

# ORIGINE, PREMIERS STADES ET CRISES DE LA VIE SUR TERRE

## MOTS-CLÉS

- ▶ Chimie prébiotique, phototrophie, chimiotrophie, acides aminés, protéines universelles, ARN, ADN, ribozymes.
- ▶ Atmosphère, soupe primitive, Oparine, Haldane, Miller, Urey, hydrothermalisme sous-marin, panspermie, météorites.
- ▶ Bulles, microsphères, coacervats, protéinoïdes, microsphères, coccoïdes, sphéroïdes, stromatolites.
- ▶ Bactéries, archéobactéries (archées), procaryotes, eucaryotes, LUCA (*Last Universal Common Ancestor*), théorie endosymbiotique.
- ▶ Précambrien, Paléozoïque, explosion cambrienne, faune d'Ediacara, faune de Burgess.
- ▶ Grandes crises et radiations.

**O**n a longtemps pensé qu'il n'y avait aucune chance de retrouver les formes primitives de la vie car elles devaient être effacées par le métamorphisme intense des roches susceptibles de les avoir hébergées. Pourtant, au cours des dernières décennies, des formations vieilles de plus de trois milliards d'années ont livré du carbone dont le rapport isotopique atteste une origine biologique ou présentent des structures sphériques ou filamenteuses qui évoquent des êtres vivants rudimentaires ressemblant à des bactéries. Mais ces découvertes, qui d'ailleurs ne sont pas toutes des preuves irréfutables de la présence d'êtres vivants, ne nous renseignent pas sur l'origine même de la vie qui, malgré quelques données expérimentales, demeure encore spéculative.



Voir chap. 36.3

### Encart 37.1 – Le concept de vie

Un consensus existe pour considérer qu'un organisme est dit vivant lorsqu'il échange de la matière et de l'énergie avec son environnement tout en conservant son autonomie et lorsqu'il se reproduit et évolue par sélection naturelle. Certains rajoutent à cette définition le fait que la matière vivante est capable de s'auto-organiser sans être programmée.

Poser le problème de l'origine de la vie c'est donc en fait chercher à répondre à trois grands types de questions :

- Comment sont apparues les premières molécules auto-répliquatives permettant le support de l'hérédité et le transfert d'information nécessaire à la reproduction avec possibilité d'évolution ?
- Quels étaient les métabolismes primitifs (phototrophie vs chimiotrophie) ?
- Comment la compartimentation s'est-elle réalisée ? Ce qui revient à poser le problème de « l'invention » de la membrane capable à la fois de protéger du milieu extérieur mais aussi d'échanger avec lui.

Les progrès de la biologie moléculaire permettent maintenant d'étudier en laboratoire les conditions d'apparition des macromolécules organiques et les mécanismes de leur reproductibilité. De plus, l'approche génomique de la phylogénie du vivant et l'exploration des formes de vie des milieux extrêmes apportent de nouvelles contraintes aux différents scénarios d'apparition de la vie.

## 37.1 LES HYPOTHÈSES SUR LES MÉCANISMES ET LES LIEUX D'ORIGINE DE LA VIE TERRESTRE

La présence de matière organique ne doit pas être systématiquement associée à la notion de vie et une *chimie prébiotique* existe qui conduit à des molécules organiques simples. Ainsi, des molécules organiques sont constamment synthétisées dans le milieu interstellaire. Leur liaison en structures plus élaborées puis capables de s'autodupliquer suppose un certain nombre de conditions :

- la synthèse de matière organique (MO) est moins difficile dans un environnement réducteur que dans les conditions oxydantes actuelles de la Terre ;
- les molécules précurseurs carbonées ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ), hydrogénées ( $\text{H}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ) ou azotées ( $\text{N}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ) sont peu réactives, leurs combinaisons supposent une activation par fourniture d'énergie sous forme thermique (orages, impacts météoritiques, hydrothermalisme) ou photochimique ;
- les facteurs d'activation sont susceptibles de détruire les structures formées, il faut donc des processus de transfert des produits formés hors du système d'activation.

Les spéculations sur les conditions et les processus à l'origine de la vie sont nombreuses mais on peut les regrouper en trois grands types d'hypothèses : le scénario atmosphérique, celui des sources chaudes océaniques et le scénario cosmique. Enfin, les métabolismes biologiques étant très liés à l'oxygène et à l'eau (de façon positive ou négative), on ne peut traiter de l'origine et de l'évolution précoce de la vie sans considérer l'origine et l'évolution de l'atmosphère terrestre et de l'océan ; il conviendra de se reporter aux chapitres 21 (§ 21.4) et 23 (§ 23.3) qui traitent de ces problèmes et de leur relation avec la vie.

### 37.1.1 Le scénario atmosphérique dit de la « soupe chaude primitive »

Il s'agit d'un concept d'évolution de la matière inerte vers la matière vivante proposé de façon indépendante par le biochimiste russe A. Oparine (1924) et le biologiste anglais J. Haldane (1929). Dans les conditions de la Terre primitive, les composés de l'atmosphère primitive réductrice, en solution dans l'océan primitif, se combinent, sous l'action d'un rayonnement UV intense, pour donner les molécules organiques. Lorsque la vapeur d'eau s'est condensée pour former les océans primitifs, elle



Voir encart 2.7

a dissous une partie des gaz de l'atmosphère ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{SO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NCH}$ ) et des sels minéraux de la croûte. Il en est résultée une « *soupe primitive* » chaude, soumise à l'intense rayonnement ultraviolet du Soleil, car la couche d'ozone qui l'arrête aujourd'hui ne s'était pas encore formée. Dans ces conditions, et peut-être aussi sous l'action des éclairs d'orage (**origine photochimique de la vie**), s'effectue la synthèse de molécules organiques dont les plus simples sont le formaldéhyde  $\text{HCHO}$  et l'acide formique  $\text{CH}_2\text{NH}_2\text{COOH}$  et les plus compliquées des acides aminés, des polypeptides et des polysaccharides.

L'hypothèse Oparin-Haldane reçut un début de confirmation expérimentale trente ans plus tard par le chimiste américain S. Miller (**expérience de Miller-Urey**, 1953 ; *fig. 39.1A*) qui, en faisant éclater des étincelles dans une enceinte contenant de la vapeur d'eau, du méthane, de l'hydrogène et de l'ammoniac obtint la synthèse d'acides aminés (glycine, alanine, acides aspartique et glutamique) et de  $\text{CNH}$ . Depuis, cette expérience fut plusieurs fois répétée avec des mélanges gazeux variés et suivant des protocoles de plus en plus sophistiqués. Dans tous les cas on obtient des **molécules pré-biologiques** : adénine (l'un des composants des acides nucléiques) en 1960, et ribose (un des constituants de l'adénosine triphosphate ou ATP et de l'ARN) en 1963, la synthèse de l'ATP fut elle-même réalisée peu après.

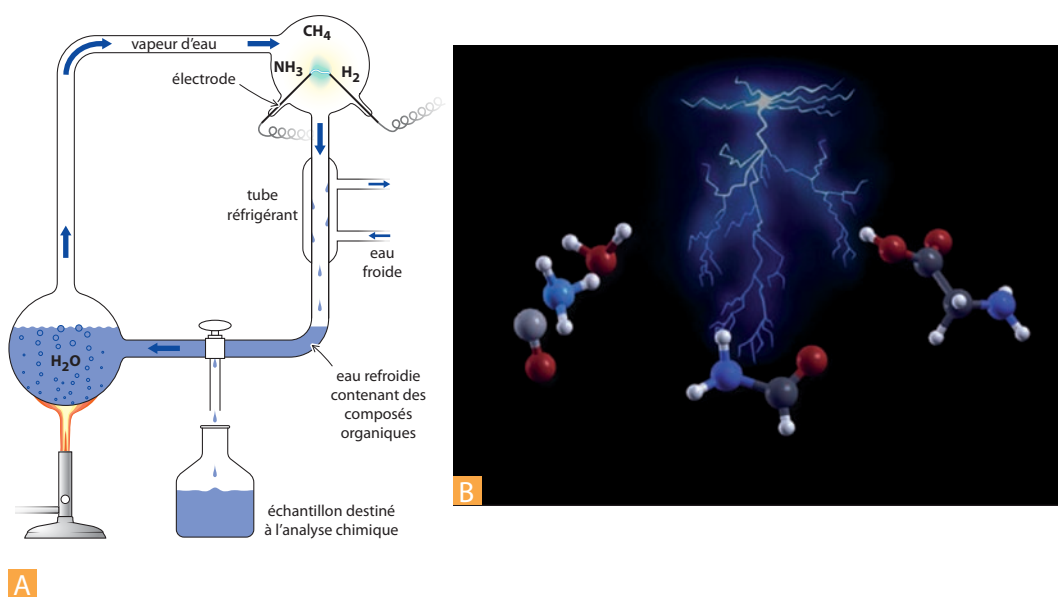


Figure 37.1 L'expérience de Miller-Urey (1953).

**A.** Le dispositif expérimental utilisé par Miller.

**B.** Représentation schématisée de la modélisation numérique de l'expérience de Miller : effet d'un éclair ou d'un champ électrique intense sur des molécules simples (à gauche : eau, ammoniac, monoxyde de carbone), produisant d'abord de la formamide (au centre) et ensuite l'acide aminé le plus simple, la glycine (à droite). (Photo A. Saitta.)

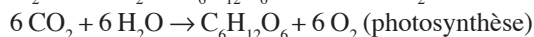
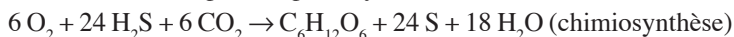
Miller lui-même a poursuivi ce type d'expériences jusqu'en 2002. Actuellement, 17 des 20 acides aminés de la « chimie du vivant » ont pu être ainsi synthétisés. Toutefois, ces expériences produisent de nombreuses molécules et les conditions expérimentales sont souvent délicates à contrôler, ce qui rend difficile leur interprétation. Cela a conduit A. Saitta et F. Saija (2014) à tenter une simulation numérique de l'effet d'un champ électrique appliqué à un mélange de molécules simples. Ils ont ainsi reproduit la formation d'un acide aminé, la glycine (*fig. 37.1 B*) et déterminé la suite réactionnelle menant aux acides aminés qui se révèle plus complexe que prévu et comprend des composés divers,

telle la formamide ( $\text{NH}_2\text{CHO}$ ) qui semble être une étape clé du système. L'intensité du champ électrique nécessaire pour déclencher les réactions est très importante, de l'ordre d'une cinquantaine de mégavolts par centimètre. Le champ électrique, en s'opposant intrinsèquement au désordre, joue un rôle plus important que la simple activation thermique des réactions.

Il faut de plus noter que de nombreux biochimistes postulent que la formamide soit le point de départ commun de la synthèse prébiotique de molécules métaboliques et génétiques (acides aminés, sucres, acides nucléiques, acides carboxyliques) et qu'en 2013 cette molécule a été mise en évidence dans le gaz d'une étoile en formation (IRAS 16293-2422), analogue au Soleil, dans la nébuleuse Rho Ophiuci (à 400 années-lumière de la Terre). Cette observation pourrait être une étape importante pour la compréhension de l'origine de la vie sur Terre au cours de la formation de notre système solaire.

### 37.1.2 L'hypothèse des sources hydrothermales océaniques

Cette hypothèse, proposée en 1977 par J. Corliss, à la suite de la découverte à proximité des sources chaudes des dorsales, de communautés luxuriantes (oasis de vie, *fig. 23.13*) basée sur une chaîne alimentaire **chimiosynthétique** (bactéries sulfuro-réductrices), a alimenté une série de scénarios où la chimiosynthèse bactérienne remplace la photosynthèse.



Le *foisonnement de la vie bactérienne autotrophe au voisinage des bouches hydrothermales* des rides océaniques, dans un milieu confiné à des températures pouvant dépasser 200 °C et à des pressions supérieures à 200 atmosphères a conduit Corliss à supposer que les premières formes de vies se soient formées dans ces conditions qui évoquent une **origine thermochimique de la vie** excluant l'influence des ultra-violets et des charges électriques. Elle suppose aussi que la chimiosynthèse précède la photosynthèse. Cette hypothèse présente plusieurs avantages :

- La grande profondeur océanique aurait protégé les molécules formées du rayonnement solaire et des impacts météoritiques ;
- Elle cadre assez bien avec ce que l'on sait de l'arbre généalogique des cellules. (présence d'**archéobactéries** méthanogènes et extrémophiles dans l'environnement hydrothermal, voir ci-après) ;
- La présence de minéraux et d'ions métalliques dans les sources hydrothermales est propice aux synthèses, d'autant plus que ces éléments (notamment les argiles) sont susceptibles d'être des catalyseurs et de pouvoir fournir un support modèle à l'autoréplication ;
- Des expériences ont montré la possibilité de synthèse de molécules prébiotiques dans les conditions des sources hydrothermales (Shock, 1998). Ainsi des expériences de trempe (censées simuler les chocs thermiques de l'environnement hydrothermal) sur une solution d'acides aminés (passage de 220 à 0 °C) ont abouti à la production d'une chaîne de 8 acides aminés.

Cette théorie n'est pas exempte de problèmes dont le plus important est que, si l'on admet que l'acide ribonucléique (ARN) est apparu avant l'acide désoxyribonucléique (ADN, voir ci-après), force est de constater que le premier est détruit facilement à haute température alors que le second résiste davantage.

Cependant, des expériences ont montré qu'une molécule fragile comme la leucine, qui n'est pas stable dans une eau sous pression à 200 °C, a une durée de vie beaucoup plus longue (ce qui permet son association à d'autres molécules) en présence de FeS (présent dans les sources). Ce processus est-il applicable à l'ARN ?



Voir chap. 23.6



Voir tab. 23.2

### 37.1.3 L'hypothèse de la panspermie : l'origine extra-terrestre de la matière organique

 Voir encart 2.7

 Voir fig. 3.8 et 3.9

Il s'agit de scénarios d'ensemencement de la Terre par des composés organiques, apportés par des météorites ou des comètes, s'organisant ensuite en forme de vie simple, dans les eaux anoxiques de l'époque. Ces scénarios présente l'avantage d'éliminer le problème de la difficulté de la conservation des composés organiques dans les conditions de la Terre primitive. Ils sont basés sur la présence de molécules complexes dans le milieu interstellaire et la découverte, dans les météorites (chondrites carbonées) d'acides aminés et de composés organiques enrichis en deutérium qui laissent supposer leur présence dans le système solaire (qui les aurait capturés dans les nuages interstellaires de la galaxie) dès l'origine. C'est le cas de la **météorite de Murchinson** (Australie, 1969) qui a livré 80 acides aminés dont 8 appartenant à la biosphère. L'intense bombardement météoritique des premiers temps aurait assuré l'ensemencement des océans de la Terre. À l'appui de cette théorie, les résultats d'expériences menées par des équipes hollandaises, françaises et allemandes qui ont réalisé, en 2002, la synthèse par voie photochimique, dans des conditions mimant celles du milieu interstellaire (vide poussé et température de  $-261\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), de 16 acides aminés dont 6 (glycine, alanine, valine, proline, sérine et acide aspartique) font partie des 20 acides constitutifs des protéines des êtres vivants. L'observation de formamide dans le gaz d'une étoile en formation (voir ci-dessus) va dans le sens de cette hypothèse.

