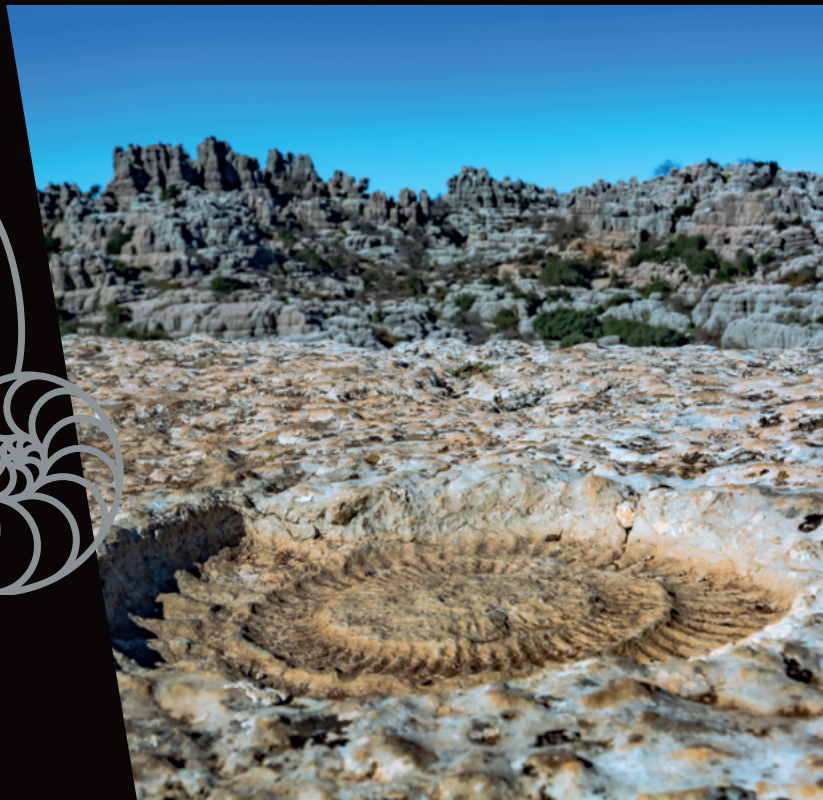


Quentin Boesch

Paléontologie

Reconstituer le scénario
de l'évolution du vivant



+ EN LIGNE

OFFERT

Exercices complémentaires
intégralement corrigés

deboeck **B**
SUPÉRIEUR

Quentin Boesch

Paléontologie

Reconstituer le scénario
de l'évolution du vivant

Chez le même éditeur (extrait du catalogue)

BOESCH Q., *Climatologie. À la découverte des climats passés, présents et futurs de notre planète.*

BOUCHEZ J.-L. & NÉDELEC A., *Pétrologie des granites.*

BOUCHEZ J.-L. & NICOLAS A., *Principes de tectonique.*

CHAZOT G., LÉNAT J.-F., MAURY R., AGRANIER A. & ROCHE O., *Volcanologie.*

DANIEL J.-Y., BRAHIC A., HOFFERT M., MAURY R., SCHAAF A., TARDY M., avec BALDEYROU-BAILLY A. & MERZERAUD G., *Sciences de la Terre et de l'Univers*, 3^e éd.

DANIEL J.-Y. & RIAZUELO A., *Sciences de l'Univers.*

DECONINCK J.-F., *Le Précambrien. 4 milliards d'années d'histoire de la Terre.*

DECONINCK J.-F., *Paléoclimats. L'enregistrement des variations climatiques.*

DELANNOY J.-J., DELINE P. & LHÉNAFF R., *Géographie physique. Aspects et dynamiques du géosystème terrestre.*

JUTEAU T. & MAURY R., *La croûte océanique. Pétrologie et dynamiques endogènes.*

MARSHAK S., *Terre, portrait d'une planète*, 2^e éd.

MERZERAUD G., *Sédimentologie.*

MERZERAUD G., *Stratigraphie séquentielle*, 2^e éd.

MEUNIER A., *Les argiles par la pratique. Cristallochimie, minéralogie, géologie.*

SCHNEIDER J.-L., *Les traumatismes de la Terre. Géologie des phénomènes naturels extrêmes.*

VAN VLIET-LANOË B., *Cryosphère. Histoire et environnements de notre ère glaciaire.*

VAN VLIET-LANOË B., *Les environnements froids. Glaciaire et périglaciaire.*

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine
de spécialisation, consultez notre site web :

www.deboecksuperieur.com

En couverture :

Ammonite fossile à Torcal de Antequera, Malaga, Espagne. © Adobe Stock/Elroce.

Schéma d'un nautilite. © Getty Images.

Relecture : Jean-Louis Liennard

Maquette de couverture : Primo&Primo

Maquette intérieure et mise en page : Jean-Louis Liennard/GraphieProd

Couverture : SCM, Toulouse

Dépôt légal :

Bibliothèque royale de Belgique : 2023/13647/076

Bibliothèque nationale, Paris : juin 2023

ISBN : 978-2-8073-4836-3

Tous droits réservés pour tous pays.

*Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie)
partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données
ou de le communiquer au public, sous quelque forme ou de quelque manière que ce soit.*

© De Boeck Supérieur SA, 2023 - Rue du Bosquet 7, B-1348 Louvain-la-Neuve

De Boeck Supérieur - 5 allée de la 2^e DB, 75015 Paris

Table des matières

Avant-propos	VII
Introduction	1

1

Les méthodes de la paléontologie

1 Les fouilles paléontologiques et la découverte des fossiles	3	3.2 La datation absolue – 83
Bilan Les fouilles paléontologiques et la découverte des fossiles – 6		3.2.1 Les méthodes radiochronologiques – 83
2 L'identification des fossiles	6	3.2.2 Les méthodes indirectes et la calibration de l'échelle biostratigraphique – 85
2.1 La préparation des échantillons et les méthodes d'analyse morphologique – 6		Bilan La datation des gisements fossilifères – 86
2.2 Les modalités de fossilisation – 9		4 Reconstitution des paléoenvironnements et des paléocosystèmes à partir de l'étude des fossiles
2.2.1 De la biocénose au registre fossile – 9		87
2.2.2 Les processus de fossilisation – 11		4.1 La reconstitution du biotope – 87
E1.1 LES LAGERSTÄTTEN, DES FENÊTRES OUVERTES SUR LA BIODIVERSITÉ PASSÉE – 14		4.1.1 Principe de reconstitution du biotope – 87
2.3 L'identification des espèces fossiles et leur intérêt – 16		4.1.2 Paramètres paléoenvironnementaux pouvant être reconstitués à partir de l'étude des fossiles – 89
E1.2 LES MÉTHODES ISOTOPIQUES ET MOLÉCULAIRES D'IDENTIFICATION DES FOSSILES – 16		E1.6 LE $\delta^{18}\text{O}$ DES CARBONATES, UN INDICATEUR PALÉOENVIRONNEMENTAL – 93
2.3.1 Les stromatolithes – 17		4.1.3 Limites de la reconstitution du biotope – 101
2.3.2 Les Spongiaires – 21		E1.7 COMMENT DIFFÉRENCIER UNE PALÉOBIOCÉNOSE D'UNE TAPHOCÉNOSE ? – 102
2.3.3 Les Cnidaires (essentiellement représentés par les coraux dans le registre fossile) – 24		4.2 La reconstitution de la biocénose – 102
2.3.4 Les Mollusques – 31		4.2.1 Principe de la reconstitution de la biocénose – 102
E1.3 LA FORMATION DES LIGNES DE SUTURE – 35		4.2.2 Limites de la reconstitution de la biocénose – 103
E1.4 L'ORIENTATION D'UNE COQUILLE DE LAMELLIBRANCHE – 43		4.3 Paléoécologie et reconstitution des relations entre organismes ou entre les organismes et leur milieu – 103
2.3.5 Les Brachiopodes – 47		4.4 Intérêt des reconstitutions paléoenvironnementales – 108
2.3.6 Les Échinodermes – 50		E1.8 LA CROISSANCE DES ORGANISMES, UN « CHRONOMÈTRE FOSSILE » – 109
2.3.7 Les Arthropodes – 56		Bilan Reconstitution des paléoenvironnements et des paléocosystèmes à partir de l'étude des fossiles – 110
2.3.8 Les Vertébrés – 59		5 Répartition spatiale des espèces fossiles et paléobiogéographie
2.3.9 Les fossiles de la Lignée verte – 64		110
E1.5 LES DENDRITES DE MANGANÈSE NE SONT PAS DES VÉGÉTAUX FOSSILES ! – 68		5.1 Objectifs de la paléobiogéographie – 110
2.3.10 Les « protistes » – 69		5.2 Effet de la mise en place de barrières géographiques sur le registre fossile – 111
Bilan De la préservation des organismes à l'identification des fossiles – 74		5.3 Effet de la disparition de barrières géographiques sur le registre fossile – 112
3 La datation des gisements fossilifères	76	5.4 Les fossiles, des outils pour reconstituer la paléogéographie et pour comprendre l'évolution – 112
3.1 La datation relative – 76		Bilan Répartition spatiale des espèces fossiles et paléobiogéographie – 112
3.1.1 La datation relative des différentes parties d'un même gisement – 76		
3.1.2 La corrélation et la datation relative de gisements distincts – 79		

6 Retracer l'Histoire de la vie et comprendre les moteurs de son évolution 113

- 6.1 Retracer la chronologie de l'évolution biologique – 113
 - 6.1.1 La répartition stratigraphique des fossiles donne une dimension temporelle à l'évolution – 113
 - 6.1.2 La phylogénie permet de reconstituer l'histoire évolutive des groupes d'organismes – 113
- 6.2 Les fossiles permettent de proposer des scénarios évolutifs – 121
 - 6.2.1 L'apparition du vol chez les oiseaux – 121
 - 6.2.2 Le retour des Cétacés au milieu aquatique – 121
- 6.3 Le registre fossile montre que l'évolution est sous l'influence des liens entre biosphère et géosphère – 121

- 6.4 Les mécanismes de l'évolution biologique – 121
 - 6.4.1 La formation d'une diversité génétique – 121
 - 6.4.2 Un tri de la diversité par la sélection naturelle – 124
 - 6.4.3 La dérive génétique et le rôle du hasard – 125
 - 6.4.4 La spéciation ou apparition de nouvelles espèces – 125
 - 6.4.5 Remarques sur notre vision de l'évolution – 126

Bilan Retracer l'Histoire de la vie et comprendre les moteurs de son évolution – 126

Conclusion 126

Exercices 127

2

L'origine de la vie

1 Introduction. 129

E2.1 QU'EST-CE QUE LA VIE ? – 129

2 La délicate datation de l'apparition de la vie. . . 130

- 2.1 Les stromatolithes, premières traces de vie ? – 130
- 2.2 Des microfossiles, premières traces de vie ? – 131
- 2.3 Une signature isotopique de la vie ? – 132
- 2.4 L'apparition de la vie, un processus daté indirectement – 132

3 Les conditions environnementales de la Terre primitive : un contexte pour l'apparition de la vie. 133

- 3.1 L'atmosphère de la Terre primitive – 133
- E2.2 COMMENT CONNAÎTRE LA COMPOSITION DE L'ATMOSPHÈRE PRIMITIVE ? – 133
- 3.2 Les caractéristiques de l'hydrosphère de la Terre primitive – 134
- 3.3 Les caractéristiques de la géosphère primitive – 134

4 Les éléments nécessaires à l'émergence de la vie. 134

- 4.1 Les éléments chimiques et molécules indispensables à la vie – 134
- 4.2 La présence d'un solvant : l'eau liquide – 134
- 4.3 L'existence d'une énergie d'activation – 136
- 4.4 L'existence de conditions réductrices – 137
- 4.5 Les étapes de la chimie prébiotique – 137

