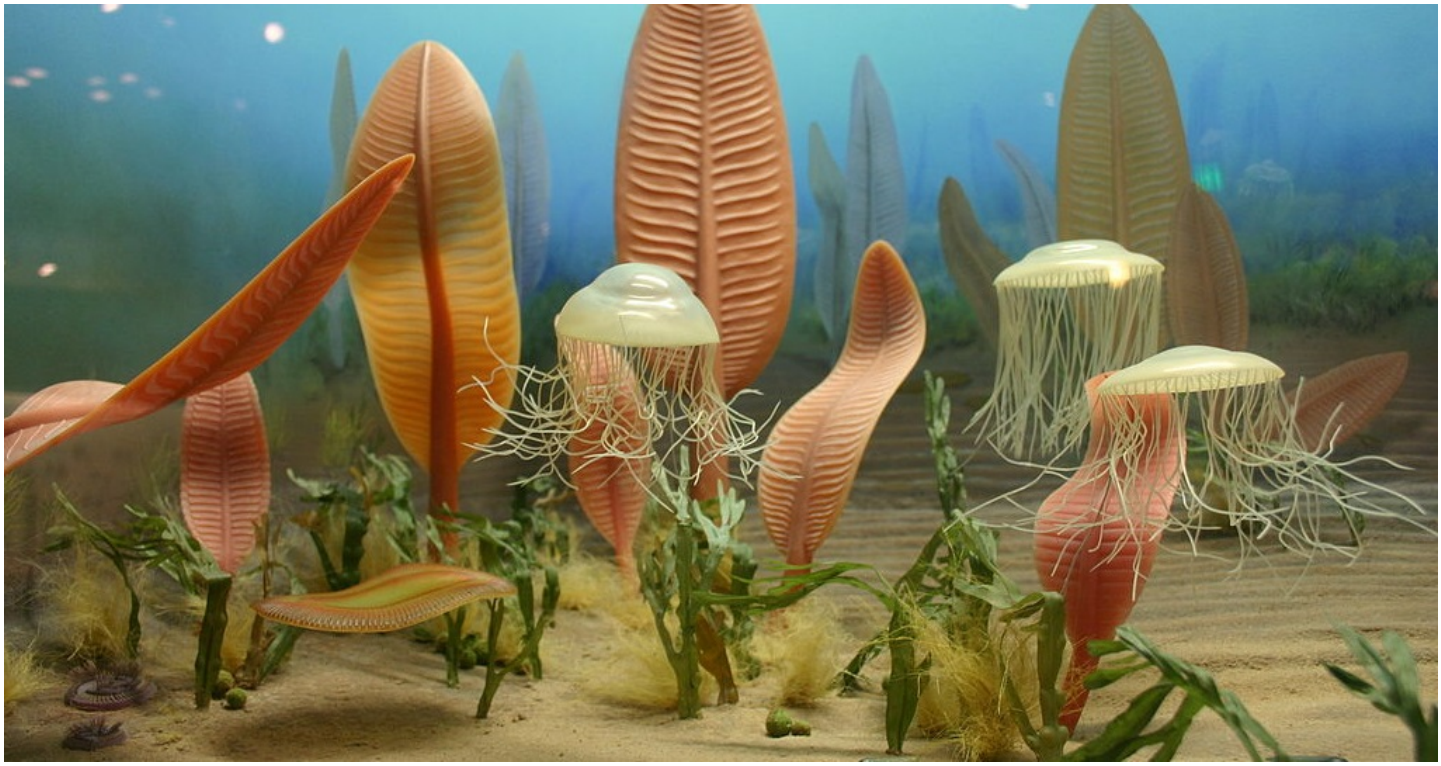
Les premiers écosystèmes complexes

Auteur :
VANNIER Jean, Directeur de recherche au CNRS, Laboratoire de Géologie de Lyon