Au cours de la mission de la sonde Rosetta mise en orbite autour de la comète 67P Churyumov-Gerasimenko dite Tchouri (*fig. 37.2 A*) un acide aminé, le plus simple, la glycine, et du phosphore (constituant de l'ADN, des membranes cellulaires et de l'ATP) ont pu être mis en évidence dans la queue de la comète. De la glycine avait déjà été découverte dans des poussières prélevées par la sonde Stardust dans la queue de la comète Wild 2 (2004). Cependant les analyses ayant été faites sur Terre, une contamination par de la glycine terrestre ne pouvait pas être totalement exclue. Dans le cas présent, l'analyse a été faite *in situ* par l'instrument Rosina embarqué. De plus la sonde Rosetta disposait d'un atterrisseur Philae (*fig. 37.2 B*), muni d'un système foreur, qui s'est posé sur la surface du noyau cométaire le 12 novembre 2014. Suite à des problèmes lors de l'atterrissage (plusieurs rebonds importants avant une stabilisation en position oblique) l'outil foreur n'a pu être utilisé mais les deux systèmes d'analyses de Philae (COSAC – Cometary Sampling And Composition experiment – et PTOLEMY – spectromètre de masse) ont pu cependant analyser, en mode renifleur, les gaz et les poussières émises lors de l'impact. Seize composants organiques ont été détectés dont quatre ne l'avaient jamais été dans l'espace (tab. 37.1).

**TABEAU 37.1** Exemples de molécules organiques mises en évidence dans les gaz et les poussières à la surface de la comète 67P Churyumov-Gerasimenko (Tchouri) par les analyseurs du module d'atterrissage Philae. Les molécules en rouge ont été identifiées pour la première fois dans l'espace (Sources des données : CNES).

Composants organiques	Formule	Présence
1.2 Ethanediol (Ethylene Glycol)	$(\text{CH}_2\text{OH})_2$	Certaine
Ethanal (acétaldéhyde)	$\text{CH}_3\text{CHO}$	Certaine
2 Hydroxyethanal	$\text{CH}_2\text{OHCHO}$	Certaine
Propanol	$(\text{CH}_3)_2\text{CHOH}$	Incertaine
Propanal (propionaldéhyde)	$\text{C}_2\text{H}_5\text{CHO}$	Probable
Propanone (acetone)	$(\text{CH}_3)_2\text{CO}$	Probable

Méthylamine	$\text{CH}_3\text{NH}_2$	Certaine
Ethylamine	$\text{C}_2\text{H}_5\text{NH}_2$	Certaine
Methanenitrile	$\text{HCN}$	Certaine
Ethanitrile	$\text{CH}_3\text{CN}$	Certaine
Acide isocyanique	$\text{HNCO}$	Certaine
Isocyanomethane	$\text{CH}_3\text{NCO}$	Probable
Methaneamide	$\text{HCONH}_2$	Certaine
Ethaneamide (acetamide)	$\text{CH}_3\text{CONH}_2$	Probable

De la matière organique complexe solide (macromolécules) a aussi été mise en évidence in situ dans les poussières de la comète (Fray *et al.*, 2016). Elle présente des analogies avec la matière organique insoluble contenue dans les météorites carbonées, mais elle contient plus d'hydrogène que celle-ci, ce qui laisse penser qu'elle serait plus primitive. Elle aurait ainsi été moins altérée dans les comètes que la forme présente dans les météorites (cf supra) qui a été chauffée et transformée depuis son origine. Elle résulterait donc de processus présents lors des tout premiers stades de formation du système solaire.

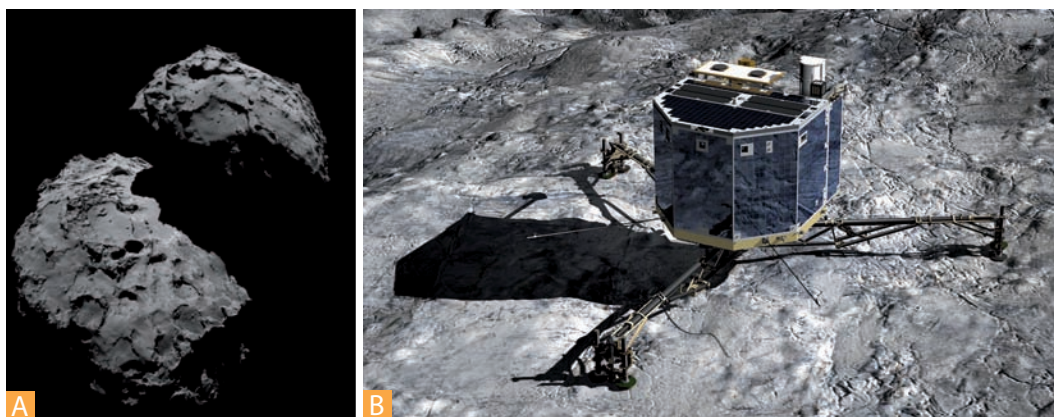


Figure 37.2 La mission Rosetta.

**A.** La comète Churyumov-Gerasimenko (67P) photographiée par la caméra Osiris de la sonde Rosetta depuis une altitude de 29 km. L'orbite de cette comète autour du Soleil la positionne, au plus près, à 186 millions de km et, au plus loin à 850 millions de km de l'étoile.

**B.** Image de synthèse de l'atterrisseur Philae qui s'est posé sur le sol de la comète le 12 novembre 2014. L'image du sol de la comète est une photo réelle prise par caméra Osiris de la sonde Rosetta. (Photos CNES.)

### 37.1.4 Le passage des macromolécules à la vie primitive

Le passage des macromolécules à la vie primitive comporte une étape clef : « *l'invention* » de la *membrane*. Une approche conduisant au regroupement des macro-molécules est celle des « bulles », proposée par Oparin. Elles apparaissent lorsque des portions d'un liquide riche en colloïdes s'isolent en gouttelettes disjointes d'un diamètre de 2 à 600  $\mu$ . Oparin obtint ces formes, aptes à concentrer certaines molécules, à partir d'albumine et de gélatine et les nomma **protobiontes**. Divers scientifiques

ont défendu différentes versions de cette approche en proposant des noms différents : **micro-sphères**, **protocellules**, **micelles**, **liposomes** ou **coacervats** en fonction de leur composition lipidique ou protéique et de la manière dont elles se forment. Les **coacervats** sont, par exemple, des structures lipidiques délimitées par une double couche qui ressemble à une membrane biologique. Ils sont susceptibles d'absorber des acides aminés, des glucides et des enzymes et de s'accroître aussi par processus catalytique. Ils peuvent bourgeonner et se diviser par étranglement comme les bactéries. Bien que non vivants, les coacervats possèdent clairement plusieurs caractéristiques des cellules.

Une autre approche expérimentale de ce stade évolutif fut réalisée par le biologiste américain **Fox** en 1960. Il plaça dans un milieu gazeux inerte un mélange de 18 acides aminés sur un bloc de lave porté pendant plusieurs heures à 170 °C. Il obtint alors une chaîne de plusieurs centaines de molécules constituant des protéines non biologiques appelées **protéinoïdes**. Dispersées dans l'eau salée ces protéinoïdes **abiotiques** donnent après refroidissement des **microsphères** très stables de 0,5 à 2 µ de diamètre rappelant fortement les **coccoïdes** que l'on trouve dans des roches du Précambrien (fig. 37.4). Ces microsphères s'entourent d'une membrane simple ou double et sont susceptibles de s'accroître par processus catalytique (**auto-organisation**) et de bourgeonner.

Ces métabolismes rudimentaires d'auto-organisation mettent sur la voie de la vie, sans en atteindre le caractère essentiel, la faculté de reproduction. La question de savoir si les « bulles » ayant donné naissance aux cellules étaient à base lipidique (coacervats) ou protéique (microsphères) reste ouverte. Il est cependant difficile d'imaginer un mécanisme permettant aux premiers de se reproduire alors que cela est plus facilement envisageable pour les seconds du fait de leur nature protéique en revanche, les microsphères ne se forment pas facilement dans l'eau (l'expérience de Fox est réalisée à sec). Au cours de cette étape qui risque de rester encore longtemps hypothétique il est possible que certains minéraux asymétriques, comme les **argiles**, susceptibles de **réplication**, aient favorisé la concentration de molécules organiques et permis leur structuration et leur duplication.

Divers scénarii et modélisations ont été développés autour de cette capacité de la silice (silicates) d'induire, dans des conditions alcalines, la formation de matériaux minéraux composites auto-assemblés qui pourraient fonctionner comme des catalyseurs efficaces pour les réactions chimiques prébiotiques. Ces structures auto-organisées (*mineral self-organized structures* ou **MISOS**) ont de plus la propriété de créer facilement une compartimentation dans les solutions où elles se forment. La chimie prébiotique se déroulerait donc dans un océan à pH élevé et riche en silice, à partir de molécules carbonées simples dont la condensation serait catalysée grâce à la formation de composants minéraux silice-métal, auto-organisés, sous une atmosphère réduite riche en méthane. Ces modèles ne prennent pas position sur l'origine des molécules carbonées qui pourraient avoir été synthétisées abiotiquement à partir de réactions associées à la serpentinisation et l'hydrothermalisme et/ou importées par des météorites.

### Encart 37.2 – L'ARN un précurseur des processus vitaux ?

La découverte des propriétés catalytiques de certains ARN (**enzymes à ARN** ou **ribozymes**) a conduit à envisager que la première étape de l'évolution de la vie ne soit pas le fait des coacervats ou des microsphères mais celui de la production de molécules d'ARN, devenant de plus en plus complexes et stables. Stabilité renforcée ensuite par le confinement de cet

ARN dans une microsphère. Il n'y a pas actuellement de consensus sur l'antériorité ou non des « bulles » par rapport à l'ARN. Ce ne serait qu'ultérieurement que l'ADN, double hélice beaucoup plus stable que le simple brin d'ARN, aurait remplacé l'ARN dans les processus de réplication et de stockage de l'information génétique.

Malgré les incertitudes et l'immense hiatus qui sépare la synthèse des molécules prébiotiques de la constitution d'organismes, il est paradoxal de constater que les prototypes du monde vivant soient nés dans des conditions doublement hostiles à la vie actuelle (atmosphère réductrice et dose

létale d'UV), et que l'oxygène était pour eux un poison. En passant du métabolisme de la fermentation (anaérobie) à celui de la respiration (6 fois plus énergétique) lorsque, entre 2 000 et 1 000 Ma, la teneur en oxygène de l'atmosphère commence à s'élever grâce à la photosynthèse, les êtres vivants ont montré un remarquable pouvoir d'adaptation, favorisé il est vrai par le fait que l'oxygène est fortement dilué dans l'azote atmosphérique.

Voir fig. 21.8

### 37.1.5 L'apport des géologues : premières traces de vie et premières roches sédimentaires

Les roches les plus anciennes datées sont les gneiss d'Acasta dans le Nord-Ouest du Canada (4,03 Ga). Cependant des zircons dans des quartzites (méta-conglomérat) de l'Ouest australien (Jack Hill) présentent des âges (Pb/U) compris entre 3,8 et 4,4 Ga avec une fréquence maximum entre 4 et 4,2 Ga. Ces zircons contiennent des inclusions de minéraux de paragenèse « granitique » (quartz, plagioclases et micas) qui conduisent à penser qu'une croûte continentale pouvait exister dès l'Hadéen vers 4,4 Ga. Cependant la croissance crustale n'a pas été régulière et une accélération importante survient à la fin de l'Archéen vers 2,7 Ga. Pour certains auteurs, la plus grande part (50 à 80 %) de la croûte continentale se serait formée à cette époque. Sa croissance fut ensuite plus lente et serait stabilisée depuis le Mésozoïque, l'adjonction de matériel étant compensée par l'érosion et la réinjection dans le manteau.

Voir chap. 5, fig. 5.13 et 5.14

Les rapports isotopiques de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) dans les zircons de Jack Hill laissent supposer que le magma a fortement interagi avec de l'eau liquide qui serait donc condensée avant 4,4 Ga. La présence d'eau liquide est aussi attestée par l'habitus en coussins de komatiites datées de 3,865 Ga et de rides de plages datées de 3,5 Ga à North Pole (Australie). Les conditions étaient donc, au moins potentiellement, réunies pour le démarrage de la chimie prébiotique et de l'apparition de la vie (fig. 37.3).

Voir chap. 23, § 23.3

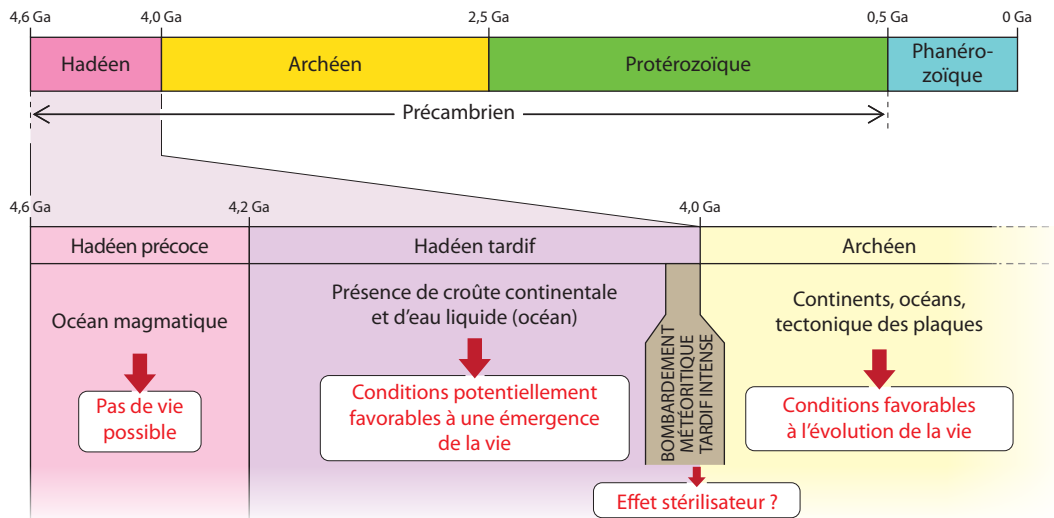


Figure 37.3 Les contraintes géologiques sur les hypothèses des origines de la vie (d'après H. Martin).

Des conditions favorables à l'émergence de la vie auraient pu exister potentiellement dès l'Hadéen tardif. Si de telles formes ont existé, elles ont pu être détruites lors de la phase de bombardement météoritique tardif intense qui survient vers 3,9 Ga.

Les roches sédimentaires les plus anciennes connues appartiennent à la formation de fer rubané d'Isua au S-O du Groenland, datée de 3 800 Ma). C'est une roche, finement litée, dans laquelle les couches sombres, carbonées, ont une concentration en  $^{13}\text{C}$  réduite par rapport à celle en  $^{12}\text{C}$ . Ce fractionnement isotopique en faveur du  $^{12}\text{C}$  est généralement le signe d'une activité biologique.