5 La formation des briques élémentaires par la chimie prébiotique 137

- 5.1 Une formation des briques élémentaires possible dans l'atmosphère – 137
 - 5.1.1 L'expérience de Miller-Urey – 137
 - 5.1.2 Les limites de l'expérience de Miller – 138

5.1.3 Des réactions de Miller possibles dans d'autres atmosphères du système solaire ? – 138

5.2 Une formation des briques élémentaires possible dans l'océan – 138

5.3 Une formation des briques élémentaires possible dans l'espace interstellaire – 138

5.3.1 Le scénario de formation des molécules organiques dans l'espace – 139

5.3.2 Comment ces briques d'origine extraterrestre peuvent-elles parvenir intactes sur Terre ? – 139

5.4 La préservation des briques élémentaires et la formation de la soupe prébiotique – 140

E2.3 L'ORIGINE DE L'HOMOCHIRALITÉ DES MOLÉCULES ORGANIQUES – 140

6 La polymérisation des briques élémentaires et la formation des macromolécules 141

- 6.1 Le problème de la dilution des réactifs – 141
- 6.2 Les surfaces minérales et l'adsorption des réactifs – 141
- 6.3 Les changements d'état de l'eau et la concentration des réactifs – 142
- 6.4 Le problème de l'ordre de polymérisation – 142

7 L'assemblage des macromolécules et la naissance des protocellules. 142

- 7.1 Apparition du métabolisme et du patrimoine génétique – 142
 - 7.1.1 L'hypothèse du monde à ARN – 142
 - 7.1.2 Les premières sources d'énergie du métabolisme primitif – 143
- 7.2 Apparition d'une membrane plasmique – 143
- 7.3 Les débuts de l'évolution – 144

8 La théorie de la panspermie. 145

Bilan L'origine de la vie – 145

Exercice 146

3

L'évolution de la biosphère**1 L'évolution de la vie au Précambrien 147**

- 1.1 Un monde dominé par les Procaryotes – 147
- 1.2 La Grande Oxydation et ses conséquences – 147
 - 1.2.1 Les arguments géologiques mettant en évidence la Grande Oxydation – 147
 - 1.2.2 Le développement des cyanobactéries à l'origine de cet événement ? – 149
 - 1.2.3 Les conséquences de cet événement majeur – 150
- 1.3 L'apparition de la multicellularité – 150
- E3.1 **UN LIEN ENTRE TAILLE DES ORGANISMES ET TENEUR EN DIOXYGÈNE ? – 152**
- 1.4 L'émergence des Eucaryotes – 153
 - 1.4.1 Les plus anciens Eucaryotes – 153
 - 1.4.2 L'origine endosymbiotique des plastes – 153
- 1.5 L'apparition de la sexualité – 153
- 1.6 Le développement des premiers Métazoaires – 153

2 L'explosion cambrienne: Big Bang de la vie? . . 155

- 2.1 Les caractéristiques de l'explosion cambrienne – 155
 - 2.1.1 La définition de l'explosion cambrienne d'après le registre fossile – 155
 - 2.1.2 La disparité des organismes du Cambrien – 155
 - 2.1.3 Une radiation accompagnée par l'apparition des tissus minéralisés – 157
 - 2.1.4 Quelques nuances sur le concept d'explosion cambrienne – 158
 - 2.1.5 Un changement de structure des écosystèmes – 159
- 2.2 Discussion des causes de la radiation néoprotozoïque-cambrienne – 160

3 Les « conquêtes » des continents. 160

- 3.1 Les caractéristiques du milieu continental – 160
- 3.2 La conquête des continents par les Procaryotes – 161
- 3.3 La conquête des continents par les végétaux (Embryophytes) – 161
 - 3.3.1 Mise en évidence des premiers végétaux continentaux – 161
 - 3.3.2 Une conquête progressive par les Embryophytes – 163
 - 3.3.3 Les conséquences du développement des Embryophytes sur les continents – 163
- E3.2 **LA FORÊT CARBONIFÈRE ET LES CONSÉQUENCES DE SON DÉVELOPPEMENT – 165**
- 3.4 La conquête des continents par les Métazoaires – 167
 - 3.4.1 De multiples conquêtes des continents – 167
 - 3.4.2 Les adaptations des Métazoaires au milieu continental – 169
- 3.5 La conquête du milieu aérien – 169

4 L'évolution de la biodiversité et les extinctions de masse. 170

- 4.1 Mise en évidence de cinq grandes extinctions de masse ou crises de biodiversité – 170
 - 4.1.1 Une première définition des crises de la biodiversité – 170

4.1.2 Les biais de quantification de la diversité passée – 172

4.1.3 Vers une définition consensuelle des grandes crises biologiques – 176

4.2 Les causes des variations de la biodiversité aux grandes échelles de temps – 176

4.3 Discussion des causes des crises biologiques – 178

4.3.1 La crise fini-ordovicienne – 178

4.3.2 La crise fini-dévonienne – 179

4.3.3 La crise Permien-Trias – 180

4.3.4 La crise Trias-Jurassique – 185

4.3.5 La crise Crétacé-Paléocène – 185

E3.3 **LA MÉTÉORITE DE CHICXULUB PEUT-ELLE ÊTRE LA CAUSE DES TRAPPS DU DECCAN ? – 191**

4.3.6 Les enseignements relatifs aux causes et aux groupes touchés lors de ces grandes crises – 192

4.4 La phase de récupération et de radiation postérieure à la crise – 194

4.5 Le déclin actuel de la biodiversité, une 6^e grande crise en cours ? – 195

Bilan **L'évolution de la biosphère – 197**

5 L'évolution des Hominidés 199

- 5.1 La radiation des Primates au Cénozoïque et l'émergence des Hominines – 199
 - 5.1.1 L'origine des groupes de Primates dans le contexte de radiation des Mammifères – 199
 - 5.1.2 L'émergence et la radiation des Hominoïdes – 201
 - 5.1.3 La séparation du groupe des Hominines de celui des Panines – 203
- E3.4 **TOUMAÏ EST-IL LE PREMIER HOMININE ? – 203**
 - 5.1.4 L'émergence des Hominines et l'apparition de la bipédie – 204
- 5.2 Un buissonnement d'espèces d'Hominines – 206
 - 5.2.1 La formation et la datation des gisements d'Hominines – 206
- E3.5 **LE RIFT EST-AFRICAÏN EST-IL LE BERCEAU DE L'HUMANITÉ ? – 208**
 - 5.2.2 Quelques groupes du « buisson » des Hominines – 209
- E3.6 **LUCY OU TOUMAÏ SONT-ILS NOS ANCÊTRES ? – 214**
 - 5.2.3 La bipédie des premiers Hominines – 214
 - 5.2.4 La reconstitution du régime alimentaire des Hominines – 215
 - 5.2.5 Discussion des causes de succession des différents groupes et de l'émergence du genre Homo – 216
- 5.3 Le genre Homo et la sortie d'Afrique – 217
 - 5.3.1 Homo erectus et la première sortie d'Afrique – 217
 - 5.3.2 Les premiers hommes hors d'Afrique – 217
 - 5.3.3 Les Dénisoviens et les Néandertaliens – 218
- E3.7 **LA DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DU GENRE HOMO ET LE PROBLÈME DE LA DÉFINITION DES ESPÈCES FOSSILES – 219**

E3.8	L'APPORT DE LA BIOLOGIE MOLÉCULAIRE À LA PALÉONTOLOGIE – 220	
5.3.4	Homo sapiens, <i>l'Homme moderne</i> – 221	
E3.9	HOMO SAPIENS A-T-IL FRÔLÉ L'EXTINCTION LORS DE LA SUPER-ÉRUPTION DU VOLCAN TOBA? – 224	
E3.10	LE STATUT DE L'HOMME DE NÉANDERTAL : ESPÈCE OU SOUS-ESPÈCE? – 226	
5.4	Les tendances évolutives des Hominines au cours du temps et les caractéristiques du genre <i>Homo</i> – 228	
5.4.1	<i>La bipédie permanente et exclusive et les adaptations associées sur le squelette</i> – 228	
5.4.2	<i>L'augmentation de la taille du cerveau et la réduction de la face</i> – 229	
5.4.3	<i>L'utilisation d'outils et la culture</i> – 233	
5.4.4	<i>Le langage articulé</i> – 234	
5.4.5	<i>Éléments de conclusion</i> – 235	
Bilan	L'évolution des Hominidés – 236	
E3.11	NOTRE VISION BIAISÉE DES TEMPS GÉOLOGIQUES – 236	
Exercices		237
Solutions des exercices		238
Bibliographie		243
Index		247

+ de compléments en ligne

Des exercices supplémentaires intégralement corrigés et une bibliographie complémentaire sont également accessibles par flashcodes :

- chapitre 1 lien page 128
- chapitre 3 lien page 237
- bibliographie lien page 246

Avant-propos

La fabuleuse histoire de la vie

D'où venons-nous ? À quoi ressemblaient les organismes du passé ? Quels sont les mécanismes à l'origine de leur évolution ? Quel était le visage de notre planète il y a des millions d'années ? Quels liens existe-t-il entre l'évolution de la vie et celle de notre planète ? Quelle est l'origine de notre espèce ? Nous avons tous déjà rêvé de « remonter le temps » et de pouvoir « visiter » différentes périodes du passé. Ce voyage dans le temps reste encore un rêve mais de nombreuses disciplines scientifiques (paléontologie, géologie, biologie) proposent déjà des éléments de réponses à ces questions fascinantes et permettent des reconstitutions étayées du passé.

Les progrès de ces dernières décennies permettent aujourd'hui d'esquisser un scénario de plus en plus complet de l'histoire de la vie : saviez-vous qu'il est maintenant possible de dresser le portrait-robot de certains fossiles à partir de l'ADN retrouvé dans quelques fragments d'os ? Que l'Homme de Néandertal nous a légué un « gène » impliqué dans les formes graves de Covid-19 ? Que la vie a changé la couleur du ciel ? Que l'analyse de dents fossiles nous permet de connaître le régime alimentaire d'un animal vieux de plusieurs millions d'années et le climat dans lequel il a vécu ?

Cet ouvrage se propose de répondre à ces questions (et à bien d'autres encore) en abordant à la fois les méthodes qui permettent d'obtenir ces résultats et les connaissances qu'ils permettent d'établir. Nous parcourrons ainsi près de 4 milliards d'années d'histoire pour tenter de reconstituer le scénario de l'évolution du vivant !

Toutefois, ce qui différencie un mythe ou une légende d'un récit scientifique est la construction du savoir par une méthodologie rigoureuse qui s'appuie sur des observations et des arguments. Nous essaierons donc au maximum de préciser les faits sur lesquels reposent les scénarios que nous esquisserons. Il faudra néanmoins garder à l'esprit que ces reconstitutions, bien que cohérentes avec les observations dont on dispose actuellement, n'ont rien d'absolu et de définitif. Aussi, nous tenterons au maximum de distinguer les faits et leur interprétation. Tout ceci impliquera beaucoup d'humilité par rapport à ce que nous savons ou croyons savoir...

Quentin Boesch

À mes parents qui ont éveillé ma curiosité et m'ont appris à m'émerveiller de la beauté et de la complexité de la nature. À mes collègues et en particulier à Philippe Düringer qui a partagé sans limite sa passion et qui m'a associé à tant d'aventures et de découvertes sur le terrain !