14-04-2022



Les écosystèmes actuels sont étonnants par la complexité des liens d'interdépendance entre les organismes qui les constituent. Énergie et biomasse circulent à travers des réseaux trophiques qui unissent bactéries, organismes unicellulaires, et animaux de nature et de taille extrêmement variées. La stabilité de ces systèmes biologiques repose sur des équilibres dynamiques cependant très sensibles aux facteurs environnementaux et anthropiques. Pendant plus de trois milliards d'années, les écosystèmes marins ont été dominés par des organismes microbiens (bactéries, archées) ou eucaryotes unicellulaires. Ces organismes ont certes joué un rôle clé dans les cycles biogéochimiques du carbone ou de l'azote et dans l'élévation du niveau d'oxygène sur notre planète mais ils n'ont jamais constitué de réseaux trophiques complexes tels que nous les connaissons dans la nature actuelle. Il y a un peu plus de 500 millions d'années, l'apparition d'organismes pluricellulaires et macroscopiques à la fin du Précambrien puis l'avènement du règne animal au cours de la transition Précambrien-Paléozoïque vont révolutionner le monde marin et son mode de fonctionnement.

1. L'énigmatique écosystème marin de l'Ediacarien



Figure 1. Organismes typiques de l'écosystème marin du Précambrien terminal (Ediacarien).(a) Colonie de rangeomorphes en forme de fronde et ancrés au fond par une longue tige ; surface de banc du gisement de Mistaken Point, Terre-Neuve, Canada. (b) Reconstitution d'un rangeomorphe montrant les structures fractale de la fronde. (c-f) Faune de la Mer Blanche, Russie ; respectivement, forme indeterminée, Dickinsonia, Kimberella, Archaeaspis. Echelles : 10 cm en (a), 1 cm en (c-e) et 5 mm en (f). [sources: M. Laflamme (a), Narbonne et al. 2009 [voir ref. 1] (b) et J. Vannier(c-f).]

Des organismes entièrement nouveaux apparaissent dans le milieu marin à la fin du Précambrien. Ils se distinguent par leur grande taille (de plusieurs centimètres au mètre ; jamais atteinte auparavant) et par une complexité architecturale sans précédent (Figure 1).

Présents dans de nombreux sites fossilifères au Canada (ex : Mistaken Point), en Australie (ex : Ediacara), en Namibie et dans le nord de la Russie (ex : Mer Blanche), ces organismes énigmatiques ont colonisé en abondance les fonds marins à des profondeurs variables entre 575 et 542 millions d'années, un intervalle géologique correspondant à la fin de **l'Ediacarien**. Les empreintes de leurs corps mous, molletonnés et flexibles, sans aucun équivalent dans la nature actuelle, ont été conservées grâce au dépôt instantané de sédiments sableux ou de cendres volcaniques.

Parmi les plus typiques, les **rangeomorphes** [1] se caractérisent par une fronde ondulante et une tige solidement ancrée sur le fond. Ces organismes fixés, uniques par leur structure modulaire et fractale, n'atteignent toutefois pas la complexité anatomique des premiers animaux du Cambrien. Apparemment dépourvus de bouche, de système digestif et d'organes internes complexes, on pense qu'ils extrayaient leur nourriture par absorption directe du carbone organique dissous (osmotrophie) grâce à leur très grande surface d'échange avec le milieu.

A l'Ediacarien, l'interface eau-sédiment du fond des océans était également occupée par des **éponges** et de nombreux organismes aplatis évoquant parfois la symétrie bilatérale de certains mollusques et arthropodes{end-texte|width=200}Embranchement d'animaux invertébrés dont le plan d'organisation est caractérisé par un corps segmenté avec des appendices articulés et recouvert d'une cuticule ou d'une carapace rigide, qui constitue leur exosquelette, dans la plupart des cas constitué de chitine. Apparus il y a 543 millions d'années, l'embranchement des arthropodes est de très loin celui qui possède le plus d'espèces et le plus d'individus de tout le règne animal (80 % des espèces connues).{end-tooltip} actuels (Figure 1). Les traces produites par certains d'entre eux tels que *Kimberella, Dickinsonia et Yorgia* indiquent qu'ils se déplaçaient et consommaient les films bactériens qui tapissaient alors l'ensemble des fonds marins, sans doute par digestion externe le long de leur surface ventrale comme chez les placozoaires actuels. Les organismes de l'Ediacarien, dans leur immense majorité, semblent appartenir à des lignées évolutives apparues avant celles des animaux au sens strict (Eumétazoaires).