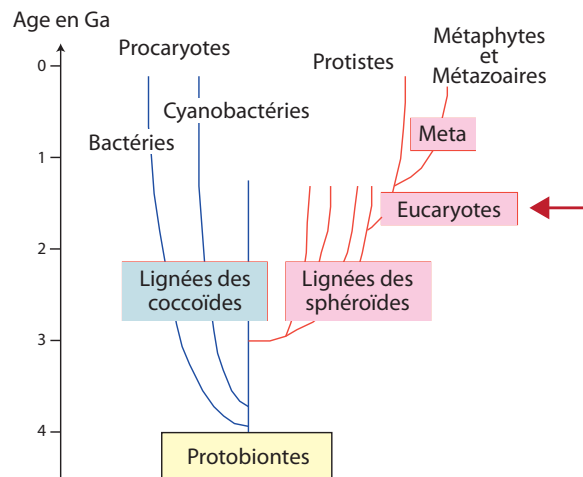
Voir fig. 36.21

**La formation de Swaziland, Afrique du Sud, 3 500 Ma**, contient elle aussi des traces de vie relevant de la paléontologie moléculaire plutôt que des restes d'organismes.

Les plus anciennes structures organiques connues (**microsphères**) ont été découvertes au N-O de l'Australie dans un site appelé **North Pole** dans une formation siliceuse (**chert de Warrawoona**) datée de 3 000 à 3500 Ma. Une équipe française a mis en évidence dans ces cherts une série d'hydrocarbures dont la distribution des différentes molécules, après pyrolyse, atteste sans équivoque une origine biologique (S. Derenne *et al.*, 2008).

Les structures organiques primitives peuvent se classer en trois types morphologiques :

- Les **coccoïdes** (*fig. 37.4*) : microfossiles en forme de coques ovoïdes, composés de matière organique souvent carbonneuse qui seraient les équivalents des cocci des bactéries actuelles. On connaît des formes isolées, des formes regroupées filamenteuses et des formes en grappes. Pour certains auteurs, sur la base du rapport isotopique du carbone (enrichi en  $^{12}\text{C}$ ) des formations encaissantes, une partie de ces formes pourrait avoir été photosynthétique. Le caractère primaire (non perturbé par le métamorphisme) de ces rapports isotopiques reste cependant très contesté.



**Figure 37.4** Une évolution schématisée possible de la biosphère à partir des structures morphologiques, rapportées à des organismes, observables dans les roches (d'après Lethiers, 1998).

Les premières formes connues (– 3800 Ma) sont des petites coques rappelant des bactéries simples, elles pourraient être apparues dès – 4000 Ma. On pense qu'elles étaient hétérotrophes car leur simplicité exclut la photosynthèse qui semble apparaître vers – 3500 Ma pour se développer à partir de – 2500 Ma. Vers – 1500 Ma, il semble y avoir un saut évolutif (flèche rouge), la taille des micro-organismes, qui était le plus souvent de l'ordre de  $10\mu$ , augmente ( $60\mu$ ) et les Eucaryotes deviennent plus abondants. Les métazoaires apparaissent probablement assez précocement (vers – 1000 Ma) car ils présentent déjà une grande diversité vers – 620 Ma (*fig. 37.7*)

- Les **sphéroïdes** (*fig. 37.4*) : microfossiles, plus ou moins sphériques, présentant une paroi très nette et une tache noire parfois interprétée comme un noyau mais qui paraît plutôt être un pore permettant les bourgeonnements. Sur la base de structures granulaires internes présentes dans un certain nombre de formes, on pense que ce groupe pourrait provenir de grappes compactes de coccoïdes qui se seraient entourées d'une enveloppe. Les coccoïdes auraient ultérieurement évolué, pour leur propre compte, en organites cellulaires (noyau, mitochondries, plastides...) qui, après avoir colonisé une cellule-hôte **procarvoté** (provenant de l'évolution de certains sphéroïdes), entrent en symbiose et réalisent ainsi la cellule **eucaryote** (théorie **endosymbiotique**, *fig. 37.11*).

- Les **stromatolites** (du grec *stroma*, tapis) : petits édifices « biosédimentaires » formés par l'empilement de feuilletts calcaires. En disposition stratiforme ou en pilier, ces fines laminations traduisent une croissance rythmique. Dans la nature actuelle, Australie (*Shark Bay*), Bahamas, Floride, golfe Persique, ils résultent de l'activité des Cyanobactéries et de bactéries filamenteuses. Pour les formes primitives, l'origine organique est souvent difficile à prouver.

D'autres traces organiques ont été retrouvées dans le **groupe de Fortescue** également dans l'ouest de l'Australie (2 800 Ma) et dans la **formation ferrugineuse de Gunflint** au nord du lac Supérieur (USA, 2 000 Ma) où l'on a reconnu les premières **Cyanobactéries** (appelées autrefois Cyanophycées ou Algues bleues) aux cellules dépourvues de noyau (procaryotes) susceptibles de libérer de l'oxygène par photo ou chimiosynthèse (fig. 37.5).



**Figure 37.5** Filaments « algaires » (cyanobactéries ?) séparés par macération.

Niveaux carbonés du Basal Reef (partie inférieure de la Whitewatersrand Serie, Afrique du Sud, 2 800 Ma, d'après Oberlies et Prashnowsky).

Les cellules à noyau (eucaryotes) seraient apparues vers 2 000 Ma. On les reconnaît en particulier à leur taille plus grande (20 à 60 μ). Elles coexistent avec les cellules procaryotes des Cyanobactéries, généralement inférieures à 10 μ, qui connaissent leur apogée avec le règne des **stromatolites**, au Protérozoïque moyen (Riphéen) et supérieur (Vendien) de 1 700 à 550 Ma. Corrélativement, la **photosynthèse**, née avec les premières Cyanobactéries, prend de l'importance, libérant de l'oxygène dans l'hydrosphère puis dans l'atmosphère.

 Voir fig. 21.8

Même si on considère, à juste titre, qu'il est difficile de faire une comparaison des deux époques car la densité des affleurements est très différente, la limite Archéen-Protérozoïque vers 2,5 Ga paraît une période de diversification des « formes vivantes » (Tab. 37.2, Lethiers, 1998).

TABLEAU 37.2

	Formations renfermant des microfossiles	Microfossiles	Sites à stromatolites
Protérozoïque – 2,5 Ma	Plusieurs centaines	Plus de 2800 types	Plusieurs centaines
Archéen – 4,6 Ma	30	43 types parfois énigmatiques	12 Pour certains le caractère biotique est loin d'être prouvé

Il était admis que l'existence d'une vie pluricellulaire macroscopique, plus structurée que les tapis bactériens, n'était pas antérieure à – 1,6 Ma jusqu'à la découverte de formes fossiles énigmatiques dans des black shales au sein d'une formation gréseuse deltaïque proche de Franceville (Gabon), datée de façon indirecte (présence d'une excursion du  $\delta^{13}\text{C}$ ) entre 2,2 et 2,1 Ga (El Albani *et al.*, 2010). Les fossiles se présentent sous forme de lamelles (7 à 120 mm) ondulées pyritisées et souvent

oxydées (*fig. 37.6 A*). Ils présentent une flexuration et une fabrication radiale irrégulière qui selon les auteurs ne peuvent pas résulter de processus inorganiques (*fig. 37.6 B*). En s'appuyant sur la présence de stéranes (molécules issues de la diagenèse des stérols), les auteurs postulent que ces organismes aient été des eucaryotes et non des colonies bactériennes. La reconstitution par microtomographie tridimensionnelle aux RX aboutit à une morphologie complexe (*fig. 37.6 C*) qui suggère une structure pluricellulaire organisée possédant des communications intercellulaires suffisantes pour produire des mouvements coordonnés. Il faut toutefois rester prudent car certains considèrent que la possibilité d'une origine inorganique des structures par déformation d'un voile bactérien, soit au cours de la sédimentation (figures d'échappement d'eau ou de bulles de gaz issues des fermentations bactériennes), soit au cours de la diagenèse (compaction), a peut-être été trop vite éliminée. Néanmoins, dans l'état actuel des connaissances, cette découverte gabonaise (aucune publication ne la remet en cause) repousse d'environ 500 Ma l'apparition des organismes multicellulaires.



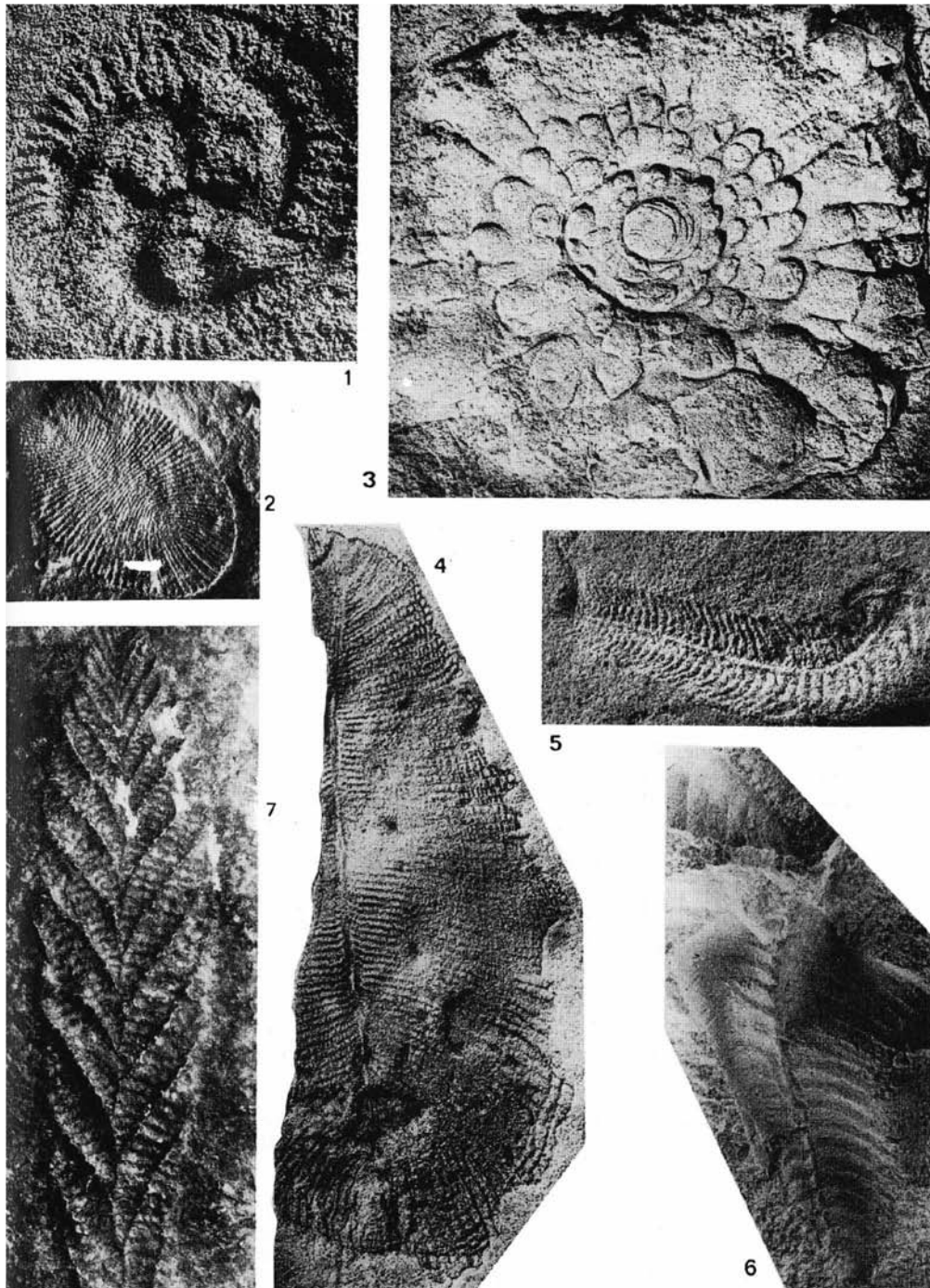
**Figure 37.6** Les fossiles des black shales du Gabon (- 2,2 Ga).

**À gauche.** Spécimen bruts.

**Au centre.** Macrofossile de type lobé avec une structure périphérique radiale.

**À droite.** Reconstitution des formes par microtomographie tridimensionnelle aux RX. (Photos A. El Albani.)

L'origine des Métazoaires reste conjecturale car les faunes du Protérozoïque supérieur, comme celle d'**Ediacara** en Australie (580-550 Ma), sont déjà largement différenciées et diversifiées avec de nombreux Cœlentérés (Méduses, Pennatulides), des Annélides, un ancêtre des Trilobites et un Échinoderme primitif (*fig. 37.7 et 37.8*).



**Figure 37.7** Faune d'Édiacara. Protérozoïque supérieur d'Australie (cl. Glaessner).

1 - *Tribrachidium heraldicum* (x 3), position systématique incertaine ; 2 - *Dickinsonia costata* (x 1), Annelide ; 3 - *Mawsonites spriggi* (x 1), Coelentéré médusoïde ; 4 - *Dickinsonia elongata* (x 1), Annelide ; 5 - *Spriggina* (x 2), Annelide ; 6 - *Pteridinium*, cf. *simplex* (x 1), Coelentéré pennatulidé ; 7 - *Charnio masoni* (x 0,6), Coelentéré pennatulidé.



Figure 37.8 Représentation « artistique » de la faune d'Édiacara.

Le cambrien inférieur se caractérise par une augmentation importante du nombre et de la variété des restes fossilifères, parfois extrêmement bien conservés, c'est le cas du gisement de Chengjiang (-522 Ma) dans le Yunnan en Chine et de la classique faune de Burgess (-505 Ma) en Colombie britannique au Canada. L'abondance des restes fossilifères a conduit à parfois parler d'**explosion cambrienne**, nous discuterons plus loin (chap. 37, § 37.2.4) de la validité de cette expression mais il faut noter que, dès le Cambrien inférieur, les invertébrés se diversifient, avec parfois des formes dont la survie ne sera qu'éphémère, et que tous les embranchements d'invertébrés de la faune actuelle sont déjà présents.

### Encart 37.3 – Les Lagerstätten

Les paléontologistes désignent sous ce nom (littéralement site de stockage en allemand) les gisements qui présentent une diversité et/ou une qualité de préservation des fossiles. Deux cas sont distingués suivant le type de dépôt : les Konzentrat-Lagerstätten (regroupement de fossiles variés, souvent fragmentés, en fortes concentrations) et les Konservat-Lagerstätten,

caractérisés par la présence d'organismes complets et d'empreintes de parties molles ou fragiles (tissus, poils, plumes). Les gisements de Chengjiang (Chine) et de Burgess Pass (Canada) font partie de ce dernier type (voir figure 37.16). Le lecteur intéressé pourra trouver la liste des principaux Lagerstätten dans Tortosa *et al.* (2013).