L'auteur

• Agrégé en Sciences de la Vie, Sciences de la Terre et de l'Univers, **Quentin Boesch** est PRAG en Sciences de la Terre à l'EOST (École et observatoire des sciences de la Terre, université de Strasbourg). Il y forme principalement les étudiants préparant les concours de l'enseignement et de futurs ingénieurs en géophysique. Il intervient pour la formation continue des enseignants déjà en poste et réalise également des conférences de vulgarisation à destination des élèves de l'école primaire, des collégiens, des lycéens et du grand public. Il participe à des missions de recherche en sédimentologie et en paléontologie et est enseignant invité dans une université étrangère.

Remerciements

Cet ouvrage a bénéficié de la relecture attentive et des conseils avisés de :

- Marine Hinderer-Boesch, professeur agrégée, lycée Jean-Monet, Strasbourg ;
- François Labolle, PRAG en Sciences de la Vie, université de Strasbourg ;
- Anne-Marie Bacon, paléontologue, chargée de recherche au CNRS, université de Paris ;
- Jean-Yves Daniel, astrophysicien ;
- Alain Riazuelo, astrophysicien, chargé de recherche au CNRS, Institut d'astrophysique de Paris ;
- Fabrice Demeter, paléoanthropologue, Assistant Professor, Lundbeck Foundation GeoGenetics Centre, Copenhague ;
- Armelle Baldeyrou-Bailly, PRAG en Sciences de la Terre, université de Strasbourg ;
- Jean-Renaud Boisserie, directeur de recherche CNRS, Laboratoire Paléontologie Évolution Paléoécosystèmes Paléoprimatologie, université de Poitiers.

Pour l'ensemble de l'ouvrage, mes remerciements vont également à Philippe Düringer, Kevin Janneau, Coralie Aichholzer, Pauline Harle, Jean-Luc Ponche, Jean-Claude Gall, Matthieu Schuster, Alain Luguët, Jean-Louis Liennard et aux étudiants qui, par leurs retours constructifs, m'ont appris mon métier.

Introduction

L'objectif principal de cet ouvrage ainsi que de la paléontologie est de **retracer l'Histoire de la vie** et de comprendre les mécanismes à l'origine de son évolution. Cette histoire n'est cependant pas immédiatement écrite dans les livres. Elle est **cachée dans les archives** de l'histoire de notre planète que sont les roches. Pour retracer cette histoire, nous allons donc devoir débiter notre enquête sur le terrain pour y **trouver des indices** et notamment des **fossiles**. Nous devrons ensuite les **identifier**, les «**faire parler**» et écouter l'histoire qu'ils ont à nous raconter. Pour cela, nous tenterons de reconstituer leur morphologie, l'environnement dans lequel ils vivaient, leurs interactions avec l'environnement et avec les autres êtres vivants du milieu. Cette interprétation pourra se faire à l'aide du **principe d'actualisme** qui considère que les archives géologiques se sont formées en réponse à des processus similaires aux processus actuels. L'observation de la nature actuelle sera notre clé pour décoder les messages cryptés dans les roches et pour «faire parler» les fossiles : **le présent sera la clé du passé**. Cela nous permettra de reconstituer les paysages disparus et d'obtenir en quelque sorte une petite pièce d'un immense «puzzle géologique». Cette petite pièce nous donnera un aperçu des êtres vivants et du milieu qui existaient à une période donnée, dans une région précise de notre planète. En répétant cette opération sur de nombreux sites géologiques, nous obtiendrons de multiples pièces qui, en s'assemblant, esquisseront un puzzle plus grand et une image du passé à un instant donné.

Cependant, le puzzle de l'évolution est un puzzle en trois dimensions car il intègre l'**évolution** temporelle des organismes et de leur environnement. Pour ordonner ces pièces et raconter une histoire qui a du sens, avec un découpage clair en chapitres et en paragraphes, il faudra **dater** les sites de façon relative de manière à savoir lesquels sont les plus jeunes et lesquels sont les plus vieux. La datation absolue permettra de connaître leur âge chiffré en millions d'années. Si deux pièces du puzzle ont le même âge, il sera possible de reconstituer la répartition des espèces et des milieux dans l'espace et d'obtenir un «puzzle en deux dimensions». L'analyse de sites d'âge différent nous permettra ensuite de retracer l'évolution des espèces et des milieux au cours du temps et ainsi d'obtenir un «puzzle en trois dimensions». Nous pourrions ainsi tenter de «voyager dans le temps», à la découverte du passé de notre planète et de notre histoire!

La démarche présentée ici est celle de l'ouvrage. L'objectif du chapitre 1 sera d'expliquer comment reconstituer cet immense puzzle de l'évolution. Aux chapitres 2 et 3, nous décrirons le puzzle obtenu et nous verrons ce qu'il peut nous enseigner sur la fabuleuse Histoire de la vie.

Guide de lecture

Afin de hiérarchiser les informations, des encarts ont été réalisés. Ces encarts apportent des précisions qui ne sont pas forcément indispensables à la compréhension du contenu des parties. Le lecteur souhaitant des détails pourra s'y référer et celui souhaitant aller à l'essentiel pourra s'affranchir de leur lecture.

Cette partie sur l'Histoire de la vie nécessite de caler de nombreux événements dans le temps. Nous invitons donc le lecteur à se munir de l'échelle des temps géologiques (fig.0.1) pour se faire une idée de la succession des événements et de leur position dans le temps.

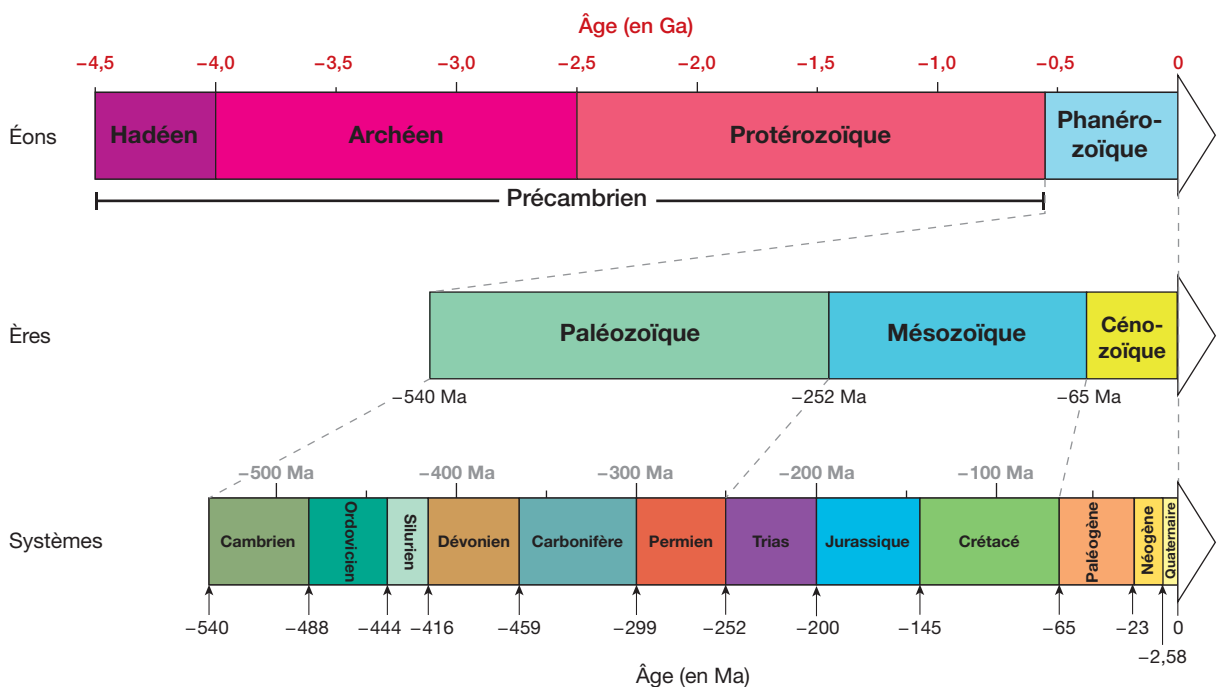


Figure 0.1. Échelle des temps géologiques. Ga: milliards d'années; Ma: millions d'années.

Crédit: Q. Boesch, d'après la Commission internationale de stratigraphie, 2022

Les méthodes de la paléontologie

1 Les fouilles paléontologiques et la découverte des fossiles

La paléontologie (du grec *paleo* « ancien », *ontos* « être » et *logos* « le discours, la science ») désigne l'**étude des êtres vivants du passé**. La première étape pour retracer cette histoire de la vie consiste à récolter les traces des êtres vivants du passé sur le terrain. Ces traces sont les **fossiles**, c'est-à-dire des **restes d'être vivants** qui ont été préservés à la faveur de conditions particulières ou de leur nature, résistante à l'altération et à la dégradation. Ces fossiles sont retrouvés uniquement dans les **roches sédimentaires** puisqu'elles se forment par dépôts successifs de sédiments à la surface de notre planète, au fond des lacs et des océans, dans les rivières et les déserts ou à l'avant des glaciers. Leur accumulation lente (de l'ordre de quelques millimètres en 1000 ans au fond des océans à près d'un mètre par an dans les deltas) forme des couches appelées **strates**. La lecture des différentes strates de roches sédimentaires permet d'identifier les grandes étapes de l'évolution de la vie, inscrite page après page ou strate après strate, à condition de savoir retrouver puis décrypter ces archives de l'histoire de notre planète.

La plupart des zones présentant des roches sédimentaires riches en fossiles ou **gisements fossilifères** sont trouvées par **hasard**. Dans certains cas, les paléontologues organisent des campagnes de prospection pour tenter de trouver de nouveaux gisements et donc de nouvelles pages de notre histoire (fig. 1.1 à 1.3). Cette prospection peut être guidée par des découvertes antérieures suggérant la présence d'un gisement fossilifère, par la nature ou la structure des roches d'une région (roches favorables à la fossilisation, présence de grottes dans lesquelles des restes de vertébrés ont pu s'accumuler) ou par la problématique scientifique du chercheur (si la tranche de temps à étudier correspond à l'âge des terrains présents ou si le groupe d'organismes à étudier est présent dans les roches du site).



Figure 1.1. Prospection de la jungle du Laos avec pour objectif de trouver des gisements karstiques.

Les gisements karstiques correspondent à des grottes formées par dissolution des calcaires, dans lesquelles ont pu s'accumuler des os de Vertébrés.

Photographie Q. Boesch



Figure 1.2. Prospection d'un aven débouchant sur une grotte dans la jungle du Laos avec pour objectif de trouver des os de Vertébrés.

Photographie Q. Boesch



Figure 1.3. Prospection d'une grotte du Laos à la recherche de gisement à os de Vertébrés du Quaternaire.

Photographie Q. Boesch

Lorsqu'un site potentiel est repéré, la première étape consiste généralement à réaliser un **sondage** pour détecter les niveaux les plus fossilifères (fig. 1.4). Si cette étape porte ses fruits, la fouille est élargie et une **fouille minutieuse** démarre. Les différents niveaux de sédiments ou de roche sont généralement décapés un par un et leur contenu est minutieusement analysé. Lorsque les sédiments sont encore meubles, ils sont **tamisés** pour éviter de passer à côté de certains fossiles. Lorsqu'il s'agit de roches sédimentaires, les restes sont parfois piégés dans une gangue de roche rigide. Ces restes sont alors soit dégagés sur le site, soit rapportés au laboratoire pour y être analysés. La position des restes découverts est aussi soigneusement **repérée dans l'espace** à l'aide d'un carroyage et grâce à la réalisation de plans du site (fig. 1.5). Les fossiles retrouvés dans une même strate



Figure 1.4. Réalisation d'un sondage paléontologique dans les sédiments d'une grotte du Laos dans l'objectif de trouver des os de Vertébrés.

Photographie P. Düringer



Figure 1.5. Fouille minutieuse des sédiments d'une grotte.