L'écosystème marin de cette époque était essentiellement dominé par des **tapis microbiens** et des organismes pluricellulaires **osmotrophes** (ex : rangeomorphes), microphages (ex : éponges via leur système filtreur et leurs cellules flagellées) ou utilisant la digestion externe de contact. Ces stratégies alimentaires étaient parfaitement adaptées aux ressources disponibles dans le milieu marin à la fin du Précambrien, à savoir un flux abondant de matière organique dissoute et des tapis microbiens omniprésents à l'interface eau-sédiment. L'extinction des organismes édiacariens au passage Précambrien-Cambrien ne serait pas due à un

bouleversement environnemental planétaire comme la plupart des grandes crises biologiques mais plutôt à la destruction de leur biotope par les tout premiers animaux fouisseurs (bioturbation). Entièrement dépourvus de défense, ces organismes n'auraient par ailleurs pas survécu aux premiers prédateurs.

2. Les premières communautés animales : prototype des écosystèmes modernes

Par définition, l'**Explosion Cambrienne** désigne l'apparition relativement brusque dans le registre fossile, d'organismes à la fois nouveaux et complexes, parmi lesquels on reconnait avec certitude les lointains ancêtres des principaux groupes animaux actuels (ex : arthropodes, vers, mollusques, chordés ; Figure 2). Plusieurs gisements à préservation exceptionnelle (appelés Lagerstätten) comme ceux de Chengjiang (Chine ; env. 520 Ma), des Schistes de Burgess (Canada ; env. 505 Ma), de Sirius Passet (Groenland) et de Emu Bay (Australie) révèlent ainsi l'existence des premières communautés animales marines. Grâce à des capacités motrices et sensorielles déjà développées (ex : système nerveux céphalique parfois fossilisé) ces animaux du début du Cambrien pouvaient se déplacer activement dans leur milieu et exploiter pour la première fois une multitude de niches écologiques. Cette dynamique marque une différence fondamentale avec la vie marine essentiellement fixée de l'Ediacarien et un tournant irréversible dans l'évolution des **écosystèmes**.



Figure 2. Animaux du Cambrien provenant de gisements à préservation exceptionnelle. (a) Wiwaxia, mollusque primitif protégé par des sclérites. (b) Cricocosmia, ver proche des priapuliens (vers ayant la forme d'un petit pénis) actuels protégé par des séries de plaques. (c) Ottoia, ver priapulien montrant son pharynx évaginé (gauche) et des restes de nourriture dans son intestin (droite). (d) Paucipodia, lobopodien, arthropode primitif aux appendices non articulés (e) Hallucigenia lobopodien considéré comme un ancêtre des onychophores actuels, portant des épines sur son dos. (f) Anomalocarididé (juvénile) montrant de puissants appendices préhensiles. (g)-(i) Sidneyia, arthropode emblématique des Schistes de Burgess ; vue générale, contenus intestinaux (trilobites) et détails des appendices masticateurs. (j) Waptia, un arthropode à l'abdomen flexible. a, c, e, g-j proviennent des Schistes de Burgess (Colombie Britannique, Canada) ; b, d, f de Chengjiang (Yunnan, China). Échelles : 1 cm en a, c, d, f-h ; 5 mm en b, e, i ; 1 mm en h. [Sources: J. Vannier, sauf e (J.-B. Caron)]