## 37.1.6 Le regard des biologistes sur la phylogénie du vivant : les archéobactéries et LUCA

### a) Les étapes de l'évolution chimique

Les biologistes débattent encore de l'ordre d'apparition des protéines et des acides nucléiques. Trois opinions s'opposent : celle qui privilégie l'ARN (voir encart 37.2), celle qui priorise les protéines et enfin celle qui combine les deux précédentes.

Pour les tenants d'un « **monde de l'ARN** » les autres molécules ne pourraient pas se former en l'absence des molécules de l'hérédité. Cette hypothèse est renforcée par la découverte des **ribosymes**, molécules d'ARN, capables de catalyser leur propre synthèse. Si l'ARN est capable à la fois de transmettre une information héréditaire et d'agir en tant qu'enzyme, les protéines ne sont plus nécessaires à la base du système.

Les tenants d'un « **monde de protéines** » estiment que sans les enzymes (qui sont des protéines) rien ne pourrait se répliquer et que les nucléotides, composants de l'ARN, sont trop complexes pour avoir pu être produits spontanément et de façon répétée. Les expériences ne permettent pas de trancher car s'il est vrai qu'il est plus facile de synthétiser des protéines que des nucléotides à partir de composés abiotiques, les deux types de structures ont pu être obtenus expérimentalement. Cette ambiguïté a conduit à une autre conception : le « **monde d'acides nucléiques peptidiques** ». Considérant la complexité et l'instabilité de l'ARN, certains biologistes proposent qu'un « monde » antérieur à celui de l'ARN ait existé. Les processus vitaux auraient été alors basés sur des acides nucléiques peptidiques (c'est-à-dire dont les bases sont portées par des polypeptides et non par des chaînes sucre-phosphate comme dans l'ARN). Un tel complexe serait à la fois suffisamment stable (pour résister aux conditions de la Terre primitive), simple (pour se former spontanément) et capable de s'autorépliquer.

### b) Les protéines universelles

Le développement de la génomique comparative a abouti à l'indentification d'un certain nombre de protéines (60 à 80 suivant les auteurs), dites **protéines universelles**, présentes chez tous les êtres vivants. Ces protéines correspondent au nombre minimum de protéines héritées de l'**ancêtre commun** des groupes actuels. Les protéines universelles nous renseignent donc sur le type de fonctionnement de l'ancêtre hypothétique ; elles sont à plus de 80 % des protéines impliquées dans la traduction. L'ancêtre possédait donc un mécanisme de synthèse des protéines proche des mécanismes contemporains et devait être capable de produire des protéines relativement sophistiquées. De plus la présence de certaines protéines impliquées dans la translocation membranaire laisserait supposer que l'ancêtre était déjà un organisme cellulaire entouré d'une membrane cytoplasmique, hypothèse corroborée par la présence dans la liste protéines universelles des ATP synthétases membranaires et par la complexité du système de synthèse protéique (il paraît peu probable qu'un organite tel le ribosome ait pu apparaître et évoluer dans un environnement acellulaire, P. Forterre *et al.*, 2005).

### c) Les archéobactéries et la phylogénie du monde vivant

Jusqu'à la fin des années 1970 on considérait que le monde vivant était constitué de deux lignées : celle des bactéries, organismes dépourvus de noyau (**Procaryotes**) et celle des **Eucaryotes**, organismes dont les cellules possèdent un noyau, limité par une membrane, qui contient le matériel génétique. L'exploration de milieux extrêmes (milieux hypersalins, milieux anoxiques, environnements des sources hydrothermales océaniques) a mis en évidence des procaryotes particuliers dénommés **Archéobactéries (ou Archées)**, adaptés à ces milieux. On distingue les méthanogènes (formes anaérobies capables de synthétiser du CH<sub>4</sub> à partir du CO<sub>2</sub> et de H<sub>2</sub>), les halophiles extrêmes (capables de vivre aux salinités de la mer Morte) et les thermophiles extrêmes (supportant des températures de l'ordre de 110 °C).

La simplicité de leur structure et leur adaptation à des conditions pouvant rappeler celles des premiers temps de la Terre ont conduit certains microbiologistes à spéculer sur l'ancienneté des Archées et à y voir une relique des premiers organismes terrestres. Il faut toutefois noter que petite taille et simplicité de la structure n'impliquent pas forcément un caractère primitif car ces spécificités peuvent avoir été acquises secondairement. De plus, on s'est aperçu que les archéobactéries ne sont pas cantonnées aux milieux extrêmes mais colonisent tous les environnements.

Les Archées possèdent cependant des caractères qui les distinguent des Bactéries au niveau de leur membrane (absence de peptidoglycan, polymère de dérivés glucidiques et peptidiques que l'on trouve chez les autres Procaryotes) et de leur génome (de taille modeste, environ 1700 gènes) qui diffère fortement de toutes les séquences connues (ainsi chez *Méthanococcus* 2/3 des gènes sont différents). Cela a conduit C. Woese (1977) à proposer que le **monde vivant soit organisé en trois domaines : les Bactéries, les Archées et les Eucaryotes** (fig. 37.9). Au point de divergences des trois lignées se trouverait un ancêtre commun et il proposa le terme de **progenote** pour désigner cette structure primitive qui serait à l'origine de l'ensemble des êtres vivants actuels. Actuellement on la nomme **LUCA (Last Universal Common Ancestor ou dernier ancêtre commun universel)**. En fait la position des Archées dans un schéma évolutif est encore en débat puisque suivant les molécules étudiées elles présentent tantôt des caractères de type bactérien et tantôt de type eucaryote (fig. 37.9).

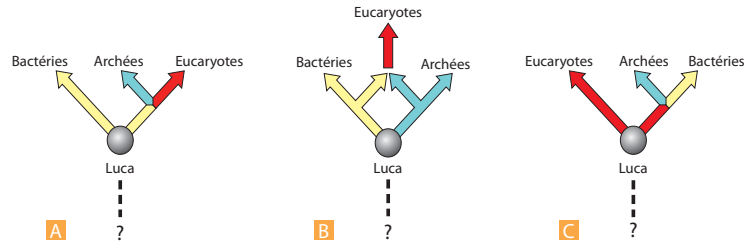


Figure 37.9 Trois possibilités d'enracinement de l'arbre universel du vivant.

- A. Enracinement dans la branche des bactéries.
- B. Modèle chimérique (les eucaryotes proviennent de symbioses entre archées et bactéries).
- C. Enracinement dans la branche des eucaryotes.

#### d) LUCA : le dernier ancêtre commun universel

Le concept de **LUCA** repose sur l'idée que tous les êtres vivants actuels ont des ancêtres en commun correspondant à une époque où la reproduction était le fait de la division cellulaire. Cela implique donc l'existence dans le passé d'une cellule **théorique** ancestrale telle que tous les êtres vivants en descendent et que chacune des deux cellules filles a au moins un descendant vivant. LUCA n'est en aucun cas le premier organisme vivant, **il est lui-même issu d'une lignée évolutive** et a sans doute cohabité avec d'autres formes de vie qui ont été ultérieurement éliminées par les lignées que nous connaissons actuellement (fig. 37.10).

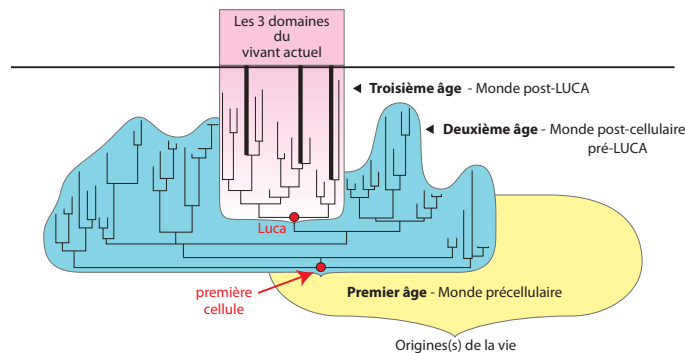


Figure 37.10 Schéma évolutif de la vie sur la Terre depuis son (ses) origine(s) (d'après Forterre *et al.*, 2005).

Les représentants des 3 âges où mondes (précellulaire, post-cellulaire/pré-LUCA et post-LUCA) ont dû coexister durant certaines périodes. Ainsi les premières cellules du second âge ont probablement cohabité avec des formes acellulaires issues du premier âge. De même les descendants de LUCA ont dû cohabiter et échanger avec leurs « cousins » du second âge. La durée de ces cohabitations est totalement hypothétique.

Trois grandes étapes peuvent être distinguées: la première, issue de la chimie prébiotique, inclut toutes les premières formes de vie non cellulaires (**monde pré-cellulaire**), la seconde regroupe les descendants de la première cellule (**monde post-cellulaire/pré-LUCA**) et aboutit à l'émergence de LUCA qui initie la 3<sup>e</sup> étape qui se poursuit jusqu'à nos jours (**monde post-LUCA**).

#### Encart 37.4 – Les propriétés de LUCA

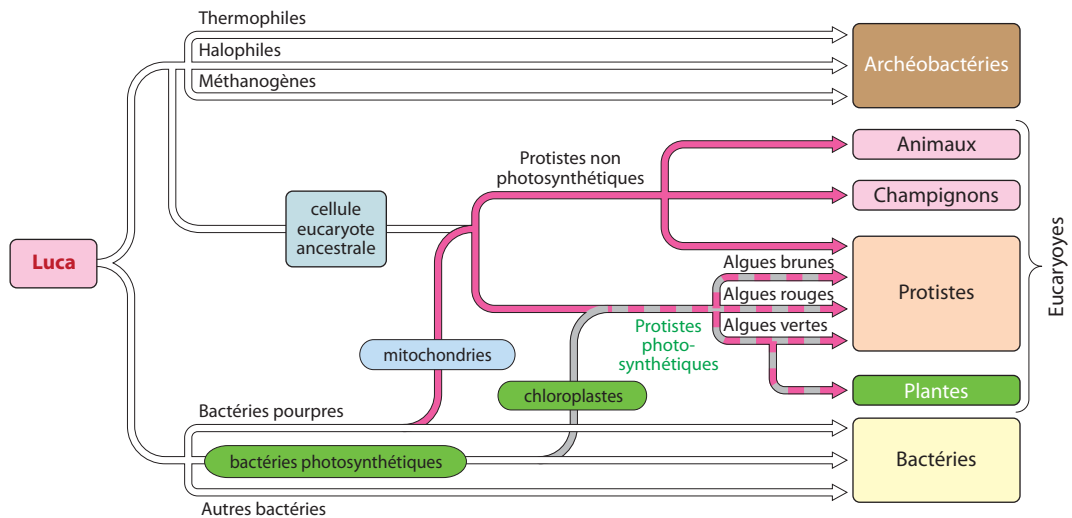
LUCA était capable de produire de l'ATP grâce à une ATPase membranaire et de synthétiser des protéines dans une machinerie ribosomique et possédait un génome dont la nature, ADN ou ARN, est encore en débat. Par comparaison avec les Archées hyperthermophiles (80-110 °C), on a postulé que LUCA l'était aussi. On pense actuellement qu'il était plutôt thermophile (60-70 °C) voire mésophile (20-50 °C). Il aurait vécu dans une fourchette de temps comprise entre – 3,8 et – 3,5 milliards d'années.

La proximité parentale des Archées par rapport aux Bactéries et aux Eucaryotes n'étant pas tranchées, la position de l'ancêtre sur l'arbre phylogénétique est encore l'objet de débats. Pour de nombreux chercheurs, la racine est placée dans la branche des Bactéries (*fig. 37.9A*) ; dans ce cas LUCA a une nature procaryote et les deux premières lignées conduisent d'une part aux Bactéries et d'autre part à l'ancêtre commun aux Archées et aux Eucaryotes. Il existe un second modèle dit « chimérique » où LUCA est toujours de nature procaryote (*fig. 37.9B*) mais où les deux premières lignées conduisent d'une part aux Bactéries et d'autre part aux Archées, les Eucaryotes étant alors le résultat d'événements de symbiose entre Bactéries et Archées. Enfin pour certains, LUCA était de nature eucaryotes (*fig. 37.9C*) et les deux premières lignées conduisent alors d'une part aux Eucaryotes et d'autre part à l'ancêtre commun aux Archées et aux Bactéries.

Enfin il ne faut pas avoir une vision simpliste de LUCA, c'est un **modèle** permettant une approche des processus de la vie primitive à l'origine des êtres vivants actuels et il serait erroné d'y voir le « fossile de l'ancêtre des lignées actuelles ». Il faut comprendre LUCA comme une **communauté de cellules primitives** ayant toutes contribué à l'émergence des 3 domaines et il paraît évident que les « descendants » de LUCA ont continué à intégrer pendant une longue période des gènes provenant de différentes autres lignées cellulaires qui furent ensuite éliminées par les descendants plus tardifs de LUCA (*fig. 37.9*). Du point de vue évolutif, une période « collectiviste » permettant des réassortiments permanents et aléatoires de molécules codantes paraît avoir un potentiel évolutif beaucoup plus grand que le seul processus mutationnel au sein de microorganismes dépourvus de sexualité. La multiplication des combinaisons possibles accroît les chances que certaines d'entre elles présentent un avantage tel qu'elles soient sélectionnées (A. Kahn, 2005). Deux milliards d'années plus tard environ, cet intérêt de la diversification génétique par échange d'ADN expliquera un autre succès évolutif : la sexualité.

#### e) L'origine des Eucaryotes : la théorie endosymbiotique

Les eucaryotes sont caractérisés par une organisation complexe caractérisée par un système membranaire qui divise la cellule en territoires fonctionnels. Les cellules modernes contiennent des organites producteurs d'énergie, les **mitochondries**, et certaines des **chloroplastes** capables de capter l'énergie lumineuse. On suppose que ces organites ne dérivent pas du système endomembranaire mais dériveraient de bactéries qui seraient entrées dans les premières cellules eucaryotes par **endosymbiose**.



**Figure 37.11** Un schéma possible des relations évolutives entre les trois domaines (bactéries, archées et eucaryotes) et les six règnes d'organismes prenant en compte la théorie endosymbiotique.

Les traits de couleurs rouges et grises indiquent les symbioses. Ce schéma est basé sur l'hypothèse A de la figure 39.9.

Ces organites possèdent leurs propres ribosomes qui ressemblent plus à ceux des bactéries qu'à ceux du cytoplasme eucaryote. Ils se divisent indépendamment de la cellule et contiennent des chromosomes semblables à ceux des bactéries. L'analyse comparée de cet ADN montre que les mitochondries sont les descendants des bactéries pourpres non sulfureuses tandis que les chloroplastes dérivent des cyanobactéries (*fig. 37.11*).

En conclusion, on peut résumer le scénario des événements conduisant au développement de la vie sur Terre de la façon (simpliste) suivante : (1) -4,5 Ga : formation de la Planète Terre ; (2) -4,2 Ga : stabilisation de l'Hydrosphère ; (3) -4,2 à -4 Ga : développement de la chimie prébiotique ; (4) -4 Ga : début du « Monde » Pré-ARN ; (5) -3,8 Ga : le « Monde » ARN ; (6) -3,6 Ga : début de la vie cellulaire basée sur le triptyque ADN/ARN/Protéines ; (7) -3,6 Ga à actuel : évolution/ diversification de la biosphère.