Grotte de Tam Pà Ling, au Laos, ayant livré parmi les plus anciens fossiles d'*Homo sapiens* d'Asie du Sud-Est continentale. Les fils verticaux matérialisent un carroyage mobile afin de repérer la position des fossiles dans l'espace. Photographie Q. Boesch

ont théoriquement le même âge et permettent d'avoir une idée des hétérogénéités spatiales de l'environnement à un instant donné. La position de l'objet dans les différentes strates superposées permet d'avoir accès à leur âge relatif (les dépôts les plus jeunes étant généralement au-dessus des plus anciens). Il est donc essentiel pour chaque site d'établir l'ordre de dépôts des strates. C'est l'objet d'une discipline appelée **stratigraphie**.

L'engouement pour les fossiles a conduit, trop souvent, à délaisser le sédiment ou la roche dans laquelle ils sont enfouis, alors que celle-ci est riche en informations. La fouille n'est pas une «chasse au trésor» mais un travail d'enquête! En effet, cet encaissant peut apporter de nombreuses informations. Il est parfois plus facile de **dater le sédiment** ou la roche fossilifère que le fossile isolé (voir aussi §3 de ce chapitre et §5.2.1 du chapitre 3). Son étude est souvent indispensable à la datation des fossiles qu'il renferme. Par ailleurs, le sédiment contient fréquemment des microfossiles (plancton marin, grains de pollen...) qui peuvent aider à reconstituer l'**environnement de dépôt** ou **paléoenvironnement**, c'est-à-dire le milieu dans lequel vivaient les espèces du passé. Les sédiments des gisements à Vertébrés sont parfois prélevés pour en extraire des pollens anciens et ainsi reconstituer la végétation et le climat dans lequel évoluaient les vertébrés fossiles (fig. 1.6). La chimie du sédiment ou ses propriétés physiques permettent aussi d'avoir accès à une image plus complète du paléoenvironnement (température, pluviométrie, oxygénation du milieu, profondeur de la tranche d'eau; fig. 1.7, voir aussi §4).

Lors de la fouille, il est également important de comprendre les processus de formation du gisement (objet d'étude de la **taphonomie**). Certains fossiles peuvent en effet avoir été rapportés sur le site naturellement (par des crues, des tempêtes, des courants marins, des organismes charognards...), ce qui peut biaiser la reconstitution de l'environnement de dépôt étant donné que l'être vivant n'a pas fossilisé là où il a vécu. On trouve par exemple des gisements qui contiennent à la fois des organismes marins et terrestres! Pour savoir si l'environnement était émergé ou non, il faut alors tenter de distinguer les organismes **autochtones** (fossiles ayant vécu dans le milieu) des organismes **allochtones** (fossiles provenant d'organismes ayant vécu ailleurs, puis ayant été rapportés dans le milieu où ils ont fossilisé). L'étude du gisement dans son ensemble, et pas uniquement des fossiles isolés, est indispensable pour cela.

Figure 1.7. Analyse de la susceptibilité magnétique d'un remplissage de grotte.

Cette méthode vise à mesurer la capacité des matériaux à s'aimanter. Elle peut fournir des informations sur le paléoclimat qui régnait au moment de la formation des sédiments. Un climat plus humide se traduit en général par une augmentation de la susceptibilité magnétique et inversement. Grotte de Pac Day, Vietnam.

Photographie Q. Boesch



Figure 1.6. Prélèvement de sédiments d'un gisement à Vertébrés pour une analyse palynologique (analyse des pollens).

Grotte de Tam Pà Ling, Laos. Les échantillons de sédiments prélevés tous les 5 cm seront analysés pour en extraire les pollens. Cette analyse permettra de déterminer l'évolution des espèces végétales qui existaient autour de la grotte au cours du temps.

Photographie P. Düringer



Bilan

Les fouilles paléontologiques et la découverte des fossiles

Les **gisements fossilifères** correspondent à des strates de roches sédimentaires riches en fossiles. Ces gisements sont souvent découverts par **hasard**.

Les gisements sont étudiés minutieusement afin de pourvoir récolter un maximum d'informations dans le but de **comprendre le passé**. Il est nécessaire en particulier de pouvoir :

- dater les fossiles les uns par rapport aux autres au sein du site en établissant une **stratigraphie** détaillée ;
- dater **l'ensemble du site** en prélevant des fossiles ou des sédiments utiles à la datation en laboratoire ;
- comprendre **l'origine du gisement** par l'étude de la **taphonomie** ;
- reconstituer **l'environnement de dépôt**.

Après avoir découvert ces fossiles, comment peut-on les identifier et quelles sont les informations qu'ils peuvent nous livrer sur le passé ?

2 L'identification des fossiles

2.1 LA PRÉPARATION DES ÉCHANTILLONS ET LES MÉTHODES D'ANALYSE MORPHOLOGIQUE

Les restes prélevés sur le terrain peuvent être analysés en laboratoire. Ils nécessitent en général une préparation.

Les restes macroscopiques peuvent être dégagés de la roche dans laquelle ils sont inclus, appelée **gangue**. Ce dégagement peut se faire **mécaniquement** à la fraise ou par des cycles de gel-dégel qui font éclater la roche imbibée d'eau, généralement là où le fossile se trouve, car ce dernier crée une faiblesse mécanique dans la roche. Les fossiles peuvent aussi être dégagés **chimiquement par attaque acide**. Les organismes siliceux (contenant des parties en silice, SiO_2) comme les éponges siliceuses, les diatomées, ou les radiolaires ainsi que les organismes silicifiés secondairement lors de la fossilisation (bois, coquilles, test d'oursins) peuvent être facilement extraits de leur gangue calcaire en les plongeant dans un bain d'acide chlorhydrique (fig. 1.8). Celui-ci dissout le calcaire mais pas la partie siliceuse, qui se retrouve ainsi dégagée. Les dents de vertébrés sont elles aussi très souvent emprisonnées dans une gangue calcaire. Celle-ci peut être dissoute en plongeant l'échantillon dans de l'acide acétique ou de l'acide formique très dilué, ce qui dissout la gangue sans trop abîmer les fossiles. Les fossiles calcaires inclus dans une gangue argileuse ou marneuse peuvent être extraits en les plongeant dans une base forte comme la potasse caustique (hydroxyde de potassium, KOH). En modifiant les liaisons électrostatiques entre les feuillets argileux, ce composé permet de dissocier ces feuillets minéraux et de libérer le fossile.



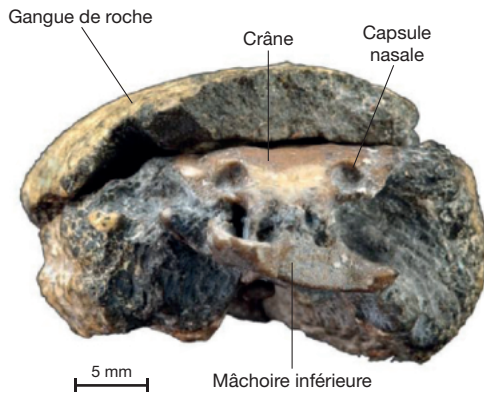
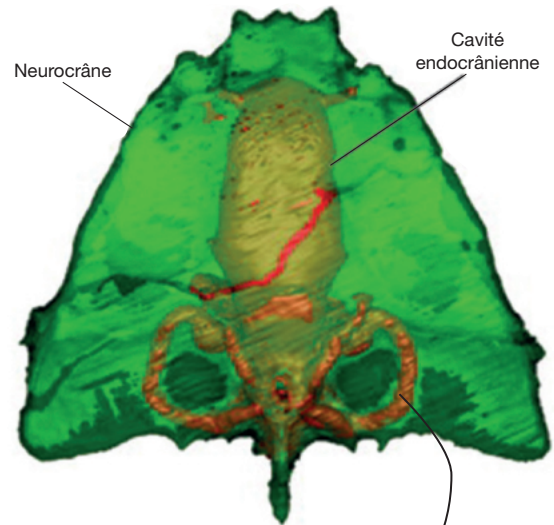
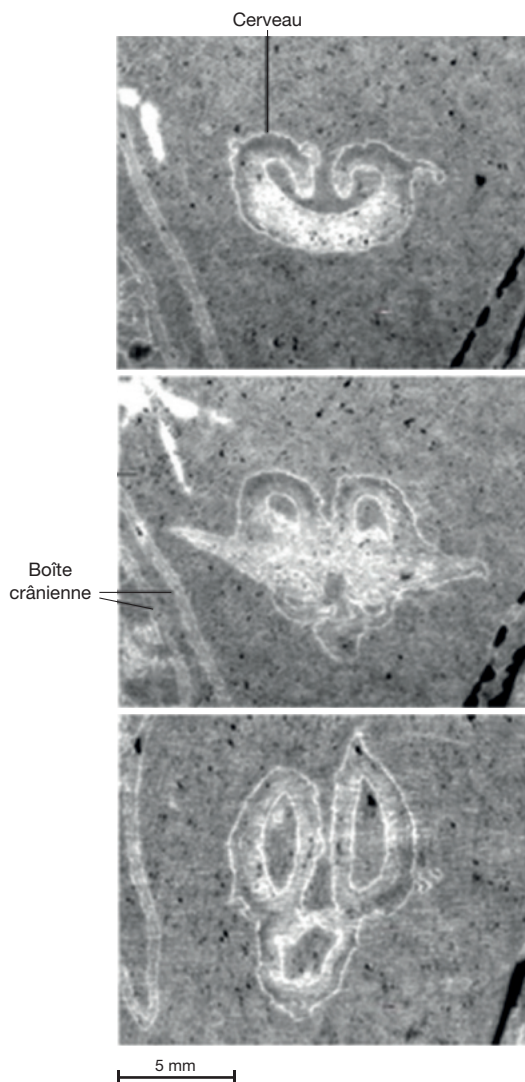
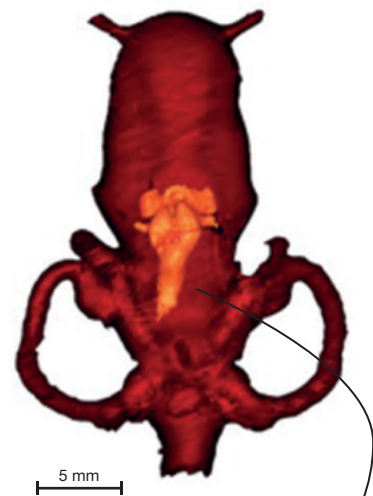
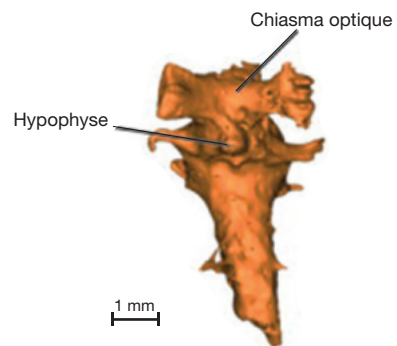
Figure 1.8. Fossiles silicifiés dégagés de leur gangue calcaire par attaque à l'acide chlorhydrique.

Jurassique, Oxfordien (~160 millions d'années environ), Jura alsacien.
Collection et photographie Q. Boesch

Lorsque les restes sont trop fragiles ou qu'il faut étudier leur constitution interne, il est possible de les observer au **scanner à rayons X** (comme lorsque l'on fait une radiographie médicale; fig. 1.9), ce qui révèle des détails d'une grande finesse, sans abîmer l'échantillon.

Figure 1.9 (ci-contre). Crâne d'un vertébré fossile analysé par microtomographie, révélant la morphologie de son cerveau exceptionnellement conservé.

