terre*, 59, 79–93
- Casier J.-G. 1992. Description et étude des Ostracodes de deux tranchées traversant la limite historique Frasnien–Famennien dans la localité-type, *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, Sci. de la Terre*, 62, 109–119
- Casier J.-G. et Devleeschouwer X. 1995. Arguments (Ostracodes) pour une régression culminant à proximité de la limite Frasnien–Famennien, à Sinsin (bord sud du bassin de Dinant, Belgique), *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, Sci. de la Terre*, 65, 51–68
- Casier J.-G., Devleeschouwer X., Lethiers F., Preat A. et Racki G. à paraître. Ostracods and sedimentology of the Frasnian–Famennian boundary in the Kostomloty section (Holy Cross Mountains, Poland) in relation with the Late Devonian mass extinction, *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, Sci. de la Terre* (soumis)
- Casier J.-G. et Lethiers F. 1997. Les Ostracodes survivant à l'extinction du Dévonien supérieur dans la coupe du col de Devils Gate (Nevada, USA), *Geobios*, 30, 6, 811–821
- Casier J.-G. et Lethiers F. 1998a. Ostracods Late Devonian mass extinction: the Schmidt quarry parastratotype (Kellerwald, Germany), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 326, série IIa, 71–78
- Casier J.-G. et Lethiers F. 1998b. Les Ostracodes du Frasnien terminal (zone à *linguiformis* des Conodontes) de la coupe du col de Devils Gate (Nevada, USA), *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, Sci. de la Terre*, 66, 77–95
- Casier J.-G., Lethiers F. et Baudin F. 1999. Ostracods, organic matter and anoxic events associated with the Frasnian–Famennian boundary in the Schmidt quarry parastratotype section (Kellerwald, Germany), *Geobios* (sous presse)
- Casier J.-G., Lethiers F. et Claeys P. 1996. Ostracod evidence for an abrupt mass extinction at the Frasnian–Famennian boundary (Devils Gate, Nevada, USA), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 322, série IIa, 415–422
- Casier J.-G., Lethiers F. et Hou Hongfei 1997. Ostracods from the Frasnian/Famennian transition beds in the Lijiaping section (Hunan, southern China), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 325, série IIa, 433–438
- Claeys P., Casier J.-G. et Margolis S.V. 1992. Microtektites and mass extinctions: evidence for a Late Devonian asteroid impact, *Science*, 257, 1102–1104
- Gall J.-C., Grauvogel-Stamm L., Nel A. et Papier F. 1998. La crise biologique du Permien et la renaissance triasique, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 326, série IIa, 1–12
- Girard C. et Feist R. 1997. Eustatic trends in conodont diversity across the Frasnian–Famennian boundary in the stratotype area, Montagne Noire, Southern France, *Lethaia*, 299, 329–337
- Groos-Uffenorde H. et Schindler E. 1990. The effect of global events on entomozocean Ostracoda, in : Whatley R. et Maybury C. (éds), *Ostracoda and Global Events*, British Micropal. Soc. Publ. Ser., Chapman and Hall, 101–112
- Gründel J. 1961. Zur Biostratigraphie und Fazies der *Gattendorfia*-Stufe in Mitteldeutschland unter besonderer Berücksichtigung der Ostracoden, *Freib. Forsch. H.*, C111, 53–173
- Gründel J. 1962. Zur Phylogenetik und Taxonomie der Entomozoidea (Ostracoda) unter Ausschuss der Bouciinae, *Geologie*, 10, 1184–1203
- Hallam A. et Wignall P.B. 1997. *Mass Extinctions and their Aftermath*, Oxford University Press, 320 p.
- Jablonski D. 1986. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach, in : Elliot D.K. (éd.), *Dynamics of extinction*, Wiley-Interscience Publ., 183–229
- Joachimski M.M. et Buggisch W. 1993. Anoxic events in the Late Frasnian. Causes of the Frasnian–Famennian faunal crisis?, *Geology*, 21, 675–678
- Kauffman E.G. et Erwin D.H. 1995. IGCP 335: biotic recoveries from mass extinction: initial meetings, *Episodes*, 17 (3), 68–73
- Klapper G., Feist R., Becker R.T. et House M. 1994. Definition of the Frasnian–Famennian Stage boundary, *Episodes*, 16 (4), 433–441
- Kozur H. 1991. Permian deep water ostracods from Sicily (Italy). Part 2: biofacial evaluation and remarks to the Silurian to Triassic palaeopsychrospheric ostracods, *Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck*, 3, 25–38

- Lethiers F. 1974. Ostracodes du passage Frasnien–Famennien de Senzeilles (Ardenne), *Palaeontographica A*, 147, 39–69
- Lethiers F. 1981. Ostracodes du Dévonien terminal de l'ouest du Canada : systématique, biostratigraphie et paléocologie, *Geobios*, mémoire spécial, 5, 244 p.