## 37.2 L'ÉVOLUTION DE LA BIOSPHERE : CRISES ET RADIATIONS

Il est évident que l'enregistrement sédimentaire ne rend que très imparfaitement compte de l'évolution de la biosphère et de sa diversité. L'image qu'il en donne est une image déformée par le processus même de la fossilisation. De plus, dès le dépôt, une thanathocénose peut être déjà relativement différente de la biocénose dont elle résulte. Néanmoins, il apparaît clairement que l'évolution de la biosphère ne s'est pas faite de façon régulière mais qu'elle est ponctuée de périodes de crises et de développements importants et/ou rapides (radiations).

### 37.2.1 De la difficulté à définir la notion de crise biologique

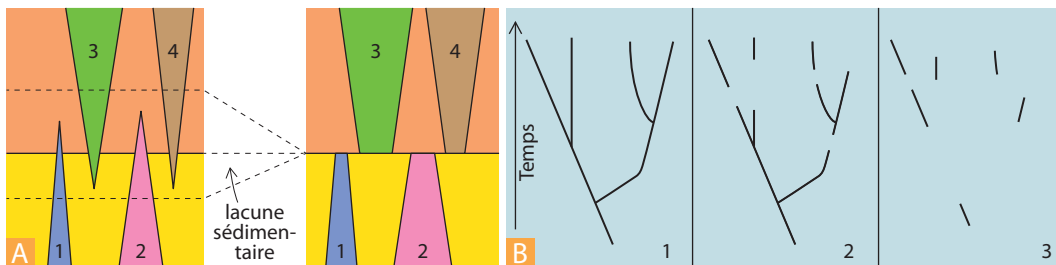
Une crise biologique, encore appelée extinction en masse, correspond à une augmentation substantielle de la quantité d’extinctions (disparition de lignées) pendant un intervalle de temps relativement court (à l’échelle géologique) qui affecte plusieurs taxons de rang taxonomique élevé sur une large répartition géographique et provoque au moins temporairement une diminution de leur diversité. Le flou, volontaire, de cette définition donnée par J. Sepkoski (1986) montre bien la difficulté qu’il y a à définir les périodes de crises et à hiérarchiser leurs intensités respectives. Néanmoins trois critères ressortent :

- il doit y avoir un taux d’extinction et/ou de remplacement supérieur à l’évolution biologique darwinienne « normale » dite parfois *extinctions de fond* (qui permettent de définir les biozones et les coupures classiques de la stratigraphie) par opposition aux *extinctions en masse* ;
- l’événement doit être bref (inférieur à 1 Ma), ce qui permet aussi de les distinguer des remplacements progressifs d’espèces ;
- l’événement doit être global ou du moins être observable sur une grande partie de la Terre.

Voir  
chap. 35.3

Le recensement de ces crises se heurte à plusieurs difficultés d’ordre taxonomique, sédimentologique et taphonomique. Il y a d’une part une difficulté d’évaluation de la sévérité d’une crise en fonction du niveau taxonomique considéré. La sévérité pourra paraître différente selon que l’on prend en compte les espèces, les genres, les familles, etc. D’autres part nous avons vu (*chapitre 35*) que la notion d’espèce est délicate à définir en paléontologie et que certaines sont artificielles. D’une façon polémique, on pourrait presque dire qu’il y a une corrélation entre le nombre d’espèces et le nombre de paléontologistes travaillant sur une période. Donc plus une période sera étudiée, plus il y aura d’espèces susceptibles de disparaître au cours d’une crise survenant dans cette période. Pour éviter cet écueil, beaucoup de chercheurs proposent d’utiliser le niveau des genres ou des familles dans les comparaisons.

Les processus sédimentaires vont aussi provoquer des biais. Ainsi les lacunes de sédimentation ou d’érosion pourront donner des aspects de fausses crises (*fig. 37.12 A*) d’où la nécessité de disposer des coupes les plus complètes possibles (ce qui est difficile dans le domaine continental). Il en va de même pour les processus taphonomiques car les conditions de fossilisation sont très variables d’un milieu à l’autre. La fossilisation est relativement facile en milieu marin et beaucoup plus aléatoire en milieu continental aérien (*fig. 37.12 B*).



**Figure 37.12** Les biais sédimentologiques et taphonomiques dans l’expression des crises.

**A.** Aspect de pseudo-crise lié à une lacune sédimentaire. À droite, aspect de crise : les espèces 1 et 2 paraissent disparaître brutalement, les espèces 2 et 4 avoir une apparition explosive du fait d’un arrêt de sédimentation ou d’une érosion alors que dans la réalité (à gauche) il s’agit d’une transition progressive.

**B.** Exemple de l’expression d’un arbre phylogénétique (1) dans le cas d’une série quasi continue (2) et d’une fossilisation aisée (cas des foraminifères planctoniques ou des nannofossiles par exemple) ou dans le cas d’une série discontinue (3) et d’une fossilisation difficile (cas des vertébrés continentaux).

### 37.2.2 Les réponses différentielles des taxons à un événement défavorable

On peut distinguer plusieurs types en fonction des réactions à un événement néfaste (fig. 37.13A) :

- les **taxons exterminés**, ce sont des taxons trop spécialisés pour pouvoir résister aux conditions défavorables et qui n'auront pas de descendance ;
- les **taxons profiteurs** constitués d'espèces qui se développent dans les nouvelles conditions stressantes de l'environnement de crise. Les profiteurs sont rares ou inconnus avant l'événement, ils se développent presque instantanément pendant l'événement (grande abondance mais faible diversité générique) et disparaissent, du fait de la compétition avec les nouveaux taxons au moment de la reconquête. Un exemple bien connu est celui des Thoracosphères (dinoflagellés calcaires) et des Braarudosphères (coccolithophoridés de types penthalites) qui supplantent les autres coccolithes pendant la crise Crétacé/Paléogène (fig. 37.23) ;
- les **taxons survivants** qui correspondent à des taxons préadaptés aux nouvelles conditions, à des taxons généralistes écologiques (leur faible spécialisation et leur grande capacité d'adaptation leur permettent de survivre) et les taxons dit « **Lazare** » qui semblent disparaître pendant la crise pour réapparaître ensuite. Cela suppose qu'une population relique ait subsisté dans un milieu refuge, préservé des conditions défavorables, pour assurer ensuite la reconquête des régions désertées pendant la crise (fig. 37.13B) ;
- les **taxons géniteurs** qui, issus des lignées survivantes, donnent naissance à la **radiation évolutive** qui suit la crise.

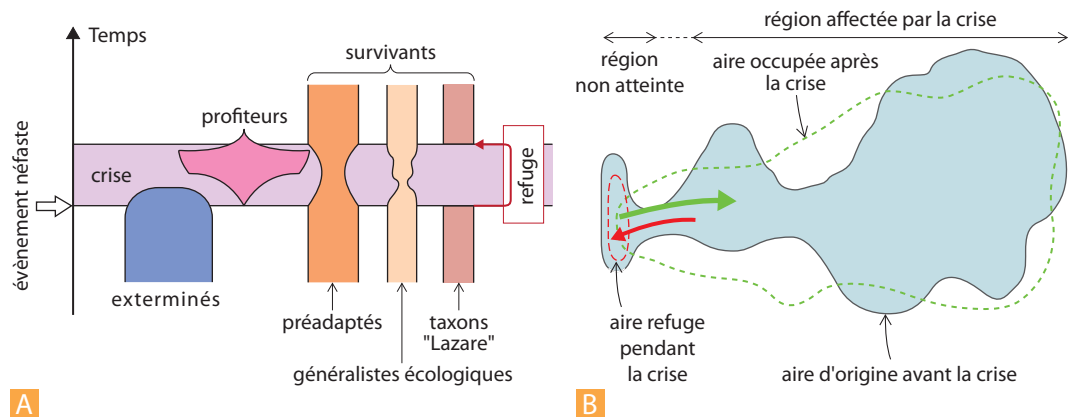


Figure 37.13 Crises et biodiversité.

- A.** Les différentes réponses possibles des taxons à un événement défavorable.  
**B.** Représentation schématique de l'effet Lazare.

### 37.2.3 Les crises majeures

Il y a un consensus depuis les travaux de Raup et Sepkoski (1982) pour considérer que la biosphère a connu cinq crises majeures au cours du Phanérozoïque (souvent qualifiée de *Big-Fives*) et deux périodes de radiations importantes (multiplication des taxons, fig. 37.14). Les radiations se développent au cours du Cambrien-Ordovicien et du Jurassique-Crétacé. Les crises surviennent à la fin de l'Ordovicien vers 443 Ma, dans le Dévonien Supérieur (passage Frasnien-Faménien) vers 372 Ma, au passage Permo-Trias (la plus sévère) vers 252 Ma, à la fin du Trias vers 202 Ma et au passage Crétacé/Tertiaire (ou plutôt Crétacé/Paléocène) vers 65 Ma.

Encart 37.5 – Les radiations

Une radiation évolutive correspond à une augmentation rapide de la diversité taxonomique à partir d'un ancêtre commun. Il en résulte une grande diversité morphologique et écologique, chaque nouvelle espèce étant adaptée à une niche écologique. L'exemple classique est celui des pinsons des Galapagos, étudiés par Darwin, qui ont colonisé l'archipel à

partir de l'Amérique du Sud il y a un million d'années. Une radiation peut concerner des groupes taxonomiques larges, c'est le cas des oiseaux et des mammifères au début du Tertiaire après la crise Crétacé/Tertiaire<sup>1</sup>. Pour des radiations aussi importantes et rapides, on parle parfois de radiations « explosives ».

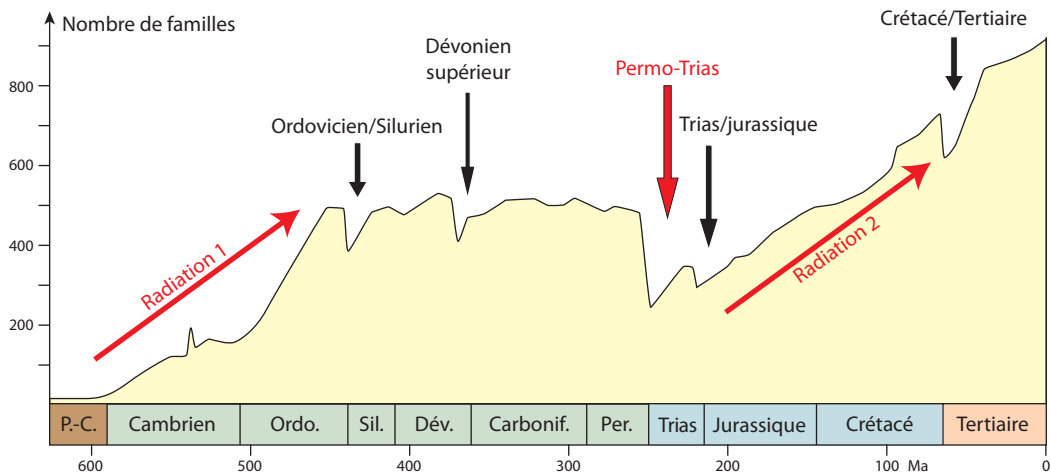


Figure 37.14 Évolution de la diversité des familles marines au cours du Phanérozoïque.

On observe cinq grandes crises : la crise Permo-Trias (50 à 57 % des familles disparaissent), celle de l'Ordovicien/Silurien (20 à 26 %), celle du Dévonien supérieur (21 à 22 %), celle de la limite Trias/Jurassique (22 à 23 %) et enfin celle du Crétacé/Tertiaire (15 à 16 %) qui, malgré son impact médiatique (disparition des Dinosauriens), est loin d'être la crise biologique la plus importante.

Il est intéressant de comparer la courbe d'évolution de la biodiversité (fig. 37.14) avec les phases de dérive des continents (fig. 7.2). Les phases de soudures des blocs continentaux (Pangée) correspondent à une faible diversité des faunes et des flores (compétition pour les mêmes niches écologiques), les phases d'éclatement à une augmentation de la biodiversité (colonisation de nouvelles niches).

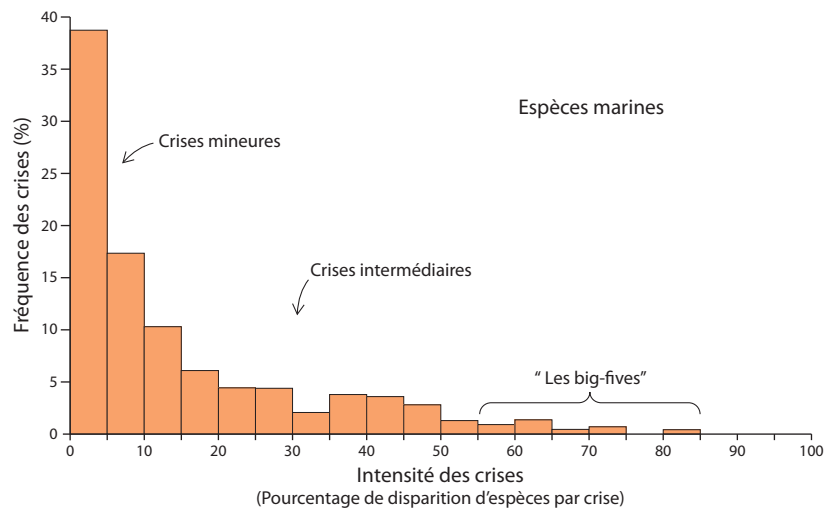
Le tableau 37.3 résume l'impact de ces différentes crises sur la biodiversité au cours du Phanérozoïque. Il ne saurait être question dans le cadre de ce livre de rentrer dans le détail de toutes ces crises, nous ne mettrons ci-dessous en avant que quelques points. Pour plus d'informations, le lecteur pourra consulter l'excellent ouvrage de F. Lethiers (1998) et celui coordonné par T. Tortosa (2013).

1. Il est usuel de parler de crise Crétacé/Tertiaire ou K/T mais si l'on veut respecter la hiérarchie stratigraphique, il convient de parler de crise Crétacé/Paléogène.