Fossile de chondrichtyen (groupe des requins), du Carbonifère du Kansas, analysé par microtomographie aux rayons X et microtomographie synchrotron *in situ*, sans avoir été extrait de sa gangue. Son cerveau a été minéralisé par des phosphates d'origine bactérienne et ainsi conservé. La réalisation de plusieurs plans de coupes parallèles permet de reconstituer la géométrie en 3D de son crâne et de son cerveau.
Modifié, d'après Pradel et al., 2009

Échantillon récolté**Reconstitution de la boîte crânienne****Images de tomographie****Reconstitution de la cavité endocrânienne****Reconstitution du cerveau**

Les **microfossiles** désignent des restes d'organismes du passé trop petits pour être étudiés à l'œil nu, contrairement aux **macrofossiles**. Ils peuvent correspondre à des organismes entiers (diatomées, radiolaires...) ou à des parties ou fragments d'organismes plus gros (pollens). La limite entre macro- et microfossile est très floue mais on peut retenir un seuil d'environ 1 mm. Les **microfossiles minéraux** (foraminifères, radiolaires, diatomées, coccolithophoridés...) présents dans des sédiments encore meubles sont extraits par **tamissage**. L'utilisation de colonnes de tamisages avec différents maillages permet un tri optimal des microfossiles. Il est aussi possible de séparer les microfossiles des autres débris minéraux par **flottage** dans un liquide plus dense que les microfossiles mais moins dense que les débris de roche encaissante. Ils peuvent ensuite être étudiés à la **loupe binoculaire** ou au **microscope électronique à balayage** (MEB; voir fig. 1.97).

Les **microfossiles organiques** (spores, pollens...) extraits de la tourbe, de sédiments ou de roches sédimentaires sont en général trop « dilués » et nécessitent d'être concentrés par une succession d'attaques acide/base avant d'être ana-

lysés. L'échantillon de tourbe, de sédiment ou de roche est ainsi plongé dans la soude pour dissoudre en grande partie la matière organique, puis dans l'acide chlorhydrique pour dissoudre le calcaire, puis dans l'acide fluorhydrique, ce qui dissout la silice. Les seuls éléments résistants à ces attaques sont groupés sous le nom de *palynomorphes* et correspondent à des spores, des grains de pollens et à certains restes de planctons à test organique (kystes de dinoflagellés). Ainsi concentrés, ils sont plus facilement étudiables soit par **microscopie optique** soit par microscopie électronique à balayage. Tous ces microfossiles organiques sont l'objet d'étude de la **palynologie**.

Enfin, il est possible de réaliser des **lames minces** de roches pour étudier les fossiles qu'elles renferment. Pour cela, un petit bloc de roche (parallélépipède de $3 \times 2,5 \times 2$ cm), appelé *sucre*, est scié, puis poli sur une face. Cette face est collée sur une lame de verre. Le bloc de roche est ensuite poli jusqu'à une épaisseur de 30 μm . La lame mince ainsi obtenue peut être observée au **microscope optique** puisqu'elle laisse passer la lumière par transparence. La morphologie des fossiles peut être étudiée en coupe (fig. 1.10). L'utilisation de

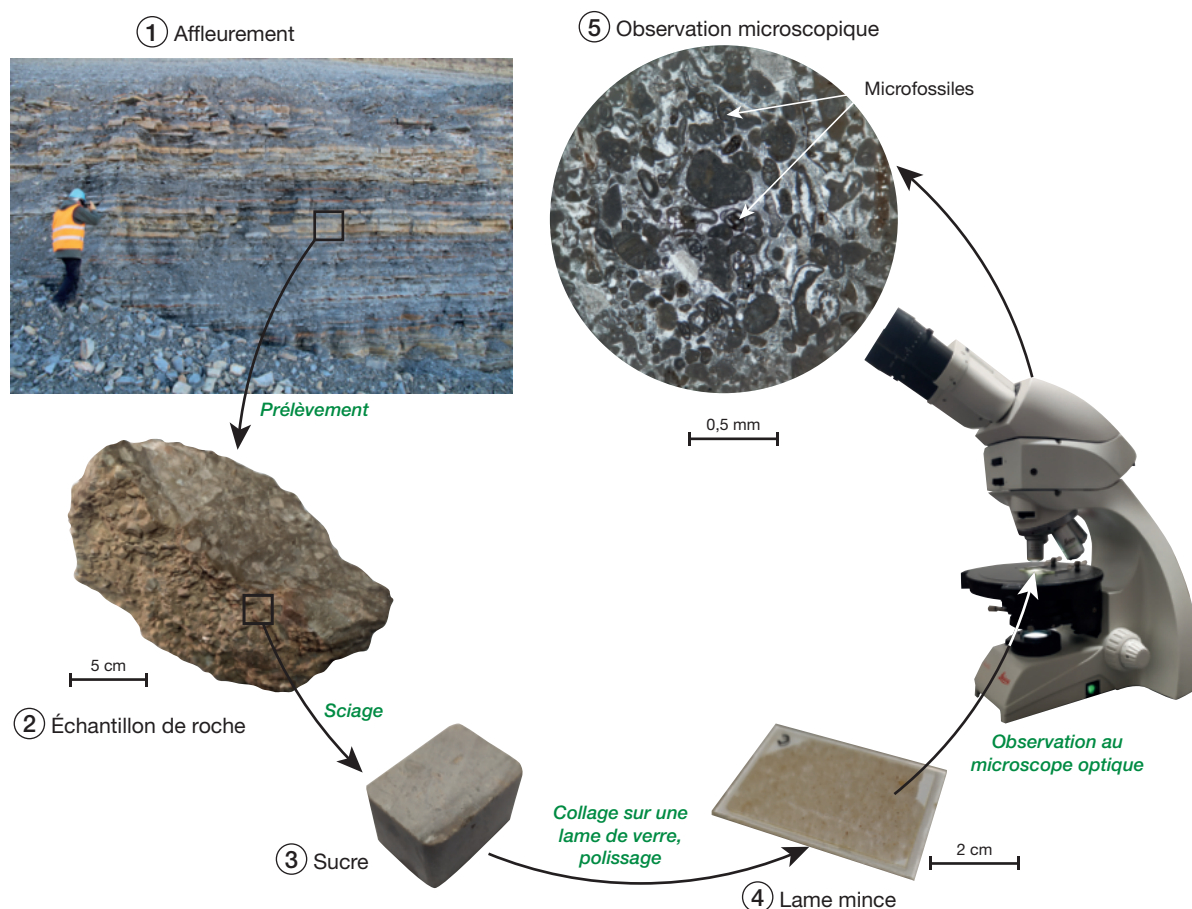


Figure 1.10. Étapes de fabrication d'une lame mince de roche.

Crédit : Q. Boesch

films polarisants placés sur le trajet de la lumière (polariseur et analyseur) permet d'obtenir une image de microscopie en «fausses couleurs» qui révèle la minéralogie de l'échantillon.

Les fossiles retrouvés sur le terrain et préparés par ces méthodes correspondent à des restes d'êtres vivants du passé. Comment expliquer leur fossilisation et leur conservation? Ces restes constituent-ils une image fiable du passé?

2.2 LES MODALITÉS DE FOSSILISATION

2.2.1 DE LA BIOCÉNOSE AU REGISTRE FOSSILE

La **biocénose** correspond à l'ensemble des organismes qui peuplent un milieu (fig. 1.11 et 1.12). Très peu de ces organismes ont une chance d'être découverts un jour par un paléontologue. Il existe donc un certain nombre de **biais** qui réduisent la quantité d'informations disponibles en raison de processus de **destruction biologiques et physico-chimiques**. Ces biais impliquent que la diversité des espèces fossiles découvertes n'est qu'un reflet altéré et amoindri de la diversité réelle des espèces qui peuplaient un milieu dans le passé.

En effet, après leur mort, les organismes d'un milieu peuvent s'accumuler et former une **thanatocénose** (ensemble des organismes morts qui s'accumulent dans un milieu; fig. 1.11 et 1.12). La thanatocénose peut voir sa composition modifiée par rapport à la biocénose pour différentes raisons :

- la décomposition des organismes **réduit la diversité** des espèces retrouvées dans la thanatocénose. Un grand nombre d'organismes de la biocénose se décomposent

totalement, en particulier ceux qui ne comportent que des parties molles (méduses, vers...). Ainsi, les bactéries, qui représentent pourtant une part importante de la diversité des êtres vivants (biodiversité), n'ont que très peu de chances de s'accumuler. Les organismes présentant des parties dures (squelette, coquille) ont un meilleur **potentiel de fossilisation**. Certains organismes à parties dures peuvent toutefois être consommés ou dispersés par les charognards ;

- il arrive que des organismes du milieu soient transportés dans un autre environnement, ce qui implique qu'ils ne pourront pas fossiliser sur place. Des organismes morts ayant vécu dans d'autres environnements (organismes allochtones ne faisant pas partie de la biocénose d'origine) peuvent aussi être apportés dans le milieu. Ce transport peut parfois s'accompagner d'une destruction des restes par abrasion.

Une fois recouverts de sédiments, certains organismes de la thanatocénose peuvent fossiliser et constituer la **taphocénose** (ensemble des organismes fossilisés dans un même milieu). Cependant, tous les organismes morts du milieu ne vont pas fossiliser. Les parties molles peuvent poursuivre leur dégradation et leurs parties dures peuvent être dissoutes par l'action de la circulation d'eau. Durant l'enfouissement, une partie des coquilles peut recristalliser grossièrement ou être déformée par compaction, ce qui génère une perte d'informations sur les organismes et les rend parfois méconnaissables. Certains fragments d'organismes peuvent tout de même fossiliser lorsque les conditions du milieu ou leur composition le permettent. La taphocénose est ainsi très **lacunaire** par rapport à la biocénose.

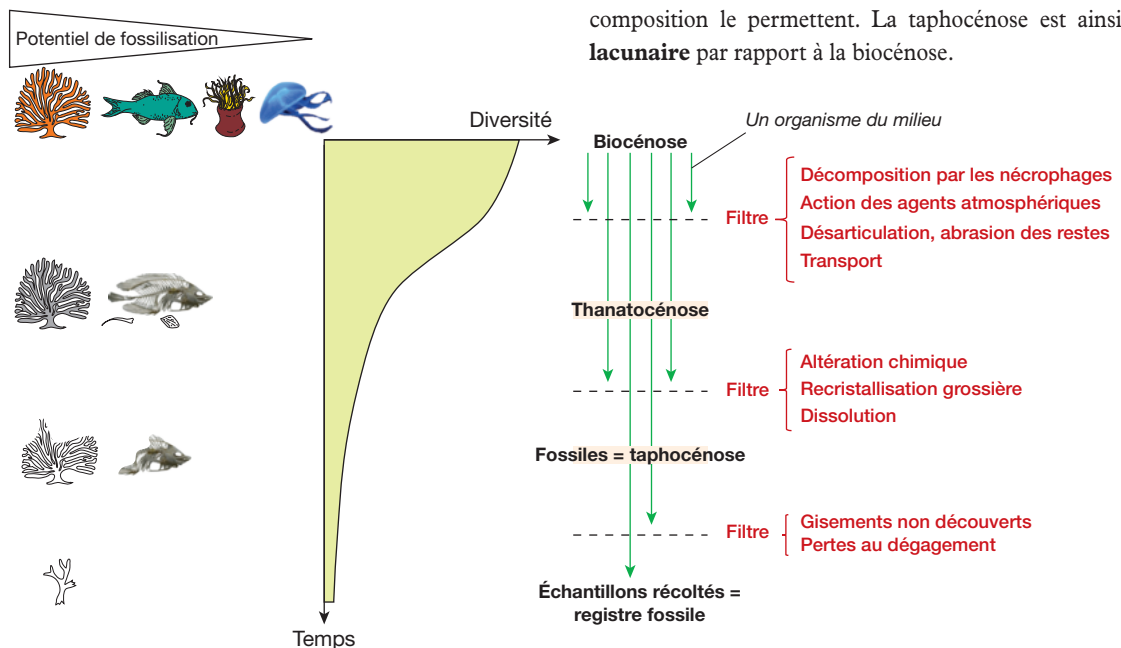


Figure 1.11. De la biocénose au registre fossile : une réduction de la biodiversité.