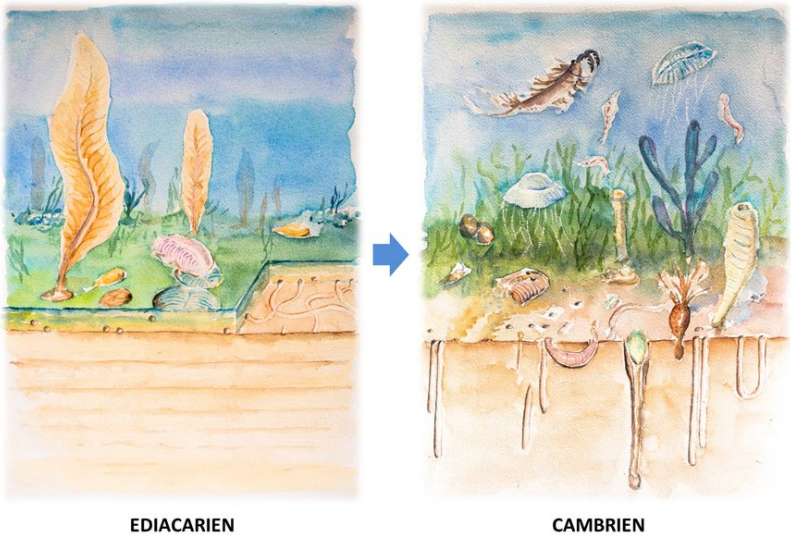


Figure 3. Transformation des fonds marins au passage Ediacarien-Cambrien due à l'accroissement de la bioturbation à l'intérieur du sédiment et au déclin des tapis microbiens. Aquarelle de Richard Bligny, inspirée de Fedonkin et al. 2007 (voir ref. [2]).

Dès le début du Cambrien, de nombreux **vers** proches des priapuliens [2] actuels colonisent l'intérieur des sédiments. Longtemps scellés et stratifiés par des tapis microbiens, les fonds marins sont remués par l'activité fouisseuse de plus en plus intense et profonde de ces vers (Figure 3) [2]. Cet événement parfois qualifié de "Révolution Agronomique" a pour effet de créer de nouveaux habitats et de nouvelles ressources ainsi que de modifier les gradient redox à travers le sédiment. Certains vers priapuliens (ex : *Ottoia*) capturaient une grande variété de petits animaux vivant sur le fond (ex : hyolithes, autres vers, petits arthropodes), grâce à leur pharynx évaginable muni de dents, comme l'a montré l'étude de leurs contenus intestinaux. Totalement inconnue au Précambrien, la **prédation** fait donc son apparition au sein des communautés marines du Cambrien.

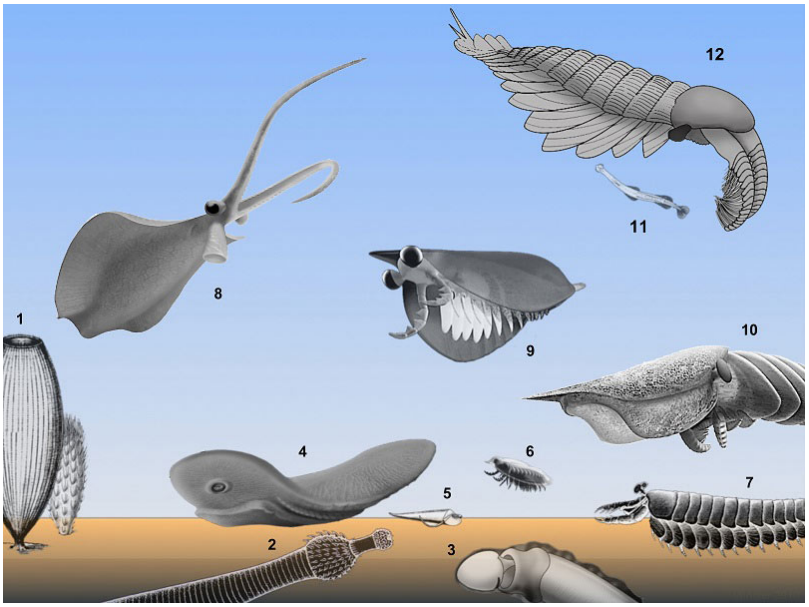


Figure 4. Représentation schématique des communautés cambriennes. 1, éponges ; 2, Ottoia (ver priapulien prédateur) ; 3, Spartobranchus (entéropneuste tubicole) ; 4, Odontogriphus (mollusque primitif brouteur) ; 5, hyolithe ; 6, arthropode bradoriidé ; 7, Fortiforceps (arthropode aux appendices frontaux préhensiles ; 8, Nectocaris (mollusque primitif nageur) ; 9, Isoxys (arthropode nageur) ; 10, Hurdia (anomalocarididé prédateur) ; 11, chaetognathe (organisme planctonique prédateur) ; 12, Tamisiocaris (anomalocarididé aux appendices filtreurs). [Sources : J. Vannier;dessins simplifiés d'après Briggs et al. 1994 [3] ; Caron et al. 2006 [4] ; Caron et al. 2013 [5] ; Daley et al. 2009 [6] ; Hou et al. 2004 [7] ; Smith and Caron 2010 [8] ; Vannier 2012 [9] ; Vannier et al. 2007[10], 2009 [11] ; Vinther et al. 2014 [12]; http://www.burgess-shale.rom.on.ca/]

En parallèle, la colonne d'eau située au-dessus des sédiments se peuple d'une multitude d'animaux nageurs tels que des :
- cnidaires,
- cténophores,
- chaetognates,
- mollusques et arthropodes primitifs (ex : Isoxys).