**TABLEAU 37.3** Les cinq crises majeures du Phanérozoïque

	Crise fini-ordovicienne	Crise Dévonien supérieur	Crise Permo-Trias	Crise fini-triasique	Crise Crétacé-Paléogène
	– 443 Ma	– 372 Ma	– 252 Ma	– 202 Ma	– 65 Ma
<b>Groupes touchés</b>	Coraux (solitaires)	Coraux tabulés	Trilobites	Ammonoïdes	Ammonites
	Bryozoaires	Stromatoporiés	Coraux	Nautiloïdes	Bélemnites
	Brachiopodes	Ostracodermes	Brachiopodes (articulés)	Conodontes	Rudistes
	Trilobites	Trilobites	Gigantostracés	Poissons	Inocérames
	Graptolites	Brachiopodes	Fusulines	Placodontes	Dinosaures
	Échinodermes	Conodontes		Amphibiens	Foraminifères planctoniques
		Tentaculites		Reptiles	Nannoplancton
<b>Pourcentages d'extinctions</b>	Famille : 20-26 %	Famille : 21-22 %	Famille : 50-57 %	Famille : 22-23 %	Famille : 15-16 %
	Genres : 50-60 %	Genres : 47-57 %	Genres : 70-83 %	Genres : 40-53 %	Genres : 40-50 %
	Espèces marines : 85 %	Espèces marines : 70-80 %	Espèces marines : 85-96 %	Espèces marines : 75 %	Espèces marines : 75 %

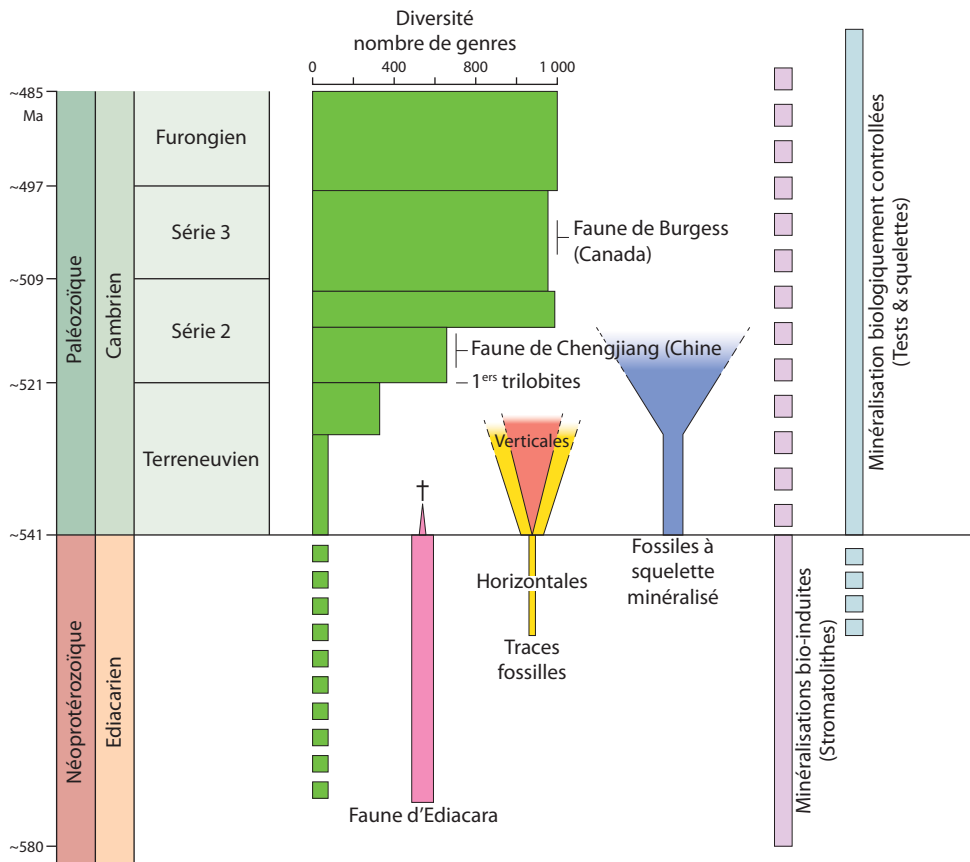
Il existe de plus d'une trentaine de crises intermédiaires ou mineures qui assure un continuum entre les extinctions en masse et les extinctions de fond. Il ne faut pas sous-estimer l'impact des crises mineures sur l'évolution de la biosphère car, par leur fréquence, elles jouent un rôle important (fig. 37.15).


**Figure 37.15** Fréquence des crises en fonction de leur intensité (d'après Raup, 1991).

Cet histogramme est réalisé à partir des données d'extinction des espèces marines au cours du Phanérozoïque.

### 37.2.4 L'explosion cambrienne

La variété des formes trouvées dans les gisements fossilifères du Cambrien inférieur (tel celui de la Burgess Pass (vers – 509 Ma) au Canada) où tous les groupes de métazoaires actuels sont pratiquement déjà représentés et la relative rareté des restes fossilifères présents dans le Précambrien supérieur ont conduit à cette notion d'**explosion cambrienne**, formule qu'il convient de relativiser car d'une part il y a déjà des faunes évoluées dans le Précambrien supérieur (faune d'Ediacara caractérisant l'Édiacarien – 565 à – 545Ma, *fig. 37.7* et *37.8*) et d'autre part du fait de sa durée car il se passe environ 70 millions d'années entre l'émergence de la faune d'Ediacara et celle de Burgess, soit une durée équivalente à l'ensemble de l'ère tertiaire (*fig. 37.16*). Replacée dans son contexte, l'explosion cambrienne, que l'on devrait d'ailleurs plutôt désigner par « explosion néoprotérozoïque-cambrienne » est progressive bien que rapide à l'échelle géologique.



**Figure 37.16** Évolution de la biodiversité au cours de « l'explosion cambrienne ».

Les étages correspondant à la série 2 du Cambrien ne sont pas encore définis, la série 3 est maintenant libellée Miaolingian (voir *fig. 35.28*). La position stratigraphique des faunes de Chengjiang (Chine) et la Burgess Pass (Canada) est approximative (*modifié d'après Marshall, 2006 in Tortosa et al., 2013*).

Quand à l'origine des métazoaires, il y a un débat par rapport à la fidélité de l'enregistrement fossilifère entre ceux qui considèrent que l'enregistrement fossile traduit fidèlement la chronologie de l'évolution et ceux qui postulent qu'il faut dissocier origines évolutives et premières occurrences fossiles. Différents travaux sur les horloges moléculaires et les taux de mutations semblent s'accorder sur le fait que, si beaucoup de groupes animaux émergent vers le passage Édiacarien-Cambrien, l'ori-

gine des métazoaires, bilatériens, éponges et cnidaires se trouverait dans l'Édiacarien, voire dans le Cryogénien (fig. 37.17). On retrouve là l'idée que la diversité taxinomique des fossiles et la radiation évolutive des métazoaires à la base du Cambrien traduisent un succès écologique tardif de ces formes bien après leur émergence.

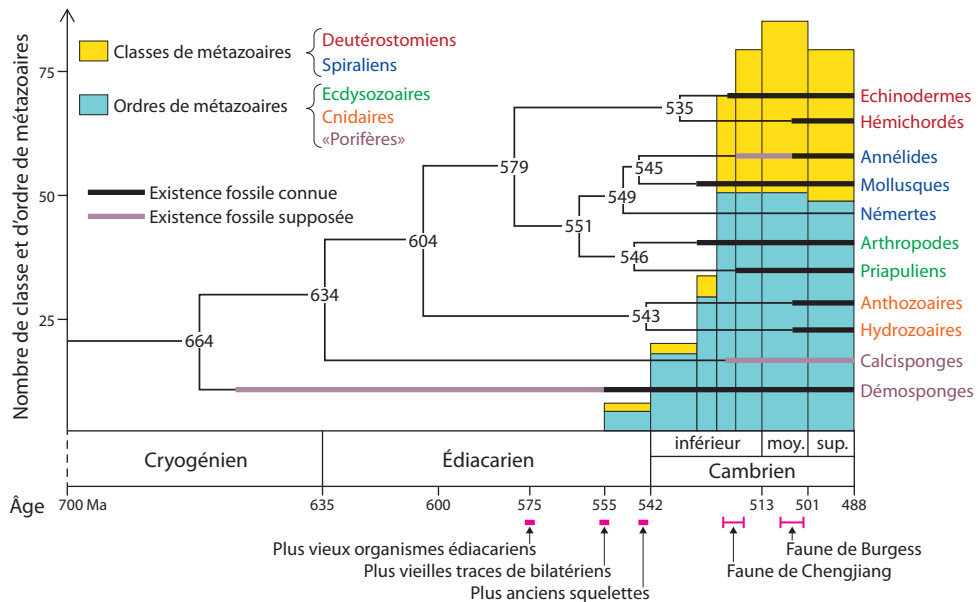


Figure 37.17 L'origine des métazoaires.

Arbre phylogénétique et âges des divergences proposés par la phylogénie moléculaire. L'arbre est superposé à l'histogramme du nombre de classes et d'ordres de métazoaires présents dans l'enregistrement fossile.

La transition Édiacarien/Cambrien est aussi l'objet d'un changement majeur de l'écosystème benthique lié à la mise en place de la bioturbation qui est mise en évidence par l'augmentation de la fréquence des traces fossiles (**ichnofaciès**) qui, de plus, passe d'un type strictement horizontal à un type mixte horizontal et vertical. Au Néoprotérozoïque, les substrats sont recouverts de tapis microbiens et les faunes sont inféodées à ces tapis qui offrent de la nourriture aux brouteurs et fixent les rares organismes épibenthiques. Ces tapis microbiens forment une interface quasi imperméable entre le sédiment et la colonne d'eau qui limite la diffusion de l'oxygène dans le sédiment. Le développement de la bioturbation, d'abord horizontale puis de plus en plus verticale, dans le Cambrien basal (fig. 37.18), va provoquer la disparition des tapis microbiens (mais pas des microbes) et permettre l'oxygénation du sédiment et un changement radical de l'exploitation du substrat par les organismes qui trouvent dans le sédiment à la fois une protection (contre les courants et les prédateurs) et une source d'alimentation. C'est ce que l'on appelle parfois la **révolution agronomique** du Cambrien (fig. 37.18).

Cette période est aussi le siège d'une modification importante des processus de minéralisations biogéniques qui passent du mode bio-induit (calcification indirecte des stromatolithes par exemple) ou mode biologiquement contrôlé (fabrication de tests, coquilles et squelettes par les organismes). Ce processus semble jouer un rôle important dans la diversification des formes vivantes (fig. 37.16).

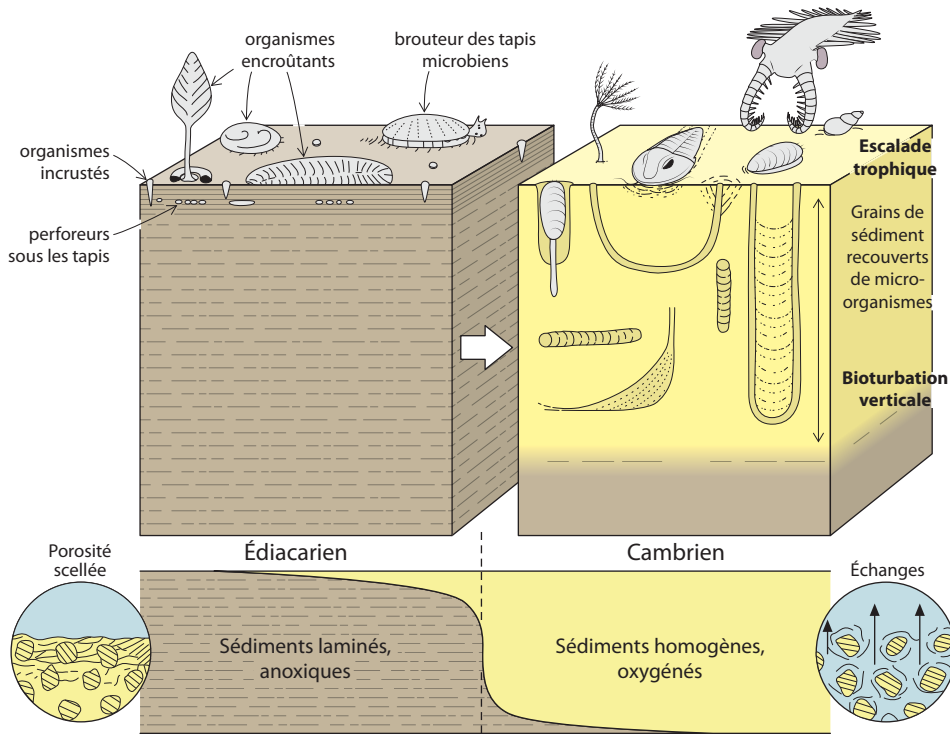


Figure 37.18 La révolution « agricole » du Cambrien.

Le développement de la bioturbation d'abord horizontale puis verticale permet l'oxygénation des sédiments. Il s'agit d'une série d'actions en retour : la bioturbation horizontale en détruisant les voiles bactériens permet une meilleure oxygénation des sédiments de surface qui conduit à un début de bioturbation verticale par des organismes fousseurs, bioturbation qui améliore la pénétration de l'oxygène en profondeur.

### 37.2.5 La crise fini-ordovicienne (fig. 37.14)

À cette époque, le super continent Gondwana est centré sur le pôle (fig. 24.4), ce qui induit une glaciation de grande ampleur bien que la  $p\text{CO}_2$  soit beaucoup plus élevée qu'actuellement. La biosphère subit alors l'impact des différents épisodes glaciaires et des variations eustatiques qui en résultent (fig. 24.7). Cette crise comporte en fait deux phases d'extinction. La première a été directement liée à la mise en place de la glaciation et à ces conséquences (baisse du niveau marin réduisant ou perturbant les écosystèmes benthiques, modification des circulations océaniques, de l'oxygénation et des apports nutritifs). Les organismes benthiques et pélagiques sont touchés. Les formes qui persistent sont adaptées au refroidissement : c'est la *faune hirnantienne* à brachiopodes et trilobites (hirnantien = dernier étage de l'ordovicien).

La seconde phase, qui précède la limite Ordovicien-Silurien, est liée au réchauffement, à la fonte de la calotte (apports d'eau douce) et à la transgression résultante. Elle est marquée par la fréquence des dépôts de schistes noirs (black shales) et une excursion positive du  $\delta^{13}\text{C}$  des carbonates (HICE : *Hirnantian Isotopic Carbon Excursion*) traduisant des conditions anoxiques.

Un travail de stratigraphie séquentielle (Ghienne *et al.*, 2014), comparant les séquences en domaine tropical de l'époque (Canada) et en domaine périglaciaire (Sahara), remet en cause les corrélations. La première phase de la crise ne serait pas contemporaine du début de la glaciation mais du début de la fonte de la calotte glaciaire et l'excursion du carbone 13 serait contemporaine de la phase finale de la déglaciation.

Voir fig. 8.13

Voir fig. 35.28

Quoi qu'il en soit il faudra plusieurs millions d'années pour que la biodiversité se rétablisse et on doit noter que cette crise n'a pas entraîné de modifications écologiques : les écosystèmes du Silurien ont une structure et un fonctionnement identique à ceux de l'Ordovicien.

### 37.2.6 La crise du Dévonien supérieur

Les causes de la crise du Dévonien supérieur (2 à 3 millions d'années autour du passage Frasnien-Famennien, *fig. 37.14*) sont encore largement débattues. Il est admis que les espèces tropicales sont les plus touchées. Le Dévonien, qui voit l'accélération de la conquête des continents, est une période de transition d'un état greenhouse vers un état icthouse et qui est le siège des premières phases de l'orogénèse hercynienne. De nombreuses causes ont été envisagées sans que l'on ait d'arguments décisifs : impacts météoritiques (hypothèse abandonnée), anoxie marine (liée au développement des plantes aériennes ?), eutrophisation des eaux, refroidissement ou réchauffement voire les deux. La manifestation sédimentologique de cette crise est la présence, surtout en Europe, de deux niveaux bitumineux soulignés par une excursion positive du  $\delta^{13}\text{C}$  : les événements anoxiques **Kellwasser** dont l'intensité semble varier en fonction de la profondeur des dépôts. L'aspect global et synchrone de ces événements (*fig. 37.19*) et leur causalité par rapport à la crise biologique sont encore l'objet de nombreux débats. De plus, il apparaît que la crise résulte plus d'une chute du taux de spéciation que de l'augmentation du taux d'extinction. Le haut niveau marin (*fig. 35.22*) n'aurait pas permis les isolements de populations conduisant à la spéciation par vicariance biogéographique.