Chaque étape agit comme un «filtre» qui réduit la diversité.

Crédit : Q. Boesch

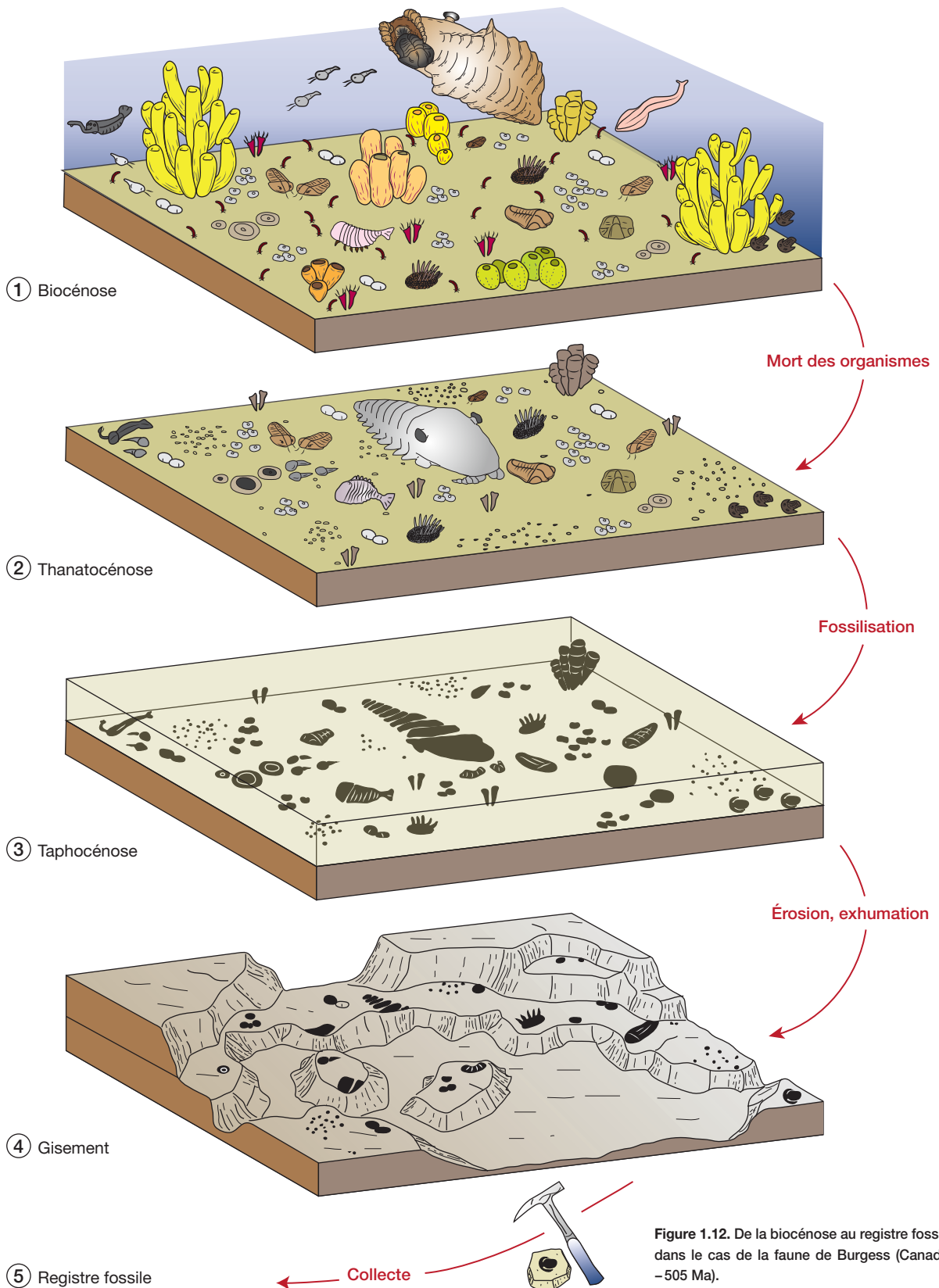


Figure 1.12. De la biocénose au registre fossile dans le cas de la faune de Burgess (Canada, -505 Ma).

Dessin Q. Boesch, d'après Tortosa, 2003, modifié

Pour comprendre l'ensemble de ces biais, on peut imaginer un récif de corail actuel et toute la biodiversité qui lui est associée (coraux, bédouilles, poissons, anémones de mer, étoiles de mer, limaces de mer, algues, vers, bactéries...). Après la mort des organismes, certains vont se décomposer, d'autres être transportés, et certains vont se désarticuler par l'action des vagues et des charognards. Les parties dures des coraux et des bédouilles ont plus de chance d'être fossilisées (fig. 1.11). Les étoiles de mer et les poissons ne seront probablement connus que par quelques pièces désarticulées qui ne permettront que difficilement d'identifier l'espèce d'origine. Les anémones, limaces de mer, algues, vers et bactéries ne seront probablement jamais archivées dans la taphocénose. **La destruction est la règle et la fossilisation l'exception !**

Après leur fossilisation, certaines roches sédimentaires peuvent être exhumées, c'est-à-dire retourner en surface, par le jeu de la tectonique et de l'érosion. En étant remises à l'affleurement, elles constituent un gisement accessible. La collecte d'échantillons permettra d'identifier certaines espèces et de constituer le **registre fossile** (ensemble des fossiles découverts). Tous ces fossiles, cachés dans les roches sédimentaires (taphocénose), ne sont cependant pas connus car certaines roches, restées en profondeur, sont inaccessibles. De plus, tous les gisements ne sont pas découverts et tous les échantillons ne sont pas retrouvés durant les fouilles, ce qui réduit le nombre d'espèces fossiles décrites par rapport à leur nombre réel (fig. 1.12). Ainsi, le **registre fossile** ne représente qu'une infime partie de la diversité passée ou **paléobiodiversité**.

L'ensemble de ces biais conduit à sous-estimer la paléobiodiversité. En effet, on a décrit dans la biosphère actuelle 1,5 million d'espèces et on estime que leur nombre total doit avoisiner les **5 millions**. Si la fossilisation était complète, on devrait compter plus d'espèces fossiles que d'espèces vivantes car la biosphère actuelle n'est qu'une étape de l'évolution, un instantané à l'échelle des temps géologiques. Pourtant, on ne connaît que **300 000 espèces fossiles**, soit 20 % du nombre d'espèces vivantes décrites et moins de 6 % du nombre probable, alors que ces archives couvrent 3,4 milliards d'années (Ga) d'évolution de la biosphère ! On estime donc que seul environ **0,01 à 0,1 % des espèces présentes à un moment donné a été fossilisé, découvert et décrit !**

Notre connaissance de la vie passée est donc très fragmentaire et imaginer l'évolution de la vie s'apparente un peu à reconstituer un film à partir de seulement quelques images floues ou déchirées. Il faut bien garder cela à l'esprit avant de tenter toute interprétation hâtive !

Pour éviter des reconstitutions douteuses, la **taphonomie** (du grec *taphos* « tombe » et *nomos* « la loi », soit la « science des lois de l'enfouissement ») étudie tous les processus biolo-

giques, physiques et chimiques qui interviennent entre la mort de l'organisme et son enfouissement définitif, voire jusqu'à la récolte du fossile. Elle permet de comprendre les processus de fossilisation, l'origine de la fossilisation différentielle en fonction de la nature des organismes et des conditions physico-chimiques du milieu de sédimentation. En comprenant ainsi l'origine du gisement, le paléontologue évitera au maximum les **erreurs de reconstitution de l'histoire passée** et en particulier de l'environnement qui existait jadis sur le site (**biotope** et **biocénose**, c'est-à-dire le milieu et les organismes qui le peuplaient).

Attention !

Même si les fossiles semblent nombreux dans certains gisements, ils ne représentent qu'une faible partie des organismes qui existait sur ce site dans le passé et ils n'étaient pas tous exactement contemporains. Le fait d'en trouver beaucoup reflète surtout le temps long, d'échelle géologique, durant lequel ils ont pu s'accumuler ou des processus de concentration des individus morts par les courants !

2.2.2 LES PROCESSUS DE FOSSILISATION

Dans certains cas, il est possible de retrouver des restes d'organismes d'un milieu car ils ont fossilisé. La fossilisation correspond à l'ensemble des processus physiques et (bio)chimiques qui permettent la conservation totale ou partielle des organismes dans les roches sous forme de fossiles ou de simples traces de leur activité (**ichnofossiles**). *Comment intervient ce processus ?*

Dans certaines conditions, les restes d'organismes ont été préservés sous forme d'empreintes carbonées (frondes de fougères du Carbonifère) car leur matière organique n'a pas été décomposée à l'abri du dioxygène et s'est lentement transformée en charbon (processus de **carbonification**; tableau 1.1 et fig. 1.14). Leurs tissus peuvent aussi avoir été rapidement soustraits aux agents atmosphériques et aux organismes nécrophages par enfouissement, puis remplacés par des substances minérales imputrescibles (processus de **perminéralisation** et de **pseudomorphose**) constituant des répliques fidèles des tissus de l'organisme (cas du bois silicifié). Dans certains cas, des organismes peuvent être retrouvés dans l'ambre, une résine végétale qui peut engluier des restes et polymériser rapidement, permettant la préservation des organismes avec une belle finesse de détails. Dans les environnements froids (hautes altitudes et hautes latitudes), des organismes peuvent être préservés dans la glace ou dans les sols gelés toute l'année (pergélisols) comme c'est le cas des mammouths sibériens (processus d'**inclusion**, à la limite de la notion de fossilisation puisque les restes de l'organisme originel n'ont été que peu transformés ou minéralisés). Les parties dures peuvent parfois nous parvenir intactes avec des transformations très faibles

Mode de fossilisation		Principe de la fossilisation et exemple	Parties fossilisées	
			molles	dures
Conservation	Carbonification	Matière organique transformée en charbon (ex. flore du Carbonifère)	✓	
	Inclusion et congélation	Inclusion dans l'ambre (ex. insectes). Congélation dans la glace, inhibition de la décomposition (ex. mammouth)	✓	✓
	Conservation au sens strict	Composition originelle de l'organisme préservée car parties résistantes (ex. dents)		✓
Remplacement	Perminéralisation et pseudomorphose	Remplissage et remplacement de la matière organique par une substance minérale imputrescible (ex. bois silicifié, phosphatisation)	✓	
	Épigénie	Substances minérales remplacées molécule après molécule : – calcite remplacée par silice (ex. oursin silicifié) ; – calcite remplacée par pyrite (ex. ammonite pyritisée)		✓
Moulage	Moule interne	Remplissage de la partie interne d'une coquille qui sera ensuite dissoute (ex. ammonites)		✓
	Moule externe	La coquille recristallisée et généralement remplie est fossilisée (ex. ammonites)		✓
	Empreinte	La coquille laisse son empreinte en creux dans le sédiment avant de disparaître par dissolution (ex. ammonites)		✓
	Réplique ou contre-empreinte	La coquille imprime son empreinte dans le sédiment et disparaît, puis l'empreinte est remplie et on forme une réplique de la coquille originelle (ex. ammonites)		✓
	Moulage de traces d'activité = ichnofossile	Empreintes de traces d'activité sur le sédiment meuble ensuite lithifié (ex. pistes, terriers, empreintes de pas...)		