- Lethiers F. 1983. Paléobiogéographie des faunes d'Ostracodes au Dévonien supérieur, *Lethaia*, 16, 1, 39–49
- Lethiers F. 1998. *Évolution de la biosphère et événements géologiques*, Gordon and Breach Sc. Publ., 321 p.
- Lethiers F. et Casier J.-G. 1995. Les Ostracodes du Frasnien terminal (« Kellwasser » supérieur) de Coumiac (Montagne noire, France), *Rev. micropaléontol.*, 38, 1, 63–77
- Lethiers F. et Casier J.-G. 1996a. Les Ostracodes qui disparaissent avec l'événement Frasnien–Famennien au limitotype de Coumiac (Montagne Noire, France), *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Sci. de la Terre*, 66, 73–91
- Lethiers F. et Casier J.-G. 1996b. Les Ostracodes survivant à l'événement F/F dans le limitotype de Coumiac (Montagne Noire, France), *Ann. Soc. géol. Belgique*, 117 (1994) (1), 137–153
- Lethiers F. et Casier J.-G. 1999. Les Ostracodes du Famennien inférieur au stratotype de Coumiac (Montagne noire, France) : la reconquête post-événementielle, *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique, Sci. de la Terre*, 69, 47–66
- Lethiers F. et Crasquin S. 1987. Reconnaissance des milieux profonds de la Paléotéthys à l'aide des ostracodes, *Bull. Soc. géol. France*, 3 (3), 415–423
- Lethiers F. et Feist R. 1991. La crise des ostracodes benthiques au passage Frasnien–Famennien de Coumiac (Montagne noire, France méridionale), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 312, série II, 1057–1063
- Lethiers F. et Raymond D. 1991. Les crises du Dévonien supérieur par l'étude des faunes d'Ostracodes dans leur cadre paléogéographique, *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 88 (1–2), 133–146
- Lethiers F., Baudin F. et Casier J.-G. 1998. Ostracodes de la limite Frasnien–Famennien en environnement anoxique (La Serre, Montagne noire, France), *Rev. Micropaléontol.*, 41 (4), 321–336
- Matern H. 1929. Die Ostracoden des Oberdevons. 1. Teil: Aparchitidae, Primitiidae, Zygobolbidae, Beyrichiidae, Kloedenellidae, Entomidae, *Abh. preuss. geol. Landesanst. N.F.*, 118, 1–100
- McGhee G.R. 1996. *The Late Devonian Mass Extinction. The Frasnian–Famennian crisis*, Columbia University Press, 303 p.
- McLaren D.J. 1970. Presidential address: time, life, and boundaries, *J. Paleontol.*, 44, 5, 801–815
- Mistiaen B., Milhau B., Khatir A., Hou H., Vachard D. et Wu X. 1998. Famennien terminal (Strunien) d'Etrœungt (Avesnois, Nord de la France) et d'Etaoucun (Guangxi, Chine du Sud). Incidences paléogéographiques des données relatives aux Stromatopores et Ostracodes, *Ann. Soc. Géol. Nord*, 6 (3), 97–104
- Racki G. 1998. Frasnian–Famennian biotic crisis: undervalued tectonic control?, *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 141, 177–198
- Raup D. et Sepkoski J. 1982. Mass extinction in the marine fossil record, *Science*, 215, 1501–1503
- Rozhdestvenskaja A.A. 1972. Ostracodes du Dévonien supérieur de la Bachkirie, *Acad. Sc. URSS, section bachkirienne, NAUKA*, 193 p. (en russe)
- Samoilova R.B. 1970. Famennian ostracodes from the Central Russian Platform, *Paleontol. J.*, 2, 209–215
- Sandberg C.A. et Ziegler W. 1996. Devonian conodont biochronology in geologic time calibration, *Senckenbergiana lethaiana*, 76 (1–2), 259–265
- Sandberg C., Ziegler W., Dreesen R. et Butler J. 1988. Late Frasnian mass extinction: conodont event stratigraphy, global changes, and possible cause, *Cour. Forsch.-inst. Senckenberg*, 102, 267–297
- Schindler E. 1990a. Die Kellwasser-Krise (hohe Frasn-Stufe, Ober-Devon), *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, 46, 1–115
- Schindler E. 1990b. The Late Frasnian (Upper Devonian) Kellwasser crisis, in : Kauffman E.G. et Walliser O.H. (éds), *Extinction Events in Earth History, Lecture Notes in Earth Sciences*, Springer Verlag, 30, 151–159
- Sepkoski J.J. 1982. Mass extinctions in the Phanerozoic oceans. A review, *Geol. Soc. Am., Spec. Pap.* 190, 283–289
- Signor P.W. et Lipps J.H. 1982. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record, *Geol. Soc. Am., Spec. Pap.*, 190, 291–296
- Tschigova V. 1977. Stratigraphie et corrélations des sédiments pétrolifères et gazifères dévoniens et carbonifères d'URSS et des pays étrangers, *NEDRA*, Moscou, 263 p. (en russe)
- Walliser O.H. 1984. Geologic processes and global events, *Terra cognita*, 4, 17–20