Voir fig. 35.28,  
fig. 24.4  
et fig. 15.30

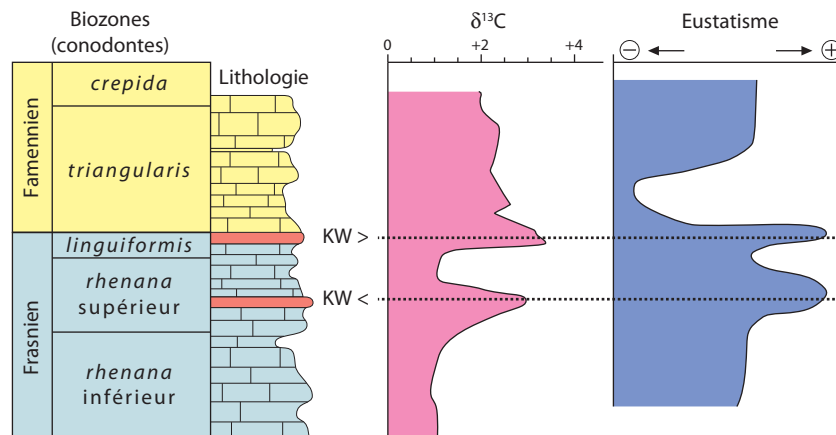


Figure 37.19 L'événement anoxique Kellwasser dans la Paléotéthys.

L'événement Kellwasser supérieur est toujours situé au sommet du Frasnien (zone à *linguiformis*) alors que le Kellwasser inférieur a une position variable entre les zones à *rhenana* inférieure et supérieure. Dans certains cas, les deux événements peuvent être confondus.

### 37.2.7 La crise Permo-Trias

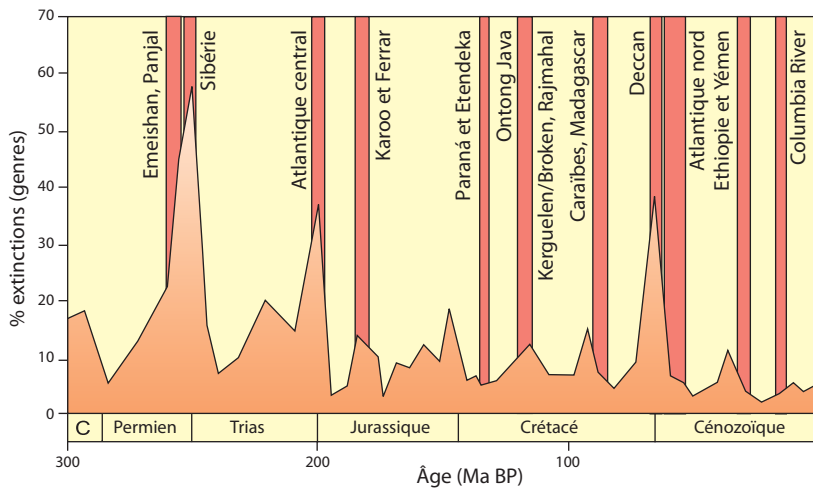
Voir fig. 35.29

La fin du Paléozoïque (Changhsingian) voit la chute de la biodiversité tant au niveau des genres que des espèces du Phanérozoïque (*tableau 37.2*). La crise touche à la fois la faune et la flore tant en domaine marin que terrestre. Des groupes disparaissent totalement (trilobites, goniatites, coraux tétracoralliaires (ou rugueux) et tabulés, échinodermes blastoïdes, fusulines. Les crinoïdes et les brachiopodes sont aussi touchés mais ne disparaissent pas, toutefois les brachiopodes ne retrouveront plus l'importance écologique qu'ils ont eu durant le Primaire. L'écosystème récifal est profondément perturbé, les associations d'éponges calcaires et de calcimicrobes disparaissent pour laisser place au Trias à des monticules microbiens avant que les coraux sclératiniens (madréporaires) prennent de plus en plus d'importance au Trias supérieur (*fig. 30.17*). Dans les écosystèmes terrestres, des lycopes opportunistes remplacent les gymnospermes qui sont très fortement touchés mais ne

disparaissent pas. La diversité globale des vertébrés continentaux semble indiquer une crise similaire à celle des écosystèmes marins.

Toutefois il faut noter que le synchronisme des disparitions entre les différents milieux et régions est encore sujet à discussion du fait de la difficulté à trouver des sections complètes du passage Permian-Trias et à établir des corrélations temporelles entre environnements marins et continentaux.

De très nombreuses hypothèses ont été émises pour expliquer cette crise. Parmi les causes évoquées, on peut citer la réduction de la surface côtière et la compétition écologique liée à la formation de la Pangée, l'importante de la régression marine (fig. 35.22), l'intense volcanisme des trapps d'Emeishan (Chine) puis de Sibérie (fig. 37.20), impacts de météorites. Ces différents processus ne s'excluent pas forcément d'autant plus que, malgré les difficultés de corrélations stratigraphiques évoquées plus haut, il semble de plus en plus que les extinctions aient été relativement progressives mais présentent deux phases principales ayant des sélectivités différentes qui impliquent des causes environnementales différentes.



**Figure 37.20** Corrélations entre les grandes périodes de mise en place des grandes provinces magmatiques (GPM) et les extinctions biologiques.

Les GPM correspondent à un magmatisme intraplaque (voir chapitre 17) survenant dans les océans (plateaux océaniques) ou sur les continents (trapps) qui se caractérisent par leur très grande taille (> 1 000 km), leurs volumes énormes (Columbia River :  $1,3 \cdot 10^6$  km<sup>3</sup>, Deccan :  $10^7$  km<sup>3</sup>, Ontong Java :  $6 \cdot 10^7$  km<sup>3</sup>) et la relative brièveté de leur mise en place (< 5 Ma).

### 37.2.8 La crise fini-Triasique

C'est sans doute la crise la moins bien documentée car les problèmes de corrélations stratigraphiques ne sont pas encore totalement résolus notamment pour la base du Rhétien du fait d'un fort provincialisme des faunes et des flores marines et terrestres. On parle cependant maintenant plutôt d'une crise fini-triasique (Norien/Rhétien) que de crise de la limite Trias-Jurassique. Ces deux derniers étages du Trias sont le siège (sur environ 8 Ma), sinon d'une phase d'extinction brutale, au moins d'un renouvellement majeur des faunes (invertébrés et vertébrés) et des flores marines et terrestres. Ces processus sont particulièrement nets pour les ammonites et les mollusques. Les écosystèmes récifaux sont fortement affectés (diminution des coraux sclératinien), ce qui conduit à une absence de faciès récifaux au début du Jurassique (fig. 30.17).

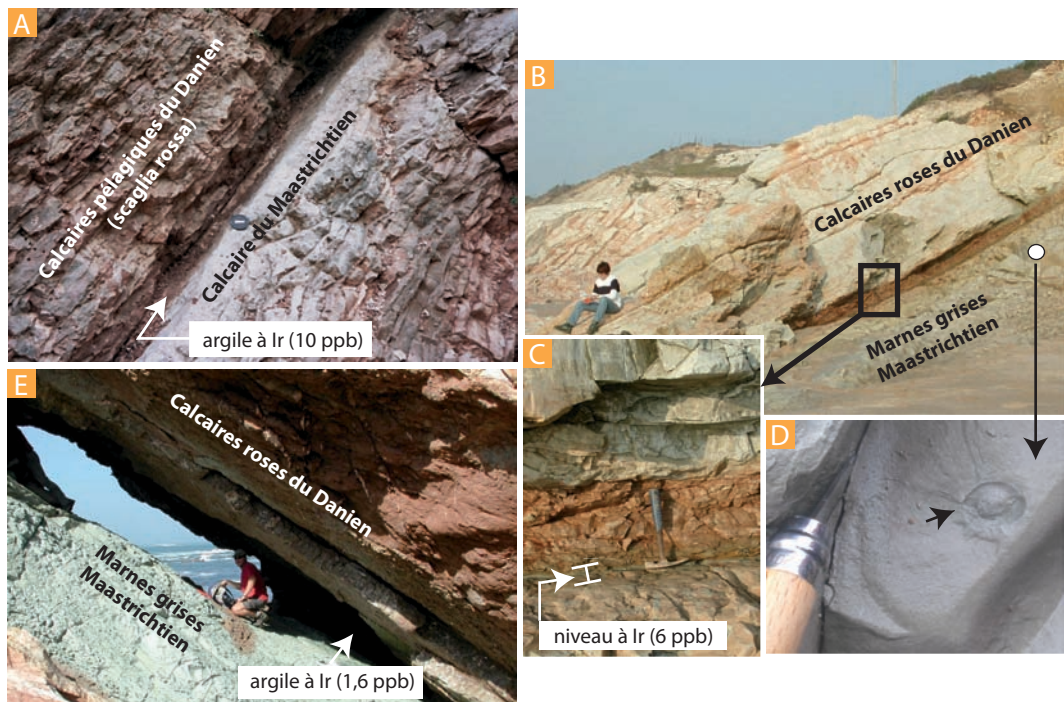
Les causes invoquées sont multiples : variations eustatiques (modifications des niches écologiques et anoxie), changements climatiques (aridifications et modifications des ceintures climatiques), relargage de CO<sub>2</sub> (volcanisme Atlantique central, fig. 37.20) et déstabilisation d'hydrates de méthane (fig. 36.22 B). La possibilité d'impacts météoritiques a aussi été évoquée.



### 37.2.9 La crise Crétacé-Paléogène

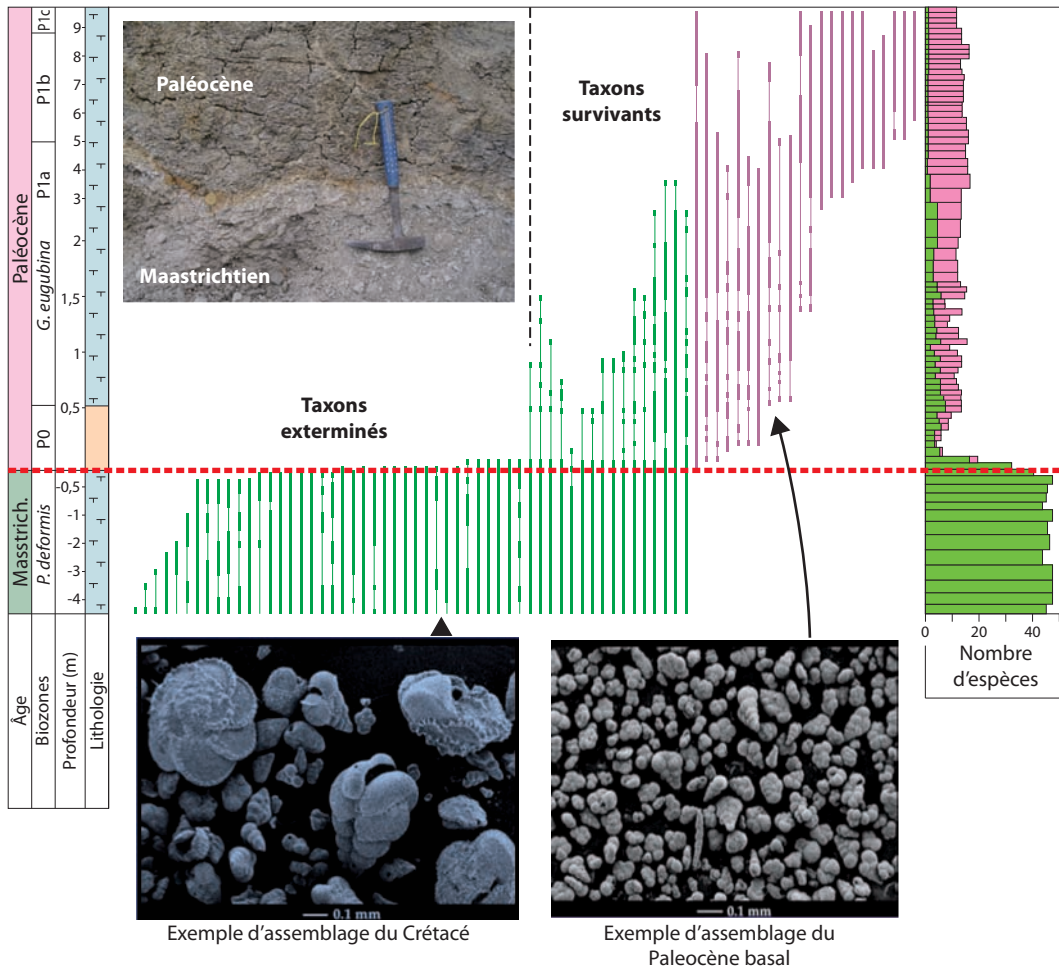
Voir fig. 35.28

C'est sans doute la crise la plus connue parce qu'on lui attribue la disparition des très « médiatiques » Dinosaures. Pourtant sa caractérisation n'a pas toujours été aussi évidente que cela nous paraît aujourd'hui puisque jusqu'au début des années 1950 le Danien était considéré comme le dernier étage du secondaire, la limite Maastrichtien-Danien n'ayant pas été reconnue comme une rupture majeure. La raison en est que le Crétacé terminal est le siège d'une régression majeure et que, dans de nombreuses régions, il existe une lacune importante entre le Crétacé et le Tertiaire. Ainsi, dans le Bassin de Paris, il manque plusieurs millions d'années d'enregistrement sédimentaire entre les dernières craies du Campanien et le premier dépôt tertiaire (Dano-Montien). Il a fallu disposer de coupes continues (Apennins, Pays basque (fig. 37.21), Danemark, Tunisie, sondages océaniques) pour se rendre compte de l'importance de cette crise qui se caractérise par une sévérité très forte dans le domaine marin hauturier : disparition des ammonites, crises des foraminifères planctoniques (fig. 37.22) et des nannofossiles (fig. 37.23) et effondrement des chaînes trophiques océaniques souligné par un accident négatif du  $\delta^{13}\text{C}$ . L'impact sur les environnements néritiques et terrestres existe mais il est beaucoup moins marqué que dans le domaine pélagique océanique.