Tableau 1.1. Quelques modes de fossilisation possibles.

Q. Boesch

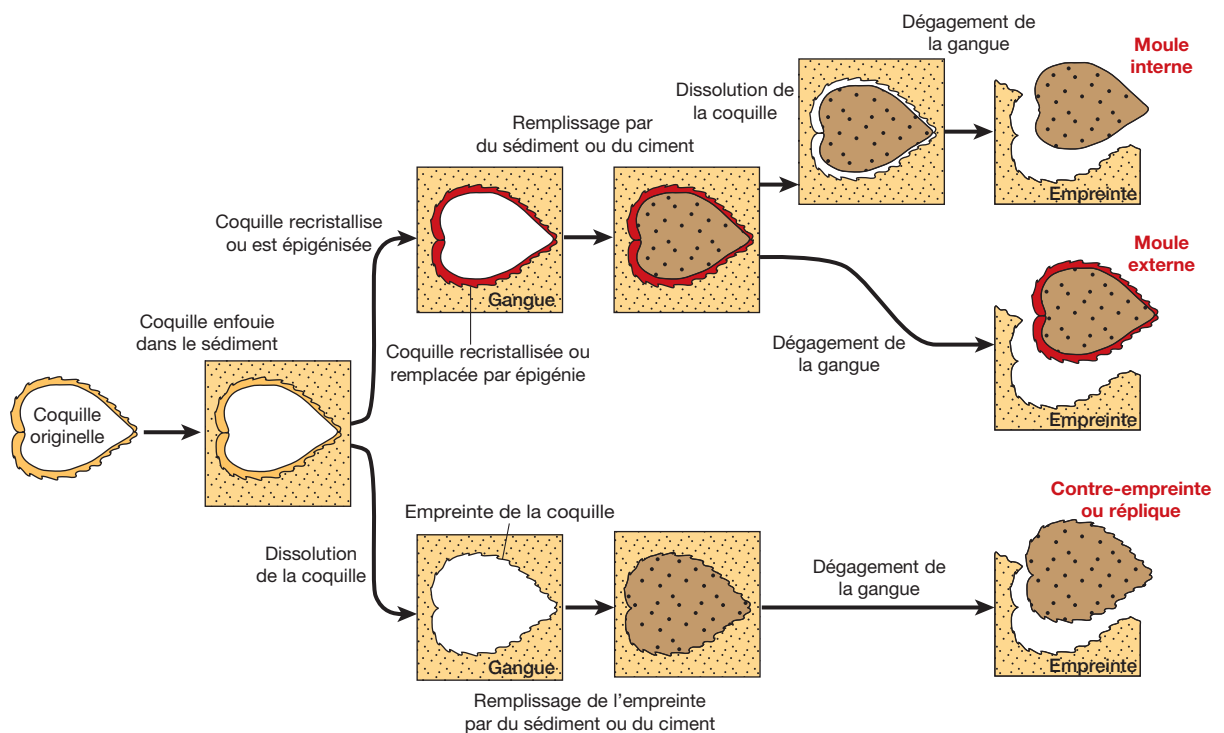


Figure 1.13. Quelques possibilités de fossilisation d'une coquille.

Crédit : Q. Boesch

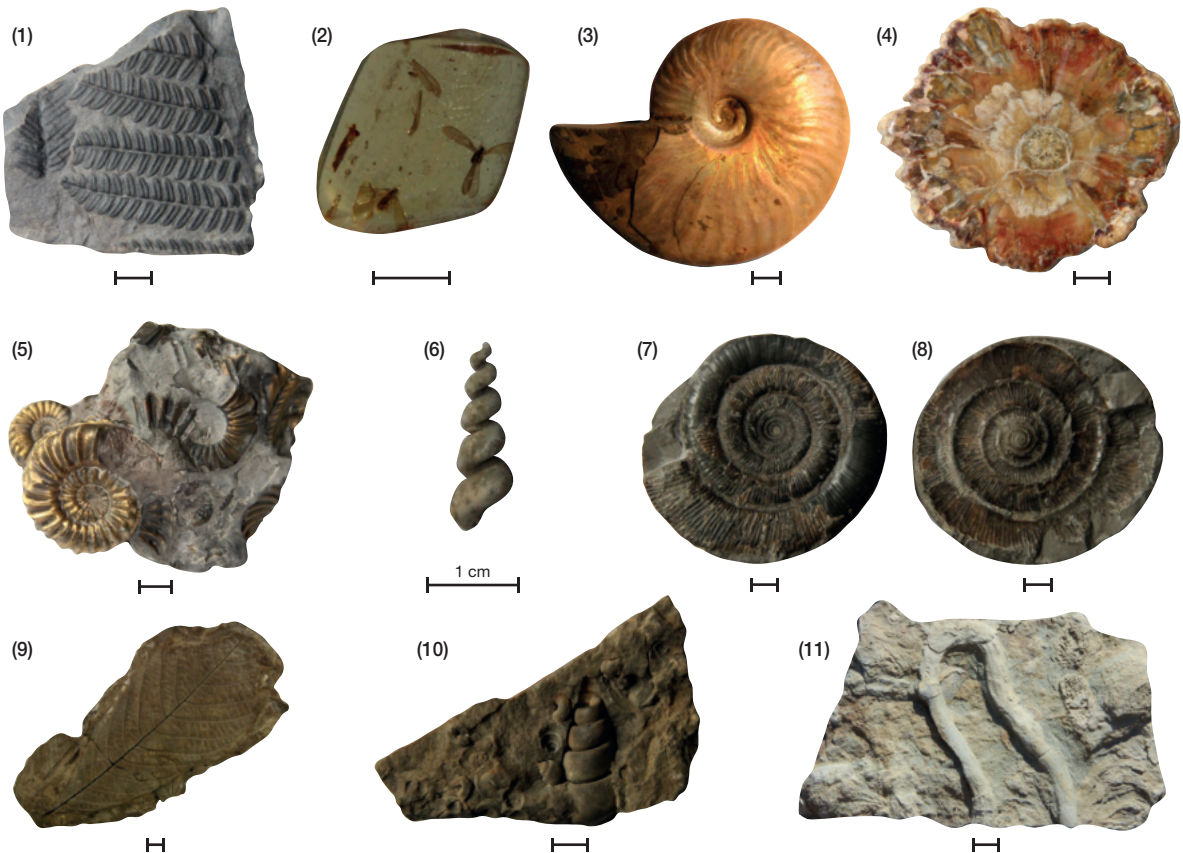


Figure 1.14. Quelques modes de fossilisation : (1) carbonification d'une fougère ; (2) inclusion d'insectes dans l'ambre ; (3) ammonite ayant conservé sa nacre originelle ; (4) bois silicifié ; (5) ammonites pyritisées ; (6) moule interne de gastéropode ; (7) moule externe d'ammonite ; (8) empreinte d'ammonite ; (9) empreinte de feuille dans un travertin calcaire ; (10) moule interne de gastéropode, non dégagé entièrement de sa gangue ; (11) ichnofossile (terrier). Barre d'échelle : 1 cm pour toutes les images.

Collections de l'École et observatoire des sciences de la Terre (EOST), Strasbourg et Q. Boesch ; photographies Q. Boesch

(processus de **conservation**, intervenant par exemple pour les dents, très résistantes, ou certaines coquilles conservant leur nacre ; fig. 1.15). Les parties dures sont toutefois, elles aussi, fréquemment modifiées puisque des coquilles initialement en aragonite peuvent avoir été transformées en calcite, voire remplacées par de la pyrite ou de la silice (processus d'**épigénie**). Parfois, même ces parties dures ne nous sont pas parvenues car elles ont été dissoutes. Il ne nous reste alors qu'un moule interne du fossile ou son empreinte dans le sédiment (processus de **moulage** ; fig. 1.13), c'est le cas de très nombreux fossiles de mollusques. Les fossiles que nous récoltons sont, dans leur immense majorité, des produits très différents des organismes originaux (hors conservation et inclusion dans la glace). Il s'agit très souvent de restes **minéralisés** d'êtres vivants.

Le processus de fossilisation qui intervient dépend de la **nature de l'organisme** et des **conditions du milieu**.

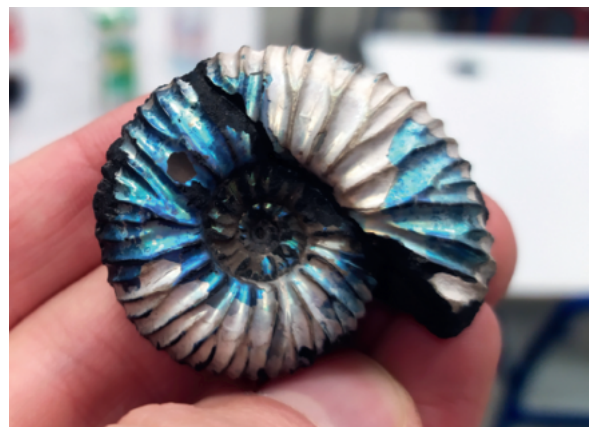


Figure 1.15. Fossile d'ammonite.

La fossilisation a conduit à une conservation partielle de la nacre. Une légère transformation de celle-ci donne une sublime couleur bleue à l'échantillon. Jurassique de Russie.

Collection EOST ; photographie Q. Boesch

Encart 1.1 LES LAGERSTÄTTEN, DES FENÊTRES OUVERTES SUR LA BIODIVERSITÉ PASSÉE

La fossilisation est un processus **très sélectif** et la probabilité pour un organisme de fossiliser est très faible. Les fossiles récoltés sur un site donné n'offrent généralement qu'une vision très partielle de la diversité des espèces du passé et de la biocénose passée (ensemble d'organismes vivant jadis dans un milieu).

Les **Lagerstätten** (de l'allemand «lieux de stockage», Lagerstätte au singulier) présentent au contraire des dépôts d'une **richesse fossilifère incomparable**. On distingue :

- les «**Konzentrat-Lagerstätten**» (*dépôts de fossiles concentrés*) qui présentent une accumulation de nombreux fossiles et surtout des parties minéralisées des organismes (os, dents, coquilles; fig.1.16), concentrées par les courants à la manière des accumulations de coquilles que l'on trouve sur certaines plages;
- les «**Konservat-Lagerstätten**» (*dépôts de fossiles préservés*) dans lesquels on peut retrouver des **organismes complets** avec les traces de leurs **parties molles** (fig.1.17): peau, branchies, poils, système digestif avec son contenu, pigmentation originelle...

De façon schématique, les premiers sont caractérisés par la **quantité**, les seconds par la **qualité**. De par la qualité

de préservation des organismes, les Konservat-Lagerstätten offrent une vision plus complète de la biodiversité passée. Certains de ces Konservat-Lagerstätten sont mondialement célèbres comme le gisement d'Édiacara (Protérozoïque, Australie), les schistes de Burgess (Cambrien, Canada), les cherts de Rhynie (Dévonien, Écosse), le calcaire de Solnhofen célèbre pour ses *Archaeopteryx* (Jurassique, Allemagne) ou les schistes bitumineux de Messel (Éocène, Allemagne). Cette qualité de préservation est liée aux **conditions environnementales particulières** qui régnaient au moment de la fossilisation. On peut distinguer plusieurs cas favorables à la fossilisation des parties molles :

- l'existence de **minéralisations précoces**. Un remplacement rapide des parties organiques par des minéralisations phosphatées ou siliceuses (qui, elles, sont impu-trisibles) peut avoir lieu avant la décomposition totale des parties molles. C'est le cas des végétaux et des mycorhizes du chert de Rhynie, dont les tissus ont été imprégnés en seulement quelques années par de la silice issue des geysers qui étaient présents dans cet environnement il y a 407 millions d'années (Ma). Ce processus a permis une reproduction fidèle de la paroi de chacune



Figure 1.16. Accumulation d'ammonites sur la «dalle aux ammonites» de Digne-les-Bains.