L'étude comparée de ces fossiles et de leurs descendants actuels (Figure 4) suggère que les espèces interagissaient au sein d'une **chaîne alimentaire** primitive [3], [4], [5], [6], [7], [8], [9], [10], [11]. L'espèce *Timisiocaris* du Cambrien inférieur du Groenland est un bon exemple de ces nouvelles relations trophiques. Proche cousin du prédateur emblématique *Anomalocaris*, ses grands appendices étaient munis de peignes et de soies filtreuses lui permettant de capturer le zooplancton vivant en suspension dans la colonne d'eau. Des micro fossiles attestent de la présence de ce zooplancton consommateur d'algues eucaryotes et de bactéries.

La vie marine cambrienne se concentre toutefois à l'interface eau-sédiment, les éponges représentant une composante majeure de la faune sessile. Les **arthropodes** sont de loin les organismes épibenthiques les plus abondants et les plus diversifiés dans tous les gisements à préservation exceptionnelle (Figure 2). Leur plan d'organisation externe (segments, appendices) et interne (système nerveux) suggère, pour certains d'entre eux, des relations de parenté avec les crustacés et les chélicérates actuels.

D'autres appartiennent à des groupes aujourd'hui éteints. Leur exosquelette articulé et multi-segmenté a probablement favorisé l'acquisition de nombreuses fonctionnalités et spécialisations. Des appendices préhensiles et masticateurs permettent aux arthropodes cambriens de capturer des proies et de réduire les particules alimentaires. La **macrophagie** fait son apparition au Cambrien chez de nombreux animaux prédateurs ou se nourrissant de cadavres (nécrophages). Par exemple, l'arthropode *Sidneyia* des **Schistes de Burgess** capturait, broyait et consommait de petits trilobites comme l'indiquent ses appendices et ses contenus stomacaux (Figure 2).

D'autres innovations contribuent aux grands changements qui s'opèrent au sein de la chaîne alimentaire. Des glandes digestives augmentent l'efficacité de la dégradation enzymatique de la nourriture favorisant ainsi la macrophagie chez de nombreux arthropodes cambriens. La vision a également révolutionné les interactions entre les organismes marins dès le début du Cambrien. Ainsi, des yeux composés de grande taille constitués de milliers de facettes permettaient au super-prédateur *Anomalocaris* de repérer et traquer ses proies. Il ne fait aucun doute que la vision, largement répandue chez les arthropodes cambriens, a considérablement modifié les relations proies-prédateurs et introduit de nouvelles pressions de sélection au sein de l'écosystème, entrainant de multiples réponses adaptatives.

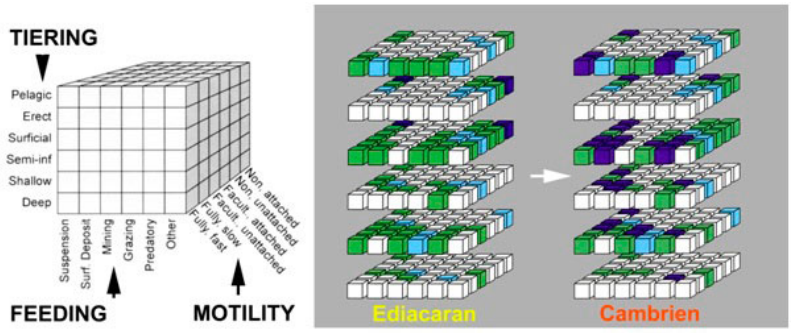


Figure 5. Complexification de l'écosystème marin au passage Précambrien-Cambrien visualisée par un éco-espace théorique à trois axes (étagement, mode alimentaire et mobilité des organismes) contenant 216 cubes qui représentent les modes de vie possibles (dont seuls 118 sont écologiquement viables). A droite, le remplissage comparé de l'éco-espace de l'Ediacarien et du Cambrien d'après les données paléontologiques. En vert et bleu : modes de vie identifiés dans les écosystèmes actuels (correspondant à 92 cubes sur 118). En violet : modes de vie identifiés dans l'Ediacarien et le Cambrien, ils représentent environ 10% des modes de vie potentiels ; leur nombre augmente significativement entre l'Ediacarien et le Cambrien. [Simplifié d'après Bambach et al. 2007 [12] et Erwin & Valentine 2013 [13].]