**Figure 37.21** Le passage Crétacé-Paléogène (Maastrichtien-Danien) en domaine pélagique.

- A.** La coupe de la vallée de la Bottacione à Gubbio (Ombrie, Italie) où l'anomalie en iridium (voir fig. 37.23) fut mise en évidence pour la première fois.
- B.** La coupe de la plage de Bidart (Pyrénées Atlantiques, France) avec un détail de la couche d'argile de limite (**C**, voir aussi figure 37.23) et la présence d'une empreinte d'ammonite environ 20 cm sous la couche limite (**D**) qui plaide pour un synchronisme de la disparition des ammonites et de la crise du plancton marin.
- E.** La coupe de la baie de Loya (Hendaye, Pyrénées Atlantiques, France). La faible teneur en iridium s'explique par le fait que l'argile de passage est ici incomplète car ce niveau a joué en joint tectonique. La photo représente la coupe en 2005 (Marc de Rafélis donne l'échelle), depuis la grotte s'est écroulée lors d'une tempête hivernale (photos M. Renard).

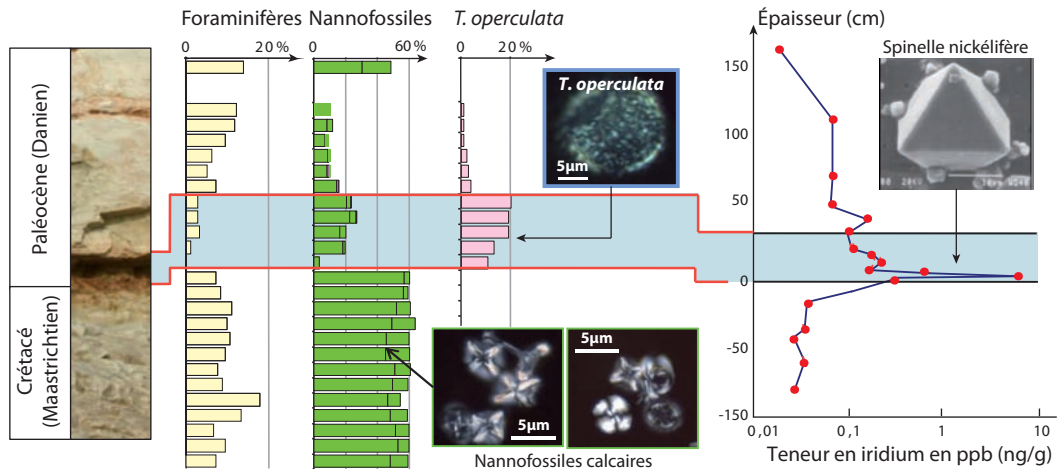


**Figure 37.22** Mise en évidence de la crise des foraminifères planctoniques au passage Crétacé-Paléogène dans la coupe stratotypique (GSSP, § 35.9) de El Kef (Tunisie).

En Tunisie, le passage Crétacé-Paléogène se fait au sein d'une formation argileuse (formation El Haria), la limite n'est lithologiquement marquée que par un changement de couleur (argile plus sombre) et un liseré ocre qui correspond à l'anomalie en iridium (15 à 20 ppb) et à la présence de spinelles nickelifères. Outre l'importance des disparitions, on notera la différence de taille des foraminifères constituant les assemblages du Crétacé terminal et du Tertiaire basal.

Comme pour les autres crises, de nombreuses causes ont été évoquées pour cette crise, tout d'abord le refroidissement de climat (mis en évidence par les isotopes de l'oxygène) et la régression du Crétacé supérieur mais ces processus sont progressifs et débutent bien avant la crise. Le volcanisme des trapps du Decan (fig. 37.20) a été aussi évoqué d'autant plus qu'une réévaluation de sa durée (aux alentours de 600 000 ans de part et d'autre de la limite) avait été faite à partir des données magnétostratigraphiques. La 3<sup>e</sup> hypothèse résulte d'une découverte quelque peu fortuite. En 1980, à Gubbio (Italie, Ombrie, fig. 37.21 A), Alvarez essaya d'évaluer la durée de la couche d'argile qui matérialise, comme sur toutes les coupes pélagiques, la limite Crétacé/Paléogène). Il eut l'idée d'utiliser le flux de matière cosmique (connaissant le flux actuel, il pensa, à partir de l'évaluation de la teneur en matière cosmique de la couche d'argile, pouvoir estimer la durée de son dépôt). Pour évaluer la teneur en matière cosmique, il utilisa l'iridium, élément absent de la croûte terrestre mais très abondant dans la matière cosmique. Il mesura une concentration énorme dans la couche d'argile (de l'ordre de 9 ppb, alors que

les sédiments encadrants présentent des teneurs inférieures à 0,01 ppb qui impliquait, à partir du flux actuel, un hiatus de plusieurs millions d'années incompatible avec les données géologiques. Alvarez conclut donc à un apport massif exceptionnel de matière cosmique au passage Crétacé/Paléogène. Il est intéressant de noter que c'est à partir d'une démarche gradualiste (évaluer la durée du dépôt de la couche d'argile) qu'Alvarez mit en évidence un phénomène catastrophique (impact de météorite).



**Figure 37.23** La crise Crétacé/Paléogène dans la coupe de Bidart (Pays basque, France).

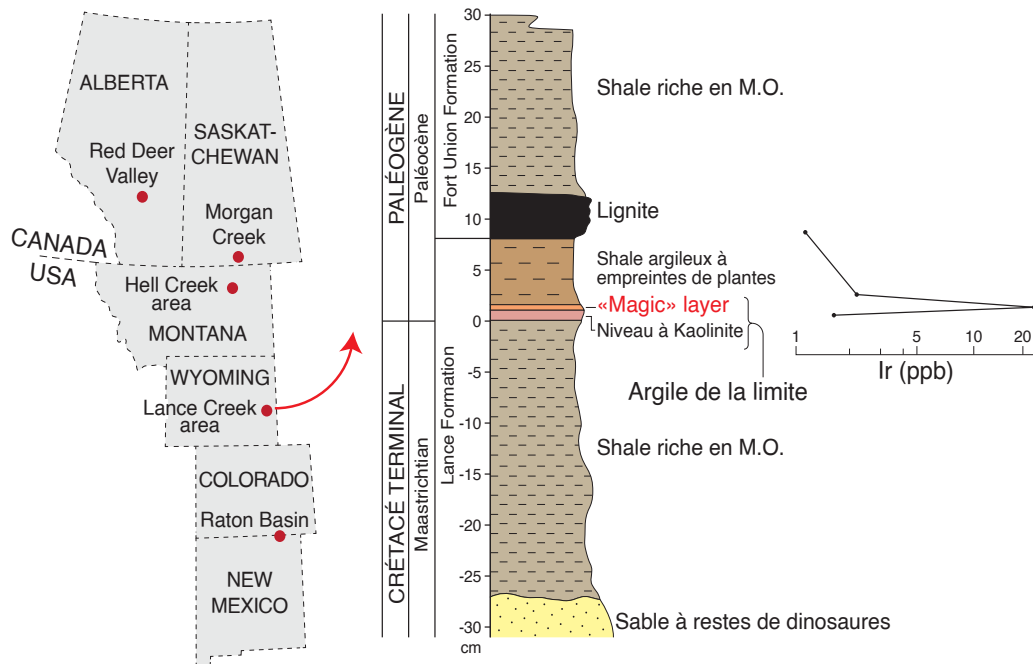
Au Pays basque, la permanence d'un golfe profond (golfe Aturien) a permis un enregistrement continu des événements de la limite en milieu marin. La couche d'argile de la limite ( $\pm 15$  cm) présente une diminution drastique des producteurs pélagiques (foraminifères et nannofossiles) tandis que des formes opportunistes, comme le dinoflagellé *Thoracosphaera operculata*, prolifèrent (d'après Minoletti, 2002). La couche d'argile est aussi le siège d'événements géochimiques (pic d'iridium, 6 ppb, et accident négatif du  $\delta^{13}\text{C}$  lié à la chute de la production primaire, fig. 36.22A) et d'une concentration de spinelles nickélifères. Dans le Tertiaire basal, on trouve des nannofossiles de type crétacé, leur statut a été longtemps débattu (fossiles remaniés vs. survivants à la crise), les données géochimiques ( $\delta^{13}\text{C}$ ) plaident pour un remaniement (voir fig. 36.23).

Cette anomalie en Ir, qui fut retrouvée par la suite dans tous les sites pélagiques où la série est complète (fig. 37.23), donna naissance à une longue polémique entre partisans d'une origine cosmique (impact de météorite) ou mantellique (volcanique) de l'iridium.

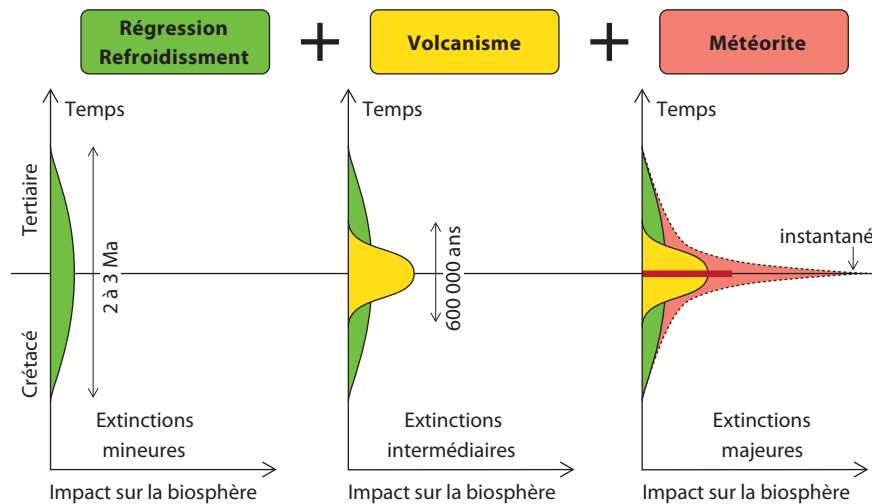
La découverte dans la couche limite de spinelles nickélifères (fig. 37.23), à signatures géochimiques extraterrestres (phase d'oxydation dans la haute atmosphère) et la datation d'une phase de réouverture géochimique, vers 65 Ma, dans des zircons choqués provenant à la fois d'éjectas du cratère de Chicxulub (Mexique, impact suspecté) et de la couche d'argile de la limite à Haïti et dans le Raton Basin aux États-Unis (fig. 37.24) fait clairement pencher les données vers une origine cosmique de l'iridium.

Comme pour toutes les crises précédemment décrites, se pose le problème de l'évaluation du synchronisme des extinctions. Si pour le domaine océanique cela est relativement simple, pour les foraminifères planctoniques et les nannofossiles (fig. 37.22 et 23) voire pour les ammonites (à Bidart par exemple une empreinte a été trouvée à 20 cm sous le niveau à Ir où disparaissent les foraminifères et les nannofossiles, fig. 37.21D), il est beaucoup plus difficile d'évaluer le synchronisme de ces disparitions avec celles des formes continentales (Dinosaures par exemple).

L'iridium n'est pas facilement détectable dans les environnements continentaux en partie du fait de l'absence en général de niveau lithologique aisément repérable. L'anomalie en iridium n'a, par exemple, jamais été mise en évidence dans les formations continentales du Bassin d'Aix-en-Provence, du Languedoc ou des Corbières. Toutefois, en Amérique du Nord, la région du Western Interior présente plusieurs sites continentaux où la limite Crétacé/Paléogène est assez facilement caractérisable (fig. 37.24) par un niveau d'argile à kaolinite (1 à 3 cm), contenant des sphérules et des quartz choqués, surmonté par un niveau de smectites (2 à 3 mm) contenant l'anomalie en Ir (« *magic layer* » des auteurs américains). Dans l'une de ces coupes (Lance Creek, Wyoming), des restes de dinosaures ont été trouvés un mètre sous le niveau d'iridium (fig. 37.22 B), ce qui laisse supposer que la disparition des Dinosaures ait pu être sub-synchrone de la crise du domaine planctonique.



Après des décennies de débats sur les causes de cette crise, une position consensuelle semble émerger pour faire jouer un rôle à différents processus de durée et d'intensité variables (fig. 37.25). La régression fini-Crétacé et le changement climatique auraient initié le processus de crise en ayant relativement peu d'impact, le volcanisme des trapps du Deccan, en modifiant l'environnement, l'aurait accentué et l'impact de Chicxulub aurait déclenché la crise finale.



**Figure 37.25** Interprétation de la crise Crétacé-Paléogène par la sommation d'événements néfastes à la biosphère de durée et d'intensité variable.

### À retenir

- Une chimie prébiotique a conduit à l'élaboration des molécules qui constituent les briques élémentaires de la chimie du vivant.
- Trois environnements sont susceptibles d'avoir permis l'initiation de la vie : l'atmosphère (scénario de la soupe primitive), les sources hydrothermales sous-marines et le milieu interstellaire (théorie de la panspermie).
- Une étape décisive est l'invention de la membrane cellulaire que l'on peut appréhender par les expériences des biologistes (bulles, coacervats et microsphères) et par les observations des géologues de structures morphologiques apparentées à des cellules (coccoïdes et sphéroïdes).
- Les progrès de la biologie moléculaire permettent de mieux comprendre les étapes de l'évolution chimique mais le débat reste ouvert quant à l'ordre d'apparition respectif des protéines et des acides nucléiques et parmi ces derniers sur l'ordre d'apparition de l'ARN et de l'ADN.
- La notion de protéines universelles (communes à tous les êtres vivants actuels) et la découverte de l'originalité génétique des archéobactéries conduisent à découper le monde vivant actuel en trois domaines (bactéries, archéobactéries et procaryotes) ayant un ancêtre commun : LUCA (*Last Universal Common Ancestor* ou dernier ancêtre commun universel).
- L'évolution pourrait alors se diviser en 3 âges : âge précellulaire, âge post-cellulaire/préLUCA et âge post-LUCA qui se poursuit jusqu'à nos jours. L'organisation complexe de la cellule eucaryote résulterait d'un mécanisme d'endosymbiose avec des bactéries : les mitochondries descendraient des bactéries pourpres non sulfureuses tandis que les chloroplastes dériveraient des cyanobactéries.
- Des indices géochimiques de vie semblent exister dès – 3800 Ma mais la limite Archéen/Protérozoïque (vers – 2,5 Ga) apparaît comme une période de diversification importante des « formes vivantes ». Les Cyanophycées, connues depuis au moins – 2800 Ma, culminent au Protérozoïque supérieur (1700 à 500 Ma, règne des stromatolites) ; elles coexistent avec les eucaryotes qui semblent être apparus vers – 2000 Ma.

- L'origine des métazoaires reste confuse car les faunes sont déjà très diversifiées au Protérozoïque supérieur (Ediacara, – 600 Ma) et l'on admet que la plupart des groupes d'invertébrés existaient à la fin du Précambrien et se diversifiaient fortement dans le Cambrien inférieur vers – 550 Ma (faune de Burgess, explosion cambrienne).
- Le développement de la biosphère n'a pas été régulier. Elle a connu cinq crises majeures au cours du Phanérozoïque (*Big-Fives* : fin de l'Ordovicien vers 443 Ma, Dévonien Supérieur [passage Frasnien-Faménien] vers 372 Ma, passage Permo-Trias (la plus sévère) vers 252 Ma, fin du Trias vers 202 Ma et passage Crétacé/Tertiaire vers 66 Ma). Deux périodes de radiations importantes (multiplication des taxons) se développent au cours du Cambrien-Ordovicien et du Jurassique-Crétacé.