La dalle comporte 1 550 ammonites (*Coroniceras multicoatum*) du Jurassique (vers -196 Ma) dont certaines atteignent 70 cm de diamètre.

Photographies Q. Boesch

de leurs cellules et même d'anthérozoïdes de plantes (gamète mâle végétale, équivalent du spermatozoïde des animaux)! Il s'agit d'une fossilisation quasi instantanée;

- la formation d'**empreintes**. La faune d'Édiacara nous a livré des organismes à corps mou car ces derniers ont été recouverts d'un biofilm bactérien qui a joué le rôle de masque mortuaire et a permis de retrouver leurs moules imprimés à la surface des sédiments;
- une **inhibition de la décomposition**. La décomposition est grandement ralentie en l'**absence de dioxygène** car cela limite l'action des organismes décomposeurs (bactéries, animaux nécrophages, etc.). Ceci est favorisé en **milieu aquatique**, en présence d'**eaux anoxiques** et lors d'un **enfouissement rapide** des organismes dans des **sédiments fins** les mettant à l'abri de l'oxygène. Ces conditions sont souvent rencontrées dans les eaux stagnantes. L'enfouissement rapide par des cendres volcaniques est également favorable. Cela laisse alors le temps à ces parties molles d'être minéralisées ou de former des empreintes pour la postérité. En archéologie, notre connaissance de l'antiquité est enrichie grâce à Pompéi, où la vie s'est figée catastrophiquement. De la

même façon, en paléontologie, de nombreux Lagerstätten résultent d'événements dramatiques pour les organismes ayant vécu dans ces milieux. Les organismes du schiste de Burgess ont par exemple été «enterrés vivants» à la suite d'une avalanche sous-marine de sédiments, les préservant de la décomposition. De même, la lagune anoxique de Solnhofen a permis la préservation de méduses, d'ailes de libellules ou de dinosaures à plumes dans un sédiment très fin. Enfin, les organismes des schistes de Messel ont probablement été victimes d'une hécatombe consécutive à des émanations de gaz volcaniques toxiques et ont ensuite été enfouis dans un lac anoxique. On a pu y identifier des bactéries fossilisées, des écureuils avec leurs poils, et même des feuilles avec leurs stomates retrouvées... dans l'estomac d'un cheval fossile, ainsi que des écailles qui recouvrent les ailes des papillons... découvertes dans l'estomac de chauves-souris!

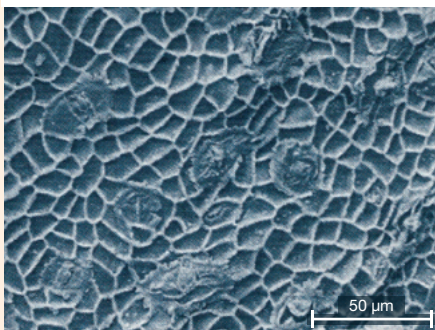
Cette qualité de fossilisation explique que 20 % des groupes du Paléozoïque aient été décrits uniquement à partir de leur présence dans trois grands Lagerstätten (schistes de Burgess, schistes du Hunsrück en Allemagne et de Mazon Creek aux États-Unis).



Coléoptère (avec élytres colorées)



Darwinius masillae, primate (avec traces de poils conservés)



Cuticule de feuille avec stomates (retrouvée dans l'estomac d'un cheval)



Serpent



Chauve-souris (avec traces des ailes membraneuses)

Figure 1.17. Quelques organismes du Konservat-Lagerstätte de Messel (Éocène, –47 Ma).

Source des images : Forschungsinstitut Senckenberg ; Wikimedia Commons ; Baszio et von Koenigswald ; ResearchGate

2.3 L'IDENTIFICATION DES ESPÈCES FOSSILES ET LEUR INTÉRÊT

En biologie, la notion d'espèce est complexe et définie par plusieurs approches, notamment par la notion d'interfécondité entre individus. Puisque l'interfécondité n'est pas testable sur des fossiles, les paléontologues sont contraints d'utiliser la notion de **morphoespèce** et de regrouper des individus sur la base de leur ressemblance physique, ce qui est limité et peut poser un certain nombre de problèmes (voir chapitre 3, §4.1.2c). Les espèces et groupes fossiles retrouvés sont ainsi le plus souvent identifiés sur la base de caractères morphologiques.

Cette partie propose donc de préciser les principaux **critères d'identification** des fossiles les plus couramment retrouvés. Nous nous contenterons ici d'identifier les groupes fossiles sans aller jusqu'à la détermination précise des espèces.

Les parties manquantes des organismes seront parfois reconstituées pour avoir une vision plus complète du passé. Pour que la description morphologique ait du sens, le rôle biologique des différentes structures citées sera parfois précisé. La morphologie des parties disparues et les fonctions biologiques sont le plus souvent déduites de l'observation de représentants actuels de ces groupes ou de groupes

analogues (**actualisme**). Toutefois, plus les organismes sont anciens et moins ils sont semblables aux organismes actuels, ce qui complique l'utilisation de l'actualisme et rend les interprétations de plus en plus difficiles et discutables. Ces comparaisons avec les organismes actuels sont parfois complétées par des simulations de **biomécanique** qui tentent de rendre compte de l'efficacité de certaines structures pour assurer des fonctions biologiques précises (déplacement, prise alimentaire...).

La répartition temporelle, le milieu de vie et l'intérêt de ces groupes seront précisés car les fossiles sont des **outils** pour les géologues, leur permettant de reconstituer les environnements du passé et de dater les roches (voir §3 et 4).

Remarque

Cette partie pourra être passée pour le lecteur ne souhaitant pas apprendre à identifier les groupes fossiles et à retrouver leur milieu de vie. La présence de vocabulaire de description est forcément nécessaire à cet ouvrage mais, suivant ses objectifs, on pourra choisir de ne pas retenir ces aspects qui ne sont pas toujours passionnants!

Les groupes présentés dans les parties suivantes seront décrits dans un ordre qui ne reflète en rien une complexité croissante!

Encart 1.2 LES MÉTHODES ISOTOPIQUES ET MOLÉCULAIRES D'IDENTIFICATION DES FOSSILES

La morphologie n'étant pas toujours un critère fiable d'identification des fossiles, leur reconnaissance est complétée par l'étude d'autres caractéristiques.

- Les **caractéristiques minéralogiques**. Certains organismes ou groupes d'organismes actuels produisent des minéraux particuliers (hématite et pyrite produite par certaines bactéries, apatite des vertébrés) qui peuvent servir à argumenter l'attribution d'un fossile à un groupe donné.
- Les **caractéristiques géochimiques et moléculaires**. Les organismes vivants sélectionnent préférentiellement certains isotopes dans leur environnement à l'origine d'un **fractionnement isotopique** qui leur est propre. Ces « signatures » isotopiques permettent parfois d'identifier les groupes fossiles.
- Les **caractéristiques moléculaires**. Les organismes produisent aussi des **molécules organiques** qui leur sont propres (chlorophylle, lipides) et qui peuvent se retrouver, de façon légèrement transformée, dans des roches parfois âgées de plusieurs milliards d'années. Ces molécules permettent parfois de les identifier et on les qualifie de « **fossiles moléculaires** ». Cependant, ces molécules organiques, souvent fragiles, sont rarement conservées intégralement dans les fossiles. La plupart

sont **détruites**, d'autres sont très **transformées** durant la diagenèse (ensemble des processus physiques, chimiques et biologiques intervenant après le dépôt de sédiments et conduisant à leur transformation en roche). Dans certaines conditions, il est toutefois possible de les retrouver. Parmi les molécules organiques, l'**ADN** est l'une des plus caractéristiques des organismes qui l'ont produit. La succession de nucléotides qui forme la **séquence de l'ADN** permet d'identifier les espèces actuelles, voire de distinguer les individus d'une même espèce (c'est ce qui est utilisé par la police criminelle pour retrouver la trace de suspects). On peut donc tenter d'en faire de même avec l'ADN des fossiles. La difficulté majeure provient de la **fragilité de cette molécule**. Sa demi-vie (durée au bout de laquelle la moitié d'une population de molécules d'ADN est détruite) n'est que de 521 ans. Dans des conditions exceptionnelles (pergélisol), l'ADN peut se conserver quelques dizaines ou centaines de milliers d'années. Le plus vieux ADN découvert à ce jour est âgé de 2 millions d'années (pergélisol du Groenland). Aucune séquence lisible d'ADN de dinosaure n'a été retrouvée à ce jour, contrairement à ce que suggère un célèbre film! Pour des fossiles âgés de quelques milliers d'années, la récupéra-

Quentin Boesch

Paléontologie

Reconstituer le scénario
de l'évolution du vivant

D'où venons-nous ? Quel était le visage de notre planète il y a des millions d'années ? À quoi ressemblaient les premiers organismes vivants et quels sont les mécanismes à l'origine de leur évolution ? Que nous disent les fossiles ?

Pour répondre à ces questions, et à bien d'autres encore, ce manuel puise dans les méthodes les plus modernes de la recherche en paléontologie. Près de quatre milliards d'années d'histoire sont ainsi reconstituées, depuis l'émergence de la vie jusqu'à nos jours. Cette histoire permet de comprendre les origines de la diversité du monde vivant qui nous entoure. Elle met en lumière les innombrables interactions entre les organismes vivants et notre planète et montre que la biosphère a façonné la Terre en modifiant la composition de l'atmosphère, le climat et même la couleur du ciel et des continents. L'intérêt des fossiles, en tant qu'outils de reconstitution des environnements, des climats et de la géographie du passé, est également développé.

Le livre s'organise en trois parties :

- Les méthodes de la paléontologie
- L'origine de la vie
- L'évolution de la biosphère

Toutes les notions abordées sont explicitées pas à pas et richement illustrées. Des bilans aident le lecteur à hiérarchiser les informations en faisant ressortir les concepts fondamentaux. Des encarts invitent les plus curieux à approfondir leurs connaissances. De nombreux exercices

intégralement corrigés permettent enfin de vérifier l'acquisition des connaissances et la maîtrise de leur application.

Il s'adresse aux étudiants en licence et master de sciences de la vie, de paléontologie et de sciences de l'évolution, de sciences de la Terre, ainsi qu'aux candidats préparant le Capes de SVT et l'agrégation de SV-STU. Conçu de manière à couvrir les notions de paléontologie, d'histoire de la Terre et d'histoire de la vie abordées dans les programmes du secondaire et des classes préparatoires BCPST, il sera également utile aux enseignants qui cherchent à actualiser leurs connaissances.

L'auteur

Agrégé en Sciences de la vie, Sciences de la Terre et de l'Univers, **Quentin Boesch** est PRAG en Sciences de la Terre à l'EOST (École et Observatoire des Sciences de la Terre, université de Strasbourg). Il y forme principalement les candidats aux concours de l'enseignement et de futurs ingénieurs en géophysique. Il intervient pour la formation continue des enseignants et réalise également des conférences de vulgarisation à destination des élèves du primaire et du secondaire, ainsi que du grand public. Enseignant invité dans une université étrangère, il participe à des missions de recherche en sédimentologie et en paléontologie.

- Nombreux schémas et illustrations en couleurs
- Encarts techniques d'approfondissement
- Exercices d'application intégralement corrigés

En ligne : des exercices
complémentaires intégralement
corrigés également accessibles
par flash codes

30,90 €

ISBN : 978-2-8073-4836-3



deboeck
SUPÉRIEUR

www.deboecksuperieur.com