Même s'il est clair qu'un prototype de réseau trophique complexe se met en place dès le Cambrien inférieur, il reste très difficile de quantifier les interactions entre les organismes comme il est possible de le faire pour les **écosystèmes** actuels. Rares sont les approches quantitatives qui permettent de comparer les écosystèmes précambriens, cambriens et actuels. La construction d'un éco-espace [12] théorique à trois axes (étagement, mode alimentaire et mobilités des organismes) permet cependant de visualiser l'occupation des **niches écologiques** à différentes périodes des temps géologiques (Figure 5) [12],[13]. On constate ainsi un remplissage de l'éco-espace au passage Précambrien-Cambrien, lequel s'intensifiera à l'Ordovicien lors de la Grande Biodiversification Ordovicienne, pour finalement donner au monde marin l'aspect et les principes de fonctionnement que nous lui connaissons.

Références et notes

Photo de couverture : *La vie dans la mer d'Ediacara* © Ryan Somma [CC BY-SA 2.0], via Wikimedia Commons

[1] Narbonne G.M., Laflamme M., Greentre C. & Trusler P. (2009) *Reconstructing a lost world: Ediacaran rangeomorphs from Spaniard's Bay, Newfoundland.* Journal of Paleontology 83, 503-528.

[2] Fedonkin M.A., Gehling J.G., Grey K., Narbonne G. & Vickers-Rich P. (2007) *The Rise of Animals*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 325 pp.

[3] Briggs D.E.G. (2015) *The Cambrian Explosion.* Current Biology 25, R864-R868

[4] Caron J.-B., Scheltema A., Schander C. & Rudkin D. (2006) *A soft-bodied mollusc with radula from the Middle Cambrian Burgess Shale.* Nature 442, 159-163.

[5] Caron J.-B., Conway Morris S. & Cameron C.B. (2013) *Tubicolous enteropneusts from the Cambrian period.* Nature 495, 503-506.

[6] Daley *et al.* (2009) *The Burgess Shale anomalocaridid Hurdia and its significance for early euarthropod evolution.* Science 323, 1597-1600.

[7] Hou X.-G., Aldridge R.J., Bergström J., Siveter David J., Siveter Derek J. & Feng X.-H. (2004) *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China.* Blackwell Publishing. 233 pp.

[8] Smith M.R. & Caron J.-B.(2010) *Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian.* Nature 465, 469-472.

[9] Vannier J., Steiner M., Renvoisé E., Hu S.-X. & Casanova J.-P. (2007) *Early Cambrian origin of modern food webs: evidence from predator arrow worms.* Proceedings of the Royal Society London B 274, 627-633.

[10] Vannier J., Garcia-Bellido D.C., Hu S.-X. & Chen A.L. (2009) *Arthropod visual predators in the early pelagic ecosystems: evidence from the Burgess Shale and Chengjiang biota.* Proceedings of the Royal Society London B 276, 2567-2574.

[11] Vinther J., Stein M., Longrich N.R. & Harper D.A.T. (2014) *A suspension-feeding anomalocarid from the Early Cambrian*. Nature 507, 496-500.

[12] Bambach R.K, Bush A.M. & Erwin D.H. (2007) *Autecology and the filling of ecospace: key metazoan radiations.* Palaeontology 50, 1-22.

[13] Erwin D.H. & Valentine J.W. (2013) *The Cambrian Explosion: the construction of animal biodiversity*. Roberts & Company Publishers. 406 pp.

L'Encyclopédie de l'environnement est publiée par l'Université Grenoble Alpes - www.univ-grenoble-alpes.fr

Pour citer cet article: **Auteur :** VANNIER Jean (2022), Les premiers écosystèmes complexes, Encyclopédie de l'Environnement, [en ligne ISSN 2555-0950] url : http://www.encyclopedie-environnement.org/?p=1975

Les articles de l'Encyclopédie de l'environnement sont mis à disposition selon les termes de la licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